

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 60×90¹/₁₆.
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
Глава 1. Потенциальная урожайность культур при оптимизации выращивания и передача сигналов о действии стрессоров	13
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
Глава 2. Окислительный стресс	43
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
Глава 3. Действие дефицита воды и засухоустойчивость	59
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
Глава 4. Холодостойкость растений	114
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
Глава 5. Морозоустойчивость растений	149
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

Глава 6. Высокотемпературный стресс. Жароустойчивость	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
Глава 7. Переувлажнение как источник стресса	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 анаэробного стресса путем дальнего транспорта O_2</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 анаэробии</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
Глава 8. Устойчивость растений к уплотнению почвы	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
Глава 9. Минеральный стресс	242
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
Глава 10. Солеустойчивость растений	276
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

Глава 11. Устойчивость к тяжелым металлам.	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
Глава 12. Устойчивость растений к алюминию на кислых почвах.	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
Глава 13. Атмосфера как источник стрессовых воздействий	379
13.1. Влияние ультрафиолетового излучения на физиологические процессы в растениях	379
13.2. Реакция растений на повышение концентрации CO ₂ 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
Глава 14. Устойчивость к биотическим факторам	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
Глава 15. Устойчивость к истеканию зерна и прорастанию его в колосе . . .	540
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
Глава 16. Использование признаков корневых систем в селекции (Вместо заключения)	556
16.1. Признаки корневых систем	556
16.2. Селекционные стратегии, направленные на улучшение корневых систем зерновых культур при дефиците влаги	566
Основная литература	570
Дополнительная литература	570