

УДК 633.11+633.3]:631.559:631.524

О ВЗАИМОСВЯЗИ УРОЖАЙНОСТИ С СОДЕРЖАНИЕМ БЕЛКА В ЗЕРНЕ У ЗЕРНОВЫХ И БОБОВЫХ КУЛЬТУР

(обзор литературы)

О.В. КРУПНОВА

Рассмотрено современное состояние исследований и причины отрицательной корреляции между величиной урожая и белковостью зерна. Обсуждается гипотеза о ведущей роли гено-типа в детерминации этой негативной взаимосвязи, селекционно-генетические, экономические и экологические аспекты проблемы. Проанализированы генетические подходы к повышению эффективности использования азота культурными растениями.

Ключевые слова: зерно, белок, корреляции, эффективность использования азота, экология.

Key words: grain, protein, correlation, nitrogen use efficiency, ecology.

Пшеница мягкая (*Triticum aestivum*), которая характеризуется более высоким, чем, например, у риса или кукурузы, содержанием белка в зерне и пригодна для возделывания в разнообразных климатических условиях, остается главной продовольственной культурой в мире. Уникальность зерна пшеницы обусловлена наличием клейковинных белков (глютеина и глиадина), а его ценность определяется содержанием и составом белка. Зерно с долей белка 10,5-14,0 % обычно используют для хлебопечения, 8,0-15,0 % — для изготовления лапши, низкобелковое — в кондитерской промышленности, содержащее свыше 15,0 % высококачественного белка — в смесях для улучшения низкокачественного зерна (1, 2).

Из технологических приемов повышения продуктивности культур, в частности пшеницы и других хлебных злаков, особо следует отметить применение азотных удобрений, поскольку с урожаем из почвы ежегодно изымается почти весь доступный N, который наряду с C составляет основу роста, развития и репродукции растений (3). Именно поэтому для обеспечения высокой урожайности зерна (7-9 т/га) приходится вносить N до 150-200 кг/га и более (4).

1. Коэффициенты корреляции (*r*) между урожайностью зерна (УЗ) и содержанием в нем белка (СБЗ) у зерновых и зернобобовых культур

Культура	СБЗ, %	<i>r</i> (УЗ—СБЗ)	Ссылка литературы
Пшеница	—	-0,65	5
Пшеница	11,3	-0,77	6
Пшеница	12,5	-0,33*; -0,88*	7
Пшеница	14,2	-0,57	8
Ячмень	—	-0,55	5
Ячмень	—	-0,279*	9
Овес	—	-0,44	5
Овес	16,8-19,4	-0,590*	10
Рожь	—	-0,41	11
Кукуруза	—	-0,23; -0,86	12
Кукуруза	—	Отрицательная	13
Соя	—	-0,65	14

Примечание. Прочерк означает, что данные отсутствуют.

* Значимо на уровне 0,05.

Повышение урожайности зерна (УЗ) у пшеницы, овса, ячменя и других злаков, как правило, сопровождается значимым снижением содержания белка в зерне (СБЗ) (табл. 1).

Наблюдаемая отрицательная корреляция может быть связана со многими факторами, и прежде всего с недостатком доступного азота в почве (15-17), неполным поглощением доступного N в процессе вегетации растений (ограниченный генетический потенциал растения, влияние абио- и биострессоров), не-

полной реутилизацией N из вегетативных органов в зерно (ограниченный генетический потенциал растения, влияние абио- и биострессоров), прекращением поглощения N из почвы и его реутилизации из-за старения растений, уменьшением обеспечения зерна N в результате селекции на

повышение уборочного индекса зерна (использование генов низкорослости) и высокой энергоемкостью синтеза белка по сравнению с таковой синтеза крахмала (16, 18).

Эффект N-удобрения. Как уже отмечалось, N-удобрение необходимо для повышения урожайности и поддержания уровня белковости зерна (15). По данным А.Н. Павлова (19), при внесении N под озимую пшеницу в дозе до 50-100 кг/га содержание белка в зерне повышается на 2,5-3,0, под яровую — на 2,0-2,5 %. В то же время показано, что в определенном диапазоне доз азотных удобрений коэффициенты корреляции УЗ—СБЗ, как правило, значимо положительные (15, 19). Однако увеличение дозы N-удобрения выше определенного значения может привести к снижению урожайности (19), а рост показателя белковости зерна, обусловленный высокими дозами N-удобрения, как правило, сопровождается снижением эффективности использования азота, то есть величины оплаты единицы азота прибавкой урожая зерна и белка в нем (20-22).

Если наблюдаемая положительная взаимосвязь между УЗ и СБЗ логично рассматривается как результат улучшения снабжения растений доступным N, то причины отрицательных эффектов не выяснены. Это справедливо не только для пшеницы и других злаков, но также для зернобобовых, которые по количеству белка в семенах значимо превосходят зерновые культуры (табл. 2): у сои этот показатель в среднем в 3 раза выше, чем у пшеницы, тем не менее, и для сои характерна отрицательная (средняя или тесная) корреляция между урожаем семян и содержанием в них белка (12, 14).

2. Варьирование содержания белка (%) в семенах у различных образцов зерновых и зернобобовых культур

Культура	Содержание белка		Ссылка литературы
	среднее	от-до	
Пшеница мягкая* (8900)	13,0	8,0-23,6	23
Пшеница мягкая (12620)		6,0-23,0	24
Пшеница твердая* (990)		9,0-26,5	23
Рожь (700)		7,5-17,0	23
Рожь		8,0-18,7	11
Ячмень* (1500)		7,7-21,8	23
Овес* (1300)		9,6-21,0	23
Просо* (640)		9,8-19,1	23
Кукуруза**	10,9	4,0-26,9	25
Соя	39,0	27,0-50,0	26
Соя* (1050)		28,8-55,0	23
Соя (11779)	43,5	34,7-55,2	14
Горох	27,8	20,4-35,7	26
Горох* (400)		19,2-29,0	23
Горох		15,8-32,1	27
Чечевица	30,4	21,3-36,0	26
Чечевица (1863)	28,1	20,6-33,4	28

* и ** Соответственно образцы из коллекции Всероссийского НИИ растениеводства (ВИР) и образцы кукурузы в Иллинойсе, полученные в результате многолетнего дивергентного отбора; в скобках приведено число образцов.

Данные о содержании белка в зерне образцов из мировых коллекций зерновых и зернобобовых культур отражают потенциал варьирования изучаемого признака, или норму реакции каждого вида на условия внешней среды в пунктах изучения (см. табл. 2). Несмотря на неодинаковые наборы коллекционных образцов и проведение исследований в разных странах, норма реакции проявляется весьма отчетливо как у зерновых, так и у зернобобовых культур. В доступных отече-

ственных и зарубежных публикациях мы не нашли сведений о возможности обеспечить максимальные количества белка в семенах, используя азотные удобрения (см. табл. 2).

Следовательно, причины отрицательной связи между показателями УЗ и СБЗ следует искать не только в обеспечении растений N, но и в генетической программе вида, то есть как в онто-, так и в филогенезе (3, 29, 30). Как известно, одно из главных условий выживания вида — достаточное число потомков, способных к конкуренции за среду обитания. У пшеницы в ходе естественной эволюции наиболее многочисленными и конкурентоспособными оказались генотипы со средним содержанием белка в семенах при допустимом размахе варьирования от 6 до 23 % (24).

Гомеостазирование растениями внутренней среды проявляется как

норма реакции. Предполагают, что гомеостаз — свойство не только всего организма, но и каждой его клетки. В клетке гомеостаз поддерживается не только рН, но также концентрацией кальция, фосфатов, нитратов (31). Для цитозоля (цитоплазма без вакуоли) характерна крайне низкая концентрация нитратов, что может быть связано с их токсичностью для ферментов (32). Состояние и концентрация нитратов в цитозоле играют регуляторную роль в поглощении азота из почвы через активацию экспрессии генов, обеспечивающих N-ассимиляцию, начиная с поглощения, транспорта и заканчивая реутилизацией. У арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) ген *AtNRT2.1*, который кодирует NO₃-транспортер, участвует в контроле поглощения корнями NO₃⁻ в зависимости от азотного статуса растения. У трансгенного генотипа экспрессия *AtNRT2.1* на всех уровнях (активность промотора, транскрипция, накопление протеина, активность транспорта) координируется и регулируется в соответствии с N-статусом растения. Активность элемента *cis-acting* 150 bp регулируется также поступлением сахаразы в корни, то есть вполне возможно взаимодействие между N и C в роли сигналов, воспринимаемых этим участком промотора (33).

Корни не только «чувствуют» наличие (присутствие) в почве нитратов, но и «распознают», в каких слоях почвы их больше. Прямая и обратная связь между растением и почвой позволяет первому при избытке N в клеточном цитозоле ограничивать его поглощение (31, 34). Надо полагать, что именно такое самоограничение — главная причина снижения эффективности использования N-удобрения на фоне нормальной обеспеченности по другим факторам.

Яркий пример ведущей роли генетической программы вида в детерминации отрицательной корреляции между УЗ и СБЗ представляют собой результаты дивергентного отбора на высокое и низкое содержание белка и жира в семенах кукурузы (сорт Бэр Уайт — Burr's White) на Иллинойской опытной станции (США) на 106 поколениях растений, начатого в 1896 году. Установлено, что содержание в зерне белка, жира и крахмала контролируется большим числом генов, причем наиболее сложным является контроль содержания белка (различают не менее 120 эффективных факторов белковости). Отбор на белковость сопровождается снижением количества крахмала и небольшим изменением количества жира (25). Это, с одной стороны, объясняет причины отрицательной корреляции между урожаем зерна и содержанием в нем белка, с другой — свидетельствует о сложности ее преодоления. У исходной формы сорта доля белка и жира в зерне составляет соответственно 10,92 и 4,70 %, в наиболее продвинутых высокобелковых генерациях показатель равняется 26,9 %, в низкобелковых — примерно 4 % (25).

Масса 1000 зерен и содержание белка в зерне. У современных сортов мягкой пшеницы зерно почти в 2 раза крупнее, чем у прародителей. В настоящее время повышение потенциала продуктивности достигается в основном за счет создания сортов, способных производить максимальное число полноценных зерен на единицу площади. Определенный интерес представляет также селекция на крупнозерность для повышения как продуктивности, так и выхода муки и семолины, который значительно выше при крупном зерне, чем при мелком (35). Поэтому повышение крупности зерна (массы 1000 зерен) считается одной из важных задач многих селекционных программ. Однако корреляция между крупностью зерна и содержанием в нем белка у пшеницы, как правило, отрицательная (11, 36). Аналогичная зависимость установлена также у овса (10, 37) и сои (14, 38, 39). Удаление части зерновок из колоса (метелки) обеспечивает значимое увеличение размера зерновки и содержания белка, что свидетельствует о важной роли обеспеченности углеводами и азотом. В то же время различия между высоко- и низкобелковыми сортами сохраняются, то есть подтвер-

ждается определяющее значение генотипа в регуляции соотношения крахмала и белка в эндосперме. Несмотря на различия в размере (крупные и мелкие) и содержании белка (низко- и высокобелковые), такие семена способны к нормальному репродуктиванию (40, 41). Между тем экстремальное отклонение содержания белка и/или некоторых аминокислот в семенах за пределы нормы реакции может существенно влиять на всхожесть семян и жизнеспособность растений. При том, что каждый вид характеризуется определенным составом аминокислот зародышевой плазмы, у пшеницы, кукурузы, ячменя встречаются (или индуцируются) мутанты с повышенным содержанием незаменимых аминокислот лизина и триптофана, многие из которых характеризуются пониженной всхожестью семян и продуктивностью растений (42, 43). Генно-инженерные модификации аминокислотного метаболизма (особенно изменения количества лизина и триптофана) в некоторых случаях оказывают драматическое влияние на прорастание семян и развитие растений (43, 44). Это наблюдали, например, при увеличении накопления в семенах лизина у сои и арабидопсиса *A. thaliana*, триптофана — у пшеницы и риса (43, 45), а также кукурузы (44, 46). Высокое накопление триптофана в семенах трансгенного риса сопровождается снижением фертильности метелок и урожая зерна (45). О значимом влиянии экстремального состава метаболитов в семенах на жизнеспособность растений свидетельствуют также данные упомянутого дивергентного отбора на высокое и низкое содержание белка в семенах кукурузы (25). Таким образом, состав аминокислот в семенах играет важную роль в адаптивности растений, что, как показали почти полувековые исследования, крайне затрудняет создание и практическое использование высоколизиновых сортов и гибридов (47).

Повышение эффективности использования азота. В условиях равного обеспечения генотипов (сортов, линий) азотом коэффициенты корреляции между УЗ и СБЗ обычно отрицательные, независимо от количества доступного азота, а корреляция между урожайностью зерна и сбором зернового белка (СЗБ) с единицы площади (кг/га) во всех опытах значимо положительная и тесная. Например, показано (НИИ сельского хозяйства Юго-Востока, г. Саратов, 1993-2006 годы), что у яровой мягкой пшеницы средняя урожайность зерна колебалась от 692 до 4493 кг/га, содержание белка в зерне — от 13,60 до 18,30 %, но во все годы коэффициенты корреляции (генетические, генотипические и фенотипические) между УЗ и СБЗ были отрицательными, между УЗ и СЗБ — положительными. Таким образом, при росте урожайности зерна более эффективно используется доступный азот. Эту закономерность отмечают как у пшеницы (6, 48), так и у других культур (11, 49, 50). Генетический потенциал продуктивности (и эффективности использования азота) увеличивается, с одной стороны, за счет улучшения С- и N-ассимиляции и более рационального перераспределения ассимилятов и метаболитов при формировании зерна, с другой — вследствие повышения устойчивости и/или толерантности к абио- и биострессорам и обеспечения более полной и продолжительной фотосинтетической деятельности (51). В связи с этим возникает вопрос о направлении генетического улучшения растений — преодолевать ли отрицательную взаимосвязь между УЗ и СБЗ или же повышать сбор (урожай) зернового белка с единицы площади (15, 16, 19, 52-54). Однако прямой отбор на повышение СБЗ, как правило, сопровождается снижением урожайности, что крайне затрудняет селекцию (55). Очевидно, для определения стратегии необходимо изучить как генетический контроль белковости зерна, так и влияние на УЗ и СБЗ факторов внешней среды.

Генетика белковости зерна. У пшеницы содержание белка в зерне контролируется многими Rго-генами и Qрго-локусами (QTL локусами) количественной детерминации этого признака (56, 57). Кроме названных ге-

нов и QTL, на содержание белка в зерне могут значимо влиять гены, детерминирующие морфологические и физиологические признаки, например ген *S* (шарозерность), гены *Rht* (короткостебельность, влияющая на уборочный индекс зерна), *Vrn* (реакция на яровизацию), *Ppd* (реакция на фотопериод), *Gpc* (преждевременное старение листьев). Механизмы такого влияния не выявлены. Между тем, например, на горохе показано, что мутация «*rigosus*» (морщинистость семян) плейотропно влияет на процессы ассимиляции, метаболизма и особенно на урожайность и содержание белка в семенах на фоне уменьшения количества крахмала, что, по мнению авторов, свидетельствует о способности регулировать накопление запасных веществ (27).

Поглощение азота из почвы. Установлены значимые различия между генотипами (сорта, линии) по способности поглощать N из почвы, выполнены соответствующие генетические исследования, особенно на модельных растениях (арабидопсис *A. thaliana*, рис, кукуруза, ячмень) (9, 58, 59). Так, изолированы и охарактеризованы гены, отвечающие за извлечение азота из почвы и метаболизм аминокислот (60). У арабидопсиса идентифицированы гены, кодирующие системы поглощения и транспорта нитратов NO_3^- . Один из генов этого семейства — *NRT2.1*, продукт которого обнаружен в мембранах клеток эпидермиса кончиков корней (61). Предполагается, что продукты некоторых генов выполняют функции индикатора концентрации NO_3^- в корневой зоне и сигнальной молекулы при регуляции поглощения азота из почвы (31).

Доместикация у пшеницы сопровождалась изменением соотношения биомассы корневой системы и надземной части растения. По развитию корневой системы современные сорта уступают старым местным. Установлено также отрицательное влияние *Rht*-генов (в частности, *Rht1*, *Rht2* и *Rht3*) на этот признак. Некоторые чужеродные транслокации (например, 1RS от ржи посевной) могут значимо увеличивать корневую биомассу как у мягкой пшеницы *T. aestivum* L., так и у твердой *T. turgidum* ssp. Связано ли с этим положительное влияние указанной транслокации на содержание белка в зерне, пока не известно (62).

Реутилизация (ремобилизация) азота. У многих видов растений этот процесс играет исключительно важную роль в формировании урожая и накоплении в семенах белка (30, 53, 63, 64). У пшеницы ремобилизация азота из стареющих листьев и стеблей обеспечивает до 70 % азота семян. В засушливом Поволжье у яровой мягкой пшеницы вклад реутилизированного азота на стадии налива зерна в засушливые годы равняется 65-70 % и более (65). У ячменя *Hordeum vulgare* L. в ремобилизацию азота вовлечен(ы) ген(ы) карбоксипептидазы, что благоприятствует росту урожая зерна и протеина (66). По заключению ряда авторов (9), с эффективной ремобилизацией азота связан высокий урожай зерна и зернового белка, но не содержание протеина в зерне (9, 66). На поглощение из почвы и реутилизацию N могут влиять разные абиотические и биотические стрессоры (30). Наиболее успешно продвигается изучение эффекта температурного и водного режимов, а также обеспеченности питательными веществами на формирование, налив зерна и накопление в нем белка и его фракций в контролируемых условиях (67). У ячменя *H. vulgare* L. на 3-й и 6-й хромосомах идентифицированы QTL, которые вовлечены в реутилизацию азота и увеличение урожайности зерна, на 6-й хромосоме — только QTL, контролирующей высокое содержание белка в зерне. С аллелями первой группы QTL (контролируют высокую урожайность) связаны низкое количество белка в зерне и высокое — азота в листьях в период налива зерна, поэтому, как предполагают авторы, гены в этих локусах могут участвовать в контроле формирования большего числа зерен, то есть повышения урожайности (9). Установлена тесная положительная корреляция между ре-

мобилизацией азота, урожайностью и урожаем белка, при этом до 50-90 % азота в зерне приходится на азот, ремобилизованный из вегетативных частей растения (9). Ген *ATNRT2.7* участвует в специфическом контроле накопления азота в семенах (68).

Устойчивость к биострессорам. В годы эпифитотий листовая и желтая ржавчины (*Puccinia* spp.), септориоз (*Septoria tritici* Roberge in Desmaz), мучнистая роса (*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Em. Marchal) и другие патогены существенно снижают эффективность поглощения и ремобилизации азота, в результате чего у неустойчивых сортов по сравнению с устойчивыми уменьшается не только урожайность зерна, но и содержание в нем белка (69-71). Селекция на устойчивость к биострессорам — один из важнейших способов повышения эффективности утилизации азота. Некоторые гены, например *Lr*-гены у пшеницы (в особенности *Lr19*), не только защищают растения от патогенов, но также непосредственно либо совместно с другими генами оказывают эффект на урожайность зерна и содержание в нем белка даже на благоприятном эпидемическом фоне (72). По заключению ученых СИММИТ (СИММУТ — International Maize and Wheat Improvement Center), введение *Lr19* от пырея удлиненного в геном мягкой пшеницы открыло новую страницу в селекции культуры на урожай надземной биомассы и зерна (73).

Однако создание таких сортов зависит как от наличия эффективных генов устойчивости, так и от возможности их практического использования, обусловленной плеiotропией и нежелательными сцеплениями. В этой связи представляет интерес изучение молекулярных взаимодействий в системе «хозяин—патоген». Как показало секвенирование и клонирование генов устойчивости к листовым болезням (у пшеницы — *Lr10*, *Lr21*, *Yr5*, *Yr10*, у риса — *Pi9*-локус, у ячменя — *Rpg1* и *Rpg5*, у кукурузы — *Rp1-D*) все они, за исключением *Rpg1*, относятся к классу *NBS-LRR* (74). Эти гены контролируют распознавание продуктов генов авирулентности у возбудителей болезней и включение систем защиты от патогенов (75, 74).

Продление периода фотосинтетической деятельности. Старение листьев и ремобилизация азота — два важных фактора, определяющих содержание белка в зерне злаков. Установлено значимое генетическое варьирование по соотношению между процессами старения листьев и наливом зерна в зависимости от N-режима (76). Старение может быть индуцировано разными способами и регулируется на нескольких уровнях (возрастные изменения в хроматине, влияние фотопериода, температуры, нитратов и различных стрессоров, транскрипционная и посттрансляционная регуляция экспрессии генов, участие гормонов, метаболитов, реактивного кислорода и других факторов) (77). Одни гены, контролирующие старение листьев, обуславливают их так называемое косметическое состояние (сохранение окраски без способности к нормальному фотосинтезу), другие — функционируют близко к норме фотосинтетической активности. Ко вторым относятся гены, обнаруженные у сорго, кукурузы, пшеницы (78). У кукурузы с помощью транспозонного мутагенеза установлено, что ген *See2β* (senescence-associated legumain gene) играет важную роль в использовании N и распределении ресурсов в условиях азотного дефицита; другая его функция заключается в задержке старения на поздних этапах этого процесса (79). У ячменя на почти изогенных линиях установлено, что раннее старение листьев сопровождается усилением поступления в зерно аммония и глутамина и повышением доли белка (80). По мнению авторов (80), ранняя деградация фотосинтетиков в листьях может привести к подавлению ассимиляции N у высокобелковых генотипов, что служит одним из факторов, определяющих негативную взаимосвязь между урожаем и белковостью зерна. Ген, контролирующий старение листьев, локализован на 6-й хромосоме (80).

Задержка старения листьев может быть особенно полезной в усло-

виях экстремально высокой температуры, которая, ускоряя его, сокращает снабжение зерна ассимилятами. Расчеты показали, что у *Lolium temulentum* задержка старения листьев только на 2 сут увеличила фиксацию углерода примерно на 11 % (79). Как показал опыт, создание генотипов, способных к более продолжительному сохранению зеленой окраски и нормального фотосинтеза при нормальной или повышенной плотности колосоносных побегов на единицу площади посева, — наиболее надежный подход к решению задач практической селекции (81). Значимую роль в реутилизации азота у пшеницы играет флаговый лист; в полностью развитом листе находится до 60 % общего количества растворимых протеинов, а примерно через 8-10 сут после цветения начинается процесс аттракции этих протеинов в формирующееся зерно. Независимо от генотипа, количество N, ремобилизуемого в зерно, достигает 80 % и более. Известно, что ген *Gpc-B1* от *T. dicoccoides*, который контролирует старение листьев, одновременно оказывает плеiotропный положительный эффект на содержание белка в зерне и крупность зерна (82).

Увеличение надземной биомассы растения. Этот прием позволяет повышать эффективность использования N. Внутривидовая рекомбинационная селекция в сочетании с другими подходами позволяет решать проблему увеличения надземной биомассы у пшеницы (4). Как уже отмечалось, установлен значимый вклад в увеличение надземной биомассы пшеницы транслокации от пырея [*Agropyron elongatum* (Host) P. Beauv. = *Elytrigia elongata* (Host) Nevskij] (73).

Повышение засухо- и жаростойкости. На коэффициенты корреляции между УЗ и СБЗ, кроме генотипа и обеспеченности растений азотом, могут влиять дефицит воды, температура воздуха и другие факторы. В контролируемых условиях с использованием полива и удобрения после цветения установлено, что при умеренной температуре воздуха (24/17 °С), орошении и удобрении из расчета N₂₀P₂₀K₂₀ в период после цветения повышалась доля белка в зерне и средняя масса зерновки у пшеницы. Повышение температуры (37/28 °С) сокращало период налива зерна, уменьшало накопление в нем ассимилятов, среднюю массу зерновки (на 50 %) при возрастании содержания белка в муке без изменений в соотношении субъединиц индивидуальных глютелинов и глиадинов (67). Аналогичный результат зарегистрирован в полевых условиях, где дефицит воды и экстремально высокая температура ускоряют старение растений. Однако даже в этих условиях коэффициенты корреляции между урожайностью зерна и содержанием в нем белка остаются отрицательными (30). Дефицит N также не изменяет направления взаимосвязи между рассматриваемыми признаками (30).

Уборочный индекс зерна. Введение в генофонд мягкой пшеницы генов низкорослости позволяет повысить уборочный индекс зерна (УИЗ) до 0,55-0,60 (4, 83). Однако дальнейшее повышение УИЗ вряд ли целесообразно, так как при этом резко обостряется проблема обеспечения зерна N (19). Даже при высоте растений 70-80 см для поддержания содержания белка в зерне требуется резкое увеличение обеспеченности N. Так, в Великобритании для достижения высокой урожайности зерна (8-9 т/га) приходится вносить под пшеницу N в дозе 180-205 кг/га в сочетании с неоднократной обработкой фунгицидами, гербицидами и регулятором роста (4).

Молекулярные маркеры. Использование молекулярных маркеров в сочетании с методами количественной генетики (59) позволяет изучать переход от N-ассимиляции к N-реутилизации, связь между функциями генов и формированием урожая и его компонентов (59), различия между генотипами в управлении N-метаболизмом при формировании сходного урожая (59). Например, у кукурузы установлена тесная корреляция между активностью глютаминсинтетазы и урожаем зерна (76). Рецессивный аллель *gln1-4* значимо снижает размер зерновки, а *gln1-3* — число зерен. Сверх-

экспрессия доминантного аллеля *Gln1-3* увеличивает число зерен, что свидетельствует о его ключевой роли в контроле урожая зерна у кукурузы (76). Однако следует отметить, что использование таких маркеров в практической селекции сопряжено с определенными проблемами. Так, известно о важной роли нитратредуктазы в метаболизме азота у растений (84), но неоднократные попытки использовать этот признак в отборе на урожайность оказались безуспешными (цит. по 85). Это привело, как отмечают авторы, к осознанию необходимости развивать холистический подход к проблеме N-метаболизма (то есть опираться не только на один признак/один фермент), что особенно важно при реализации генно-инженерного подхода (85).

Управление содержанием белка в зерне. Эта задача имеет большое экономическое и экологическое значение (в процессе выращивания растений не допускать загрязнения окружающей среды). В связи с тем, что цена на зерно зависит от количества и качества содержащегося в нем белка, фермеры материально заинтересованы в удовлетворении спроса на такую продукцию. Высокобелковое зерно легче получить в засушливых регионах, в особенности в посевах по чистому пару (5). Между тем по непаровым предшественникам приходится использовать азотное удобрение, особенно для достижения урожайности зерна, превышающей 3-6 т/га. Однако экономический эффект может зависеть не только от дозы N-удобрения, но и от других факторов. Например, в штате Вашингтон (США) при годовой сумме осадков около 500 мм не всегда экономически выгодно вносить азотное удобрение, чтобы получить 14 % белка в урожае зерна (86). Еще больше проблем возникает для повышения урожайности зерна до 7-8 т/га и более: даже максимальные дозы азота (от 150-200 кг/га) не всегда обеспечивают содержание белка в зерне свыше 11-12 % (6, 83). При этом возрастает риск вымывания азота (87). Изучение в двух пунктах в районе Taihu (Huangshan) Китая пяти доз N (от 0 до 360 кг/га, с интервалом 90 кг) показало, что экологический оптимум азотного удобрения находится в пределах 120-180 кг/га, что позволяет максимально сократить вымывание азота при минимальном снижении урожая зерна пшеницы (22).

В настоящее время мировое производство зерна только трех культур (пшеница, рис и кукуруза) превышает 2100 млн т/год (88). Рост урожайности достигается при непрерывном увеличении использования азотных удобрений. Установлено, что в период до первой зеленой революции для урожая риса 3 т/га требовалось азота 60 кг/га, в период первой зеленой революции для урожая 8 т/га — 160 кг/га, а для получения урожая свыше 12 т/га потребуется 240 кг/га (89). В настоящее время только в Китае ежегодно вносят на поля свыше 24 млн т азота (90). В этих условиях весьма актуально дальнейшее выяснение тайн генетического контроля УЗ и СБЗ, влияния на УЗ и СБЗ азотного удобрения и других факторов внешней среды, а также разработка методов более эффективного использования азота и снижения загрязнения окружающей среды.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. B u s h u k W. Wheat breeding for end-product use. Proc. 5th Inter. Wheat Conference: «Wheat: Prospects for global improvement». Ankara, Turkey, 1996: 203-211.
2. S o u z a E.J., M a r t i n J.M., G u t t i e r i M.J. e.a. Influence of genotype, environment, and nitrogen management on spring wheat quality. Crop Sci., 2004, 44: 425-432.
3. R a v e n J.A., H a n d l e y L.L., A n d r e w s M. Global aspects of C/N interactions determining plant—environment interactions. Exp. Bot., 2004, 55: 11-25.
4. S h e a r m a n V.J., S y l v e s t e r - B r a d l e y R., S c o t t R.K. e.a. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. Crop Sci., 2005, 45: 175-185.
5. Ш и я т ы й Е.И., П у а л а к к а й н а н Л.А. Качество зерна яровых культур и адаптация агротехнологий к почвенно-климатическим условиям. С.-х. биол., 2008, 1: 3-15.
6. B r a n c o u r t - H u l m e l M., H e u m e z E., P l u c h a r d P. e.a. Indirect versus direct selection of winter wheat for low-input or high-input levels. Crop Sci., 2005, 45(4): 1427-1431.
7. M a t u s - C á d i z M.A., H u c l P. e.a. Genotype × environment interaction for grain

- color in hard white spring wheat. *Crop Sci.*, 2003, 43: 219-226.
8. Bly A.G., Woodard H.J. Foliar nitrogen application timing influence on grain yield and protein concentration of hard red winter and spring wheat. *Agronomy J.*, 2003, 95: 335-338.
 9. Mickelson S., See D., Meyer F.D. e.a. Mapping of QTL associated with nitrogen storage and remobilization in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *J. Exp. Bot.*, 2003, 54: 801-812.
 10. Peterson D.M., Wesenberg D.M., Burrup D.E. e.a. Relationships among agronomic traits and grain composition in oat genotypes grown in different environments. *Crop Sci.*, 2005, 45: 1249-1255.
 11. Кобылянский В.Д. Рожь. Генетические основы селекции. М., 1982.
 12. Wilcox J.R., Cavins J.F. Backcrossing high seed protein to a soybean cultivar. *Crop Sci.*, 1995, 35: 1036-1041.
 13. Pixley K.V., Bjarnason M.S. Stability of grain yield, endosperm modification, and protein quality of hybrid and open-pollinated quality protein maize (QPM) cultivars. *Crop Sci.*, 2002, 42: 1882-1890.
 14. Chung J., Babka H.L., Graf G.L. e.a. The seed protein, oil, and yield QTL on soybean linkage group I. *Crop Sci.*, 2003, 43: 1053-1067.
 15. Минеев В.Г., Павлов А.Н. Агротехнические основы повышения качества зерна пшеницы. М., 1981.
 16. Fowler D.B. Crop nitrogen demand and grain protein concentration of spring and winter wheat. *Agr. J.*, 2003, 95: 260-265.
 17. Gallais A., Hirel B. An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize. *J. Exp. Bot.*, 2004, 55(396): 295-306.
 18. Hanson W.D., Leffell R.C., Howell R.W. Genetic analysis of energy production in the soybean. *Crop Sci.*, 1961, 1: 121-126.
 19. Павлов А.Н. Повышение содержания белка в зерне. М., 1984.
 20. Halvorson A.D., Black A.L., Krupinsky J.M. e.a. Spring wheat response to tillage and nitrogen fertilization in rotation with sunflower and winter wheat. *Agronomy J.*, 2000, 92: 136-144.
 21. Schlegel A.J., Grant C.A., Havlin J.L. Challenging approaches to nitrogen fertilizer recommendations in continuous cropping systems in the Great Plains. *Agronomy J.*, 2005, 97(2): 391-398.
 22. Liang X.Q., Li H., He M.M. e.a. The ecologically optimum application of nitrogen in wheat season of rice-wheat cropping system. *Agr. J.*, 2008, 100: 67-72.
 23. Конарев В.Г. Ресурсы растительного белка и проблемы его качества. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1981, 70(2): 3-13.
 24. Johnson V.A., Mattern P.J., Schmidt J.W. e.a. Genetic advances in wheat protein quantity and composition. Proc. 4th Intern. Wheat Genetics Symp. Columbia, 1973: 547-556.
 25. Dudley J.W. From means to QTL: the Illinois long-term selection experiment as a case study in quantitative genetics. *Crop Sci.*, 2007, 47: 20-31.
 26. Смирнова - Иконникова М.И. Химический состав зерновых бобовых культур. В сб.: Зерновые бобовые культуры. М., 1960: 29-51.
 27. Burstin J., Marget P., Huart M. e.a. Developmental genes have pleiotropic effects on plant morphology and source capacity, eventually impacting on seed protein content and productivity in pea. *Plant Physiol.*, 2007, 144(2): 768-781.
 28. Solh M., Erskine W. Genetic resources. In: Lentils /C. Webb, G. Hawtin (eds.). ICARDA, Commonwealth Agricultural Bureaux, England, 1981: 53-67.
 29. Жученко А.А. Генетическая природа адаптивного потенциала возделываемых растений. В сб.: Идентифицированный генофонд растений и селекция /Под ред. Б.В. Ригина, Е.И. Гаевской. СПб, 2005: 36-101.
 30. Tribou E., Martre P., Girousse C. e.a. Unravelling environmental and genetic relationships between grain yield and nitrogen concentration for wheat. *Europ. J. Agronomy*, 2006, 25(2): 108-118.
 31. Miller A.J., Fan X., Orsel M. e.a. Nitrate transport and signalling. *J. Exp. Bot.*, 2007, 58: 2297-2306.
 32. Ritchie R.J. Estimation of cytoplasmic nitrate and its electrochemical potential in barley roots using ¹³NO₃⁻ and compartmental analysis. *New Phytologist*, 2006, 171(3): 643-655.
 33. Girin T., Lejay L., Wirth J. e.a. Identification of a 150 bp cis-acting element of the *AtNRT2.1* promoter involved in the regulation of gene expression by the N and C status of the plant. *Plant, Cell and Environ.*, 2007, 30(11): 1366-1380.
 34. Britto D.T., Kronzucker H.J. Nitrogen acquisition, PEP carboxylase, and cellular pH homeostasis: new views on old paradigms *Plant, Cell and Environ.*, 2005, 28: 1396-1409.
 35. Wiersma J.J., Busch R.H., Fulcher G.G. e.a. Recurrent selection for kernel weight in spring wheat. *Crop Sci.*, 2001, 41: 999-1005.
 36. Марушев А.И. Качество зерна пшениц Поволжья. Саратов, 1968.
 37. Forsberg R.A., Youngs V.L., Shands H.L. Correlations among chemical and agronomic characteristics in certain oat cultivars and selections. *Crop Sci.*, 1974, 14: 221-224.
 38. Geater C.W., Fehr W.R., Wilson L.A. Association of soybean seed traits with physical properties of natto. *Crop Sci.*, 2000, 40: 1529-1534.
 39. Tinius C.N., Burton J.W., Carter T.E. e.a. Recurrent selection for seed size in soybean: IIL indirect effects on seed composition. *Crop Sci.*, 1993, 33: 959-962.

40. Gan Y., Stobbe E.H. Seedling vigor and grain yield of «Roblin» wheat affected by seed size. *Agronomy J.*, 1996, 88: 456-460.
41. Wilenborg C.J., Wildeman J.C., Miller A.K. e.a. Oat germination characteristics differ among genotypes, seed sizes, and osmotic potentials. *Crop Sci.*, 2005, 45: 2023-2029.
42. Рядчиков В.Г. Улучшение зерновых белков и их оценка /Под. ред. М.И. Хаджинова. М., 1978.
43. Zhu X., Galili G. Increased lysine synthesis coupled with a knockout of its catabolism synergistically boosts lysine content and also transregulates the metabolism of other amino acids in *Arabidopsis* seeds. *The Plant Cell*, 2003, 15: 845-853.
44. Anzala F., Morere - LePaven M.-C., Fournier S. e.a. Physiological and molecular aspects of aspartate-derived amino acid metabolism during germination and post-germination growth in two maize genotypes differing in germination efficiency. *J. Exp. Bot.*, 2006, 57: 645-653.
45. Wakasa K., Hasegawa H., Nemoto H. e.a. High-level tryptophan accumulation in seeds of transgenic rice and its limited effects on agronomic traits and seed metabolite profile. *J. Exp. Bot.*, 2006, 57: 3069-3078.
46. Bhatnagar S., Betrán F.J., Rooney L.W. Combining abilities of quality protein maize inbreds. *Crop Sci.*, 2004, 44: 1997-2005.
47. Jauhar P.P. Modern biotechnology as an integral supplement to conventional plant breeding. *Crop Sci.*, 2006, 46: 1841-1859.
48. Крупнов В.А., Сибикиев С.Н. Чужеродные гены для улучшения мягкой пшеницы. В сб.: Идентифицированный генофонд растений и селекция. /Под ред. Б.В. Ригина, Е.И. Гаевской. СПб, 2005: 740-758.
49. Abeledo L.G., Calderini D.F., Slafer G.A. Nitrogen economy in old and modern malting barleys. *Field Crop. Res.*, 2008, 106(2): 171-178.
50. Miao Y., Mulla D.J., Hernandez J.A. e.a. Potential impact of precision nitrogen management on corn yield, protein content, and test weight. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 2007, 71: 1490-1499.
51. Hallauer A.R. History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: lessons from maize. *Crop Sci.*, 2007, 47: 4-19.
52. Созинов А.А., Жемела Г.П. Улучшение качества зерна озимой пшеницы и кукурузы. М., 1983.
53. Martre P., Porter J.R., Jamieson P.D. e.a. Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the Sink/Source regulations of nitrogen remobilization for wheat. *Plant Physiol.*, 2003, 133: 1959-1967.
54. Asseng S., Milroy S.P. Simulation of environmental and genetic effects on grain protein concentration in wheat. *Eur. J. Agronomy*, 2006, 25(2): 119-128.
55. Gebre - Mariam H., Larter E.N. Genetic response to index selection for grain yield, kernel weight and per cent protein in four wheat crosses. *Plant Breed.*, 1996, 115, 459-464.
56. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M. e.a. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Proc. of the 10th International Wheat Genetics Symposium, v. 4. Rome, Paestum, Italy, 2003.
57. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M. e.a. Catalogue of gene symbols for wheat: 2005 Supplement /R.A McIntosh, K.M. Devos, J. Dubcovsky e.a. (eds.). *Ann. Wheat Newsletter*, KSU, USA, 2005, 51: 250-285.
58. Gallais A., Hirel B. An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize. *J. Exp. Bot.*, 2004, 55: 295-306.
59. Hirel B., Martin A., Terce - Laforque T. e.a. Physiology of maize I: a comprehensive and integrated view of nitrogen metabolism in a C₄ plant. *Physiol. Plant.*, 2005, 124: 167-177.
60. Lea P.J., Azevedo R.A. Nitrogen use efficiency. 2. Amino acid metabolism. *Ann. Appl. Biol.*, 2007, 151(3): 269-275.
61. Wirth J., Chopin F., Santoni V. e.a. Regulation of root nitrate uptake at the NRT2.1 protein level in *Arabidopsis thaliana*. *Biol. Chem.*, 2007, 282(32): 23541-23552.
62. Waines J.G., Ehdai B. Domestication and crop physiology: roots of green-revolution wheat. *Ann. Bot.*, 2007, 100(5): 991-998.
63. Coque M., Gallais A. Genetic variation for nitrogen remobilization and postsilking nitrogen uptake in maize recombinant inbred lines: heritabilities and correlations among traits. *Crop Sci.*, 2007, 47: 1787-1796.
64. Kichey T., Hirel B., Heumez E. e.a. In winter wheat (*Triticum aestivum* L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilisation to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers. *Field Crops Res.*, 2007, 102: 22-32.
65. Кумаков В.А., Березин Б.В., Евдокимова О.А. и др. Продукционный процесс в посевах пшеницы. Саратов, 1994.
66. Yang L., Mickelson S., See D. e.a. Genetic analysis of the function of major leaf proteases in barley (*Hordeum vulgare* L.) nitrogen remobilization. *J. Exp. Bot.*, 2004, 55: 2607-2616.
67. Dupont F.M., Hurkman W.J., Vensel W.H. e.a. Protein accumulation and composition in wheat grains: effects of mineral nutrients and high temperature. *Eur. J. Agronomy*, 2006, 25: 96-107.

68. Chopin F., Orsel M., Dorbe M.-F. e.a. The *Arabidopsis* ATNRT2.7 nitrate transporter controls nitrate content in seeds. *The Plant Cell*, 2007, 19: 1590-1602.
69. Сайфуллин Р. Г. Генетический контроль содержания белка в зерне яровой мягкой пшеницы. Автореф. канд. дис. Одесса, 1990.
70. Dimmock J., Gooding M.J. The influence of foliar diseases, and their control by fungicides, on the protein concentration in wheat grain: a review. *J. Agric. Sci. (Cambridge)*, 2002, 138: 349-366.
71. Barbottin A., Lecomte C., Bouchard C. e.a. Nitrogen remobilization during grain filling in wheat genotypic and environmental effects. *Crop Sci.*, 2005, 45: 1141-1150.
72. Sibikeev S.N., Krupnov V.A., Voronina S.A. e.a. Alien genes in breeding of spring bread wheat for resistance to diseases. *Recent Research Development in Genetics and Breeding, Kerala, India*, 2005, 2: 155-188.
73. Reynolds M.P., Calderini D.F., Condon A.G. e.a. Physiological basis of yield grains in wheat associated with the Lr19 translocation from *Agropyron elongatum*. *Euphytica*, 2001, 119: 139-144.
74. Webb C.A., Fellers J.P. Cereal rust fungi genomics and the pursuit of virulence and avirulence factors. *FEMS Microbiol. Letters*, 2006, 264: 1-7.
75. Dangl J.L., McDowell J.M. Two modes of pathogen recognition by plants. *PNAS*, 2006, 103: 8575-8576.
76. Martin A., Belastegui-Macadam X., Quilleré I. e.a. Nitrogen management and senescence in two maize hybrids differing in the persistence of leaf greenness. *Agro-nomic, physiological and molecular aspects. New Phytol.*, 2005, 167: 483-492.
77. Winkler A. Transcriptional or post-transcriptional regulation — how does a plant know when to senesce? *New Phytol.*, 2007, 175: 7-9.
78. Spano G., DiFonzo N., Perrotta C. e.a. Physiological characterization of «stay green» mutants in durum wheat. *J. Exp. Bot.*, 2003, 54: 1415-1420.
79. Thomas H., Edwards K.J., Edwards D. e.a. Modification of nitrogen remobilization, grain fill and leaf senescence in maize (*Zea mays*) by transposon insertional mutagenesis in a protease gene. *New Phytol.*, 2007, 173: 481-494.
80. Jukanti A.K., Fischer A.M. A high-grain protein content locus on barley (*Hordeum vulgare*) chromosome 6 is associated with increased flag leaf proteolysis and nitrogen remobilization. *Physiol. Plant.*, 2008, 132: 426-439.
81. Lee E.A., Tollenaar M. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Sci.*, 2007, 47: 202-215.
82. Uauy C., Brevis J.C., Dubcovsky J. The high grain protein content gene *Gpc-B1* accelerates senescence and has pleiotropic effects on protein content in wheat. *J. Exp. Bot.*, 2006, 57: 2785-2794.
83. Austin R.B. Yield of wheat in the United Kingdom. *Recent advances and prospects. Crop Sci.*, 1999, 39: 1604-1610.
84. Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. М., 1991.
85. Boote K.J., Sinclair T.R. Significant discoveries and our changing perspective on research. *Crop Sci.*, 2006, 46: 2270-2277.
86. Baker D.A., Young D.L., Huggins D.R. e.a. Economically optimal nitrogen fertilization for yield and protein in hard red spring wheat. *Agronomy J.*, 2004, 96: 116-123.
87. Muurinen S., Kleemola J., Peltonen-Sainio P. Accumulation and translocation of nitrogen in spring cereal cultivars differing in nitrogen use efficiency. *Agronomy J.*, 2007, 99: 441-449.
88. Long S.P., Zhu X.-G., Naidu S.W.L. e.a. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant, Cell and Environ.*, 2006, 29: 315-330.
89. Ladha J.K., Reddy R.P. Nitrogen fixation in rice systems: State of knowledge and future prospects. *Plant Soil*, 2003, 252: 151-167.
90. Yan X., Wu P., Ling H. e.a. Plant nutriomics in China: an overview. *Ann. Bot.*, 2006, 98: 473-482.

ГНУ НИИ сельского хозяйства Юго-Востока,
410010 г. Саратов, ул. Тулайкова, 7,
e-mail: raiser@mail.saratov.ru, vasilij_krupnov@mail.ru

Поступила в редакцию
14 мая 2008 года

ABOUT RELATIONSHIPS BETWEEN THE GRAIN YIELD AND GRAIN PROTEIN IN CEREALS AND LEGUMES (review)

O.V. Krupnova

S u m m a r y

The current state of researches about relationships between a grain yield and concentration in a grain of protein was considered. The hypothesis about the leading role of the genetic program of a species in a determination of negative relationships between a yield and content in grain of protein, and also the selection, economical and ecological aspects of this problem are discussed. Genetic approaches to improvement nitrogen use efficiency by cultivated plants are considered.