

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ – МСХА ИМЕНИ К. А. ТИМИРЯЗЕВА

Е. И. Кошкин, Г. Г. Гусейнов

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ  
ФИЗИОЛОГИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ  
КУЛЬТУР**

**УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ**

Допущено  
Министерством сельского  
хозяйства Российской Федерации  
в качестве учебного пособия  
для подготовки магистров  
по направлению «Агрономия»



• ПРОСПЕКТ •

Москва  
2020

УДК 633(075.8)

ББК 42.1я73

К76

*Рецензенты:*

**Кузнецов В. В.** – доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, ИФР РАН;

**Попов С. Я.** – доктор биологических наук, профессор кафедры защиты растений РГАУ – МСХА им. К. А. Тимирязева.

**Кошкин Е. И., Гусейнов Г. Г.**

К76 Экологическая физиология сельскохозяйственных культур : учебное пособие. – Москва : РГ-Пресс, 2020. – 576 с.

ISBN 978-5-9988-0841-8

DOI 10.31085/9785998808418-2020-576

В учебном пособии проанализированы структурные и функциональные особенности адаптации и формирования урожая полевых культур под действием биотических и абиотических факторов в преимущественно техногенных системах земледелия. Приведены визуальные симптомы некоторых инфекционных и неинфекционных заболеваний, рассмотрены физиологические нарушения у культурных и сорных растений при обработке пестицидами. Кратко изложены сведения о биохимии иммунитета растений. Особое внимание уделено использованию физиологических показателей в селекции на урожайность и качество урожая растений при стрессе. Показаны возможности использования для повышения толерантности к стрессорам ряда специальных индукторов устойчивости органической и неорганической природы.

Предназначено для студентов агрономических специальностей, обучающихся по программам магистратуры, а также аспирантов, преподавателей, научных сотрудников, работников сельского хозяйства.

УДК 633(075.8)

ББК 42.1я73

*Учебное издание*

**Кошкин Евгений Иванович,  
Гусейнов Гусейн Гаракиши-оглы**

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР**

Учебное пособие

Подписано в печать 25.08.2019. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Печать цифровая. Печ. л. 36,0. Тираж 200 экз. Заказ №

ISBN 978-5-9988-0841-8

DOI 10.31085/9785998808418-2020-576

© Кошкин Е. И., Гусейнов Г. Г., 2019

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Список сокращений .....	4
Введение .....	7
<b>Глава 1. Потенциальная урожайность культур при оптимизации выращивания и передача сигналов о действии стрессоров .....</b>	<b>13</b>
1.1. Ретроспективный и перспективный анализ особенностей формирования урожая (на примере отдельных зерновых и зернобобовых культур) .....	13
1.2. Сигналинг растений в условиях стресса .....	35
Контрольные вопросы и задания .....	41
<b>Глава 2. Окислительный стресс .....</b>	<b>43</b>
2.1. Активные формы кислорода .....	43
2.1.1. Характеристика основных форм кислорода .....	43
2.1.2. Биологическое значение АФК .....	46
2.1.3. Механизмы детоксикации АФК .....	50
Контрольные вопросы и задания .....	58
<b>Глава 3. Действие дефицита воды и засухоустойчивость .....</b>	<b>59</b>
3.1. Эффективность использования воды растениями .....	59
3.1.1. Регуляция листом газо- и водообмена .....	60
3.1.2. Функционирование корневой системы .....	63
3.1.3. Адаптация к засухе и эффективность использования воды .....	66
3.1.4. Агротехнические и селекционные мероприятия .....	68
3.1.5. Какой признак использовать на практике .....	82
3.1.6. Модель адаптации к засухе .....	89
3.1.7. Генно-инженерная трансформация растений .....	92
3.1.8. Сигнальные системы водного дефицита .....	95
3.1.9. Осмотическая регуляция .....	97

3.2. Формирование урожая при водном дефиците. . . . .	101
3.2.1. Чувствительность к засухе в репродуктивный период. . . . .	101
3.2.2. Стратегии успешного выживания при засухе . . . . .	102
3.2.3. Генетическая детерминация засухоустойчивости. . . . .	104
3.3. Использование регуляторов роста с целью повышения засухоустойчивости . . . . .	110
Контрольные вопросы и задания. . . . .	112
<b>Глава 4. Холодостойкость растений . . . . .</b>	<b>114</b>
4.1. Действие гипотермии на клеточном уровне. . . . .	114
4.1.1. Изменения на уровне клеточных органелл и мембран . . . . .	114
4.1.2. Проявление окислительного стресса . . . . .	119
4.2. Низкотемпературный контроль экспрессии генов. . . . .	126
4.2.1. Восприятие и сенсоры низкотемпературного сигнала . . . . .	126
4.2.2. Гормональный статус. . . . .	127
4.2.3. Профилирование метаболитов . . . . .	131
4.2.4. Общность и различие реакций на гипо- и гипертермию. . . . .	133
4.3. Физиологические процессы в условиях пониженных температур. . . . .	135
4.3.1. Фотосинтез и дыхание . . . . .	135
4.3.2. Водный обмен . . . . .	137
4.3.3. Минеральное питание. . . . .	139
4.3.4. Рост, развитие и продуктивность растений . . . . .	140
4.4. Устойчивость к холодовому стрессу . . . . .	142
4.4.1. Методы диагностики холодового повреждения . . . . .	142
4.4.2. Пути повышения холодоустойчивости теплолюбивых растений . . . . .	143
Контрольные вопросы и задания. . . . .	147
<b>Глава 5. Морозоустойчивость растений. . . . .</b>	<b>149</b>
5.1. Условия и причины вымерзания растений . . . . .	150
5.2. Повреждения растений при действии мороза . . . . .	151
5.3. Адаптация растений к действию отрицательных температур . . . . .	154
5.3.1. Закаливание. . . . .	155
5.3.2. Роль сахаров, липидов и белков в адаптации растений. . . . .	158
5.3.3. Возможные пути передачи сигнала . . . . .	163
5.3.4. Генетический контроль морозоустойчивости . . . . .	164
5.3.5. Способы повышения морозоустойчивости. . . . .	166
Контрольные вопросы и задания. . . . .	167

<b>Глава 6. Высокотемпературный стресс. Жароустойчивость</b> .....	168
6.1. Влияние теплового шока на клеточном уровне .....	169
6.2. Влияние высокой температуры на уровне растения и ценоза .....	175
6.2.1. <i>Высокотемпературный стресс в фазы вегетативного и генеративного развития</i> .....	175
6.2.2. <i>Урожайность и структура урожая в условиях высокотемпературного стресса</i> .....	178
6.3. Диагностика термотолерантности и возможности закаливания. ....	184
6.3.1. <i>Контроль жароустойчивости регуляторами роста</i> .....	187
Контрольные вопросы и задания. ....	188
<b>Глава 7. Переувлажнение как источник стресса</b> .....	190
7.1. Устойчивость к затоплению .....	190
7.2. Повреждения растений при дефиците кислорода в условиях затопления почв. ....	191
7.3. Изменение устойчивости к затоплению в онтогенезе растений ....	192
7.4. Механизмы устойчивости к затоплению .....	194
7.5. Стратегии адаптации растений к анаэробному стрессу. ....	199
7.5.1. <i>Избегание анаэробноза путем дальнего транспорта <math>O_2</math></i> .....	200
7.5.2. <i>Метаболическая адаптация к гипоксии и аноксии</i> .....	204
7.5.3. <i>Гипоксическая акклимация.</i> .....	206
7.5.4. <i>Углеводный обмен при анаэробнозе</i> .....	207
7.6. Пути повышения устойчивости к затоплению .....	209
7.6.1. <i>Устойчивость риса к затоплению</i> .....	212
Контрольные вопросы и задания. ....	215
<b>Глава 8. Устойчивость растений к уплотнению почвы</b> .....	216
8.1. Агрофизические характеристики почвы и проникающая способность корней. ....	216
8.1.1. <i>Уплотнение почвы под действием сельскохозяйственных машин.</i> .....	216
8.1.2. <i>Способы измерения механического давления</i> .....	217
8.1.3. <i>Агрофизические характеристики почвы, влияющие на степень ее уплотнения.</i> .....	218
8.1.4. <i>Зависимость степени уплотнения почвы и проникающей способности корневой системы растений от способа обработки почвы</i> .....	219
8.1.5. <i>Сравнительная устойчивость полевых культур к уплотнению.</i> ....	219
8.2. Влияние уплотнения почвы на жизнедеятельность растений .....	221

8.2.1. Водный обмен . . . . .	221
8.2.2. Фотосинтез и дыхание. . . . .	222
8.2.3. Минеральное питание. . . . .	225
8.2.4. Рост и развитие . . . . .	228
8.2.4.1. Влияние корневого чехлика и слизи на растяжение и утолщение корня . . . . .	230
8.2.4.2. Реакция растений на клеточном уровне . . . . .	231
8.2.5. Роль фитогормонов в реакции растений на уплотнение . . . . .	233
8.2.6. Урожай и его качество . . . . .	237
8.3. Пути повышения устойчивости к уплотнению почвы . . . . .	240
Контрольные вопросы и задания. . . . .	241
<b>Глава 9. Минеральный стресс . . . . .</b>	<b>242</b>
9.1. Физиологические аспекты минерального питания . . . . .	242
9.1.1. Влияние дефицита элементов питания на растение . . . . .	242
9.1.2. Общие признаки голодания растений элементами питания. . . . .	250
9.2. Эффективность использования азота растениями. . . . .	253
9.2.1. Фотосинтез и эффективность использования азота. . . . .	256
9.2.2. Влияние уровня азотного питания на рост и развитие. . . . .	257
9.2.3. Сортовая отзывчивость полевых культур на удобрения . . . . .	258
9.3. Урожайность и качество урожая на разном фоне азотного питания . . . . .	261
Контрольные вопросы и задания. . . . .	275
<b>Глава 10. Солеустойчивость растений . . . . .</b>	<b>276</b>
10.1. Сравнительная солеустойчивость сельскохозяйственных культур. . . . .	277
10.2. Влияние засоления на физиологические процессы в растениях . . . . .	280
10.2.1. Основные причины токсичности $Na^+$ . . . . .	280
10.2.2. Дыхание и углеродный баланс растений. . . . .	282
10.2.3. Минеральное питание . . . . .	284
10.2.4. Рост растений в условиях засоления. . . . .	289
10.3. Механизмы солеустойчивости . . . . .	295
10.3.1. Адаптация к засолению на уровне целого растения . . . . .	295
10.3.2. Клеточный уровень адаптации. . . . .	300
10.4. Пути повышения солеустойчивости культур. . . . .	307
10.5. Методы отбора устойчивых форм. . . . .	309
10.5.1. Пути повышения солеустойчивости. . . . .	316
Контрольные вопросы и задания. . . . .	323

<b>Глава 11. Устойчивость к тяжелым металлам.</b> . . . . .	324
11.1. Поглощение тяжелых металлов растениями. . . . .	324
11.2. Токсическое действие тяжелых металлов . . . . .	329
11.3. Качество урожая . . . . .	341
11.4. Устойчивость к действию тяжелых металлов . . . . .	343
11.5. Пути повышения устойчивости к тяжелым металлам . . . . .	348
Контрольные вопросы и задания. . . . .	349
<b>Глава 12. Устойчивость растений к алюминию на кислых почвах.</b> . . . . .	351
12.1. Причины токсичности кислых почв. . . . .	351
12.2. Классификация культур по степени устойчивости к алюминию. . . . .	353
12.3. Токсическое действие алюминия. . . . .	354
12.4. Быстрые и медленные токсические эффекты алюминия. . . . .	358
12.4.1. Быстрые токсические эффекты . . . . .	358
12.4.2. Медленные токсические эффекты. . . . .	361
12.5. Физиологические механизмы устойчивости к алюминию. . . . .	367
12.6. Методы отбора устойчивых форм растений. . . . .	372
Контрольные вопросы и задания. . . . .	378
<b>Глава 13. Атмосфера как источник стрессовых воздействий.</b> . . . . .	379
13.1. Влияние ультрафиолетового излучения на физиологические процессы в растениях . . . . .	379
13.2. Реакция растений на повышение концентрации CO <sub>2</sub> в атмосфере . . . . .	393
13.3. Устойчивость к повышенной концентрации озона . . . . .	407
13.4. Загрязнение атмосферы окислами азота . . . . .	420
13.5. Загрязнение атмосферы диоксидом серы. . . . .	425
13.6. Реакция растений на сочетания стрессоров . . . . .	431
13.7. Загрязнение соединениями фтора . . . . .	440
13.8. Кислотные осадки. . . . .	442
Контрольные вопросы и задания. . . . .	443
<b>Глава 14. Устойчивость к биотическим факторам.</b> . . . . .	445
14.1. Нарушения физиологических процессов и формирование урожая у растений, пораженных инфекционными заболеваниями . . . . .	448
14.1.1. Водный обмен . . . . .	449
14.1.2. Фотосинтетическая активность . . . . .	453
14.1.3. Дыхание инфицированного растения . . . . .	463
14.1.4. Минеральное питание . . . . .	466

14.1.5. Роль фитогормонов при патогенезе . . . . .	474
14.1.6. Роль активных форм кислорода в иммунитете растений . . .	481
14.1.7. Формирование урожая и его качество . . . . .	484
14.2. Основы иммунитета растений . . . . .	488
14.2.1. Реакция сверхчувствительности . . . . .	490
14.2.2. Взаимодействие растения хозяина и патогена . . . . .	492
14.2.3. Трансдукция сигнала поражения патогеном . . . . .	498
14.3. Конкуренция культурных и сорных растений в агрофитоценозе . .	501
14.3.1. Устойчивость культурных и сорных растений к гербицидам . . . . .	512
14.4. Устойчивость растений в агрофитоценозе к фунгицидам . . . . .	520
14.4.1. Влияние фунгицидов на физиологические процессы . . . . .	521
14.4.2. Влияние гербицидов на патогенез . . . . .	531
Контрольные вопросы и задания . . . . .	538
<b>Глава 15. Устойчивость к истеканию зерна и прорастанию его в колосе . . .</b>	<b>540</b>
15.1. Энзимо-микозное истощение семян . . . . .	540
15.1.1. Физиолого-биохимические особенности энзимной (неинфекционной) стадии . . . . .	541
15.1.2. Микозная (инфекционная) стадия энзимо-микозного истощения семян . . . . .	543
15.1.3. Биологическое травмирование на корню под действием энзимо-микозного истощения семян . . . . .	543
15.1.4. Селекционно-генетический аспект энзимо-микозного истощения семян . . . . .	544
15.2. Устойчивость к прорастанию зерна в колосе . . . . .	545
15.2.1. Прорастание зерна в колосе и факторы, его обуславливающие . . . . .	546
15.2.2. Пути повышения устойчивости зерна к прорастанию в колосе . . . . .	550
Контрольные вопросы и задания . . . . .	554
<b>Глава 16. Использование признаков корневых систем в селекции     (Вместо заключения) . . . . .</b>	<b>556</b>
16.1. Признаки корневых систем . . . . .	556
16.2. Селекционные стратегии, направленные на улучшение корневых систем зерновых культур при дефиците влаги . . . . .	566
<b>Основная литература . . . . .</b>	<b>570</b>
Дополнительная литература . . . . .	570