

УДК 630\*11(100):631.559:632.1

## ВЛИЯНИЕ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА НА ПРОДУКТИВНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР К СТРЕССОРАМ<sup>1</sup>

© 2019 г. Е. И. Кошкин<sup>1,\*</sup>, И. В. Андреева<sup>1</sup>, Г. Г. Гусейнов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева  
127550 Москва, Тимирязевская ул., 49, Россия

<sup>2</sup> Группа компаний “НН group”  
AZ1102 Баку, шоссе Хырдалан-Бинагади 34Н, Азербайджанская Республика

\*E-mail: ekoshkin@rgau-msha.ru

Поступила в редакцию 30.07.2019 г.

После доработки 07.08.2019 г.

Принята к публикации 10.09.2019 г.

В обзоре рассмотрены возможные тенденции изменения урожайности сельскохозяйственных культур в мире при различных сценариях изменения климата. Проанализированы влияние повышенных концентраций озона, двуокиси углерода и доз УФ-В по отдельности и в сочетании на элементы продуктивности и устойчивость к биотическим и абиотическим факторам.

*Ключевые слова:* урожайность, климатические изменения, полевые культуры, стресс-толерантность.

DOI: 10.1134/S0002188119120068

### ВВЕДЕНИЕ

Глобальные изменения, происходящие в климатической системе нашей планеты, с каждым годом становятся все более очевидными. Согласно данным, представленным в 5-м обобщающем докладе МГЭИК, с 1880 по 2012 г. усредненная температура поверхности суши и океана повысилась на 0.85°C, а период с 1983 по 2012 г. оказался самым теплым в Северном полушарии за последние 1400 лет [1]. Основными причинами нарушения естественного функционирования климатической системы Земли называют рост народонаселения и индустриализацию. Антропогенные эмиссии парниковых газов привели к их беспрецедентно высоким концентрациям в атмосферном воздухе, причем около половины антропогенных выбросов диоксида углерода в период между 1750 и 2011 гг. пришлось на последние 40 лет. Сельское хозяйство в наибольшей степени подвержено влиянию происходящих климатических изменений, однако по разным оценкам негативные последствия могут сочетаться с позитивными. В настоящем обзоре проанализированы возможные тенденции изменения продуктивно-

сти сельскохозяйственных культур и их толерантности к отдельным стрессорам (CO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, УФ-В) в условиях глобальных изменений окружающей среды.

### ВОЗДЕЙСТВИЕ ПОВЫШЕННЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА НА РАСТЕНИЯ

Концентрация CO<sub>2</sub> в атмосфере за последнее столетие в сравнении с доиндустриальным периодом увеличилась с 280 до более чем 410 ppm (млн<sup>-1</sup>) в 2018 г. [1, 2]. На этом фоне отмечено заметное изменение динамики выпадения осадков в аграрных регионах. Например, выпадение осадков в “пшеничном” поясе западной Австралии за последние десятилетия снизилось на 20% [3, 4], в то время как в Пампасе (Аргентина), напротив, увеличилось на 100–120 мм. В целом сумма дождевых осадков в высоких широтах Северного полушария возросла, в то время как в Восточной Азии, Австралии и Тихоокеанском регионе снизилась на фоне усиления variability выпадения. Одновременно уменьшилось общее количество радиации, достигающей поверхности Земли, при повышении в ней доли рассеянной радиации вследствие увеличения концентрации аэрозолей в атмосфере и повышения ее облачности (сниже-

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках проекта ERASMUS+ № 574056-EPP-1-2016-PL-EPPKA2-CBHE-SP “Lifelong Learning for Sustainable Development” (SUSDEV).

ния прозрачности), что особенно характерно для Северного полушария.

Согласно прогнозам, ожидается усиление скорости роста концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере, которая составит 2.0 ppm в год против 1.4 ppm за прошедший период, что, безусловно, будет иметь далеко идущие последствия для сельского хозяйства [5]. Среди основных негативных факторов, которые будут сопровождать этот процесс, отмечают повышение частоты и интенсивности засух, увеличение температуры и концентрации озона [6]. Кроме того, по мнению Lobell, остается недооцененным влияние изменения амплитуды среднесуточной температуры при вариации других климатических параметров на скорость прохождения отдельных фаз развития и урожайность культур в целом [7].

Повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  вызывает у растений 2 глобальных эффекта. Первый из них состоит в повышении внутриклеточной концентрации  $\text{CO}_2$ , увеличивая таким образом интенсивность нетто-фотосинтеза, снижении устьичной проводимости и, соответственно, интенсивности транспирации, что положительно сказывается на накоплении биомассы и урожайности [8, 9]. Например, по данным Tubiello et al., удвоение концентрации двуокиси углерода в атмосферном воздухе повышало интенсивность фотосинтеза (ИФ) в среднем на 30–50% у  $\text{C}_3$ - и на 10–25% – у  $\text{C}_4$ -видов, урожайность – на 10–20 и до 13% соответственно [10]. Обобщение результатов опытов с пшеницей показало повышение урожайности зерна в среднем на 0.07% при увеличении концентрации  $\text{CO}_2$  в 1 ppm [11]. В то же время влияние повышения концентрации  $\text{CO}_2$  на урожайность во многом определяли водный статус и условия минерального питания растений. Максимальная реакция отмечена в условиях ограниченной влагообеспеченности [12, 13], что обусловлено повышением эффективности использования воды (ЭИВ) [14]. Наблюдения в полевых условиях показали, что на низком агрофоне, напротив, позитивный эффект повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  нивелировался вследствие комплексного воздействия ряда лимитирующих факторов, включая вредителей и возбудителей заболеваний, что в комплексе приводило к снижению качества урожая [8].

Вторым, косвенным эффектом повышения концентрации  $\text{CO}_2$  может служить повышение температуры растений из-за снижения устьичной проводимости. Вместе с тем селекция пшеницы на урожайность сопровождалась повышением устьичной проводимости, снижением температу-

ры листьев благодаря усиленной транспирации и увеличению устойчивости к высокой температуре [15]. Повышенные температуры могут оказывать негативное влияние на продуктивность посевов в результате ускорения развития растений и, соответственно, сокращения вегетационного периода. Анализ фенологических параметров 542 видов растений в 21 стране Европы за период 1971–2000 гг. показал, что в 78% случаев наблюдали ускорение развития. Моделирование онтогенеза пшеницы в условиях повышения температуры также продемонстрировало более раннее наступление цветения (на 1 нед при повышении температуры на  $1^\circ\text{C}$ ) при неизменной продолжительности периода от цветения до созревания [16]. Однако потенциально это может повысить риск попадания растений под заморозки в фазе цветения – очень чувствительном этапе онтогенеза растений, что одновременно предполагает селекцию культур на холодоустойчивость. Например, в кукурузном поясе США (штат Айова) за 30 лет, начиная с 1979 г., удалось сместить начало посева примерно на 2 нед раньше, что позволило уйти от жесткой засухи в фазе цветения кукурузы в начале июня и избежать череззерницы початков [17].

Установлен широкий диапазон возможной реакции видов культур на повышение температуры, причем температурный оптимум фотосинтеза и накопления биомассы выше для  $\text{C}_4$ -, чем для  $\text{C}_3$ -видов. Культуры с высоким температурным порогом развития (кукуруза, сорго, просо, подсолнечник, некоторые виды бобовых культур) получают преимущества в результате повышения температуры в умеренной зоне. Большинство мелкосемянных зерновых культур, бобовые (горох, чечевица), лен, рапс, биологический нуль развития которых достаточно низкий, с повышением температуры также ускоряют свое развитие.

Косвенный эффект глобального потепления заключается также в возрастании водопотребления из-за повышенной транспирации, что в конечном итоге может ограничивать продуктивность [18]. В засушливых регионах это непосредственно снижает урожайность, а при орошении повышает расход поливной воды, в том числе из-за повышенного испарения из почвы. Согласно расчетам, если в будущем изменения температуры будут происходить с такой же скоростью, как за последние 50 лет, когда минимальные температуры росли в 2 раза быстрее максимальных, а амплитуда среднесуточных температур снизилась, то влияние возрастающих температур на дефицит давления водяных паров (ДДВП) и, соответственно, на эвапотранспирацию будет небольшим. Например, по мнению Garcia et al., повышенная

концентрация  $\text{CO}_2$  может частично компенсировать возросший спрос растений на воду из-за повышения температуры путем снижения устьичной проводимости, что уменьшает транспирацию [19]. Однако последнее повышает температуру листьев и вероятность повреждения растений от теплового шока. Изменение температуры, помимо продуктивности, влияет на качество получаемой продукции, в частности, на содержание белка в зерне пшеницы, качество муки и теста из нее [20], а также на состав жирных кислот в семянках подсолнечника [21].

Глобальное потепление вызвало серьезные изменения периодичности выпадения дождевых осадков, причем количество осадков увеличилось в высоких широтах и вблизи от экватора, в то время как в субтропических регионах показало тенденцию к снижению [22]. Изменение количества осадков способно оказать на урожайность культур как позитивный, так и негативный эффект. Например, в засушливых регионах увеличение количества осадков оказывало положительное влияние на формирование урожая, а в оптимальных по влагообеспеченности условиях вызывало затопление, потерю урожая [23] или вымывание элементов питания из легких по гранулометрическому составу почв [24]. Не менее важна также регулярность выпадения осадков, т.к. дефицит влаги в почве до и во время цветения зерновых культур, а также в период налива зерновки может значительно снизить продуктивность. Агротехнические мероприятия (сроки посева, дозы и время внесения минеральных удобрений, густота посева, выбор сорта) могут заметно повлиять на динамику водопотребления растений, как и количество выпадающих одновременно дождевых осадков. Интенсивные (ливневые) дожди влияют на глубину просачивания осадков и поверхностный сток, минерализацию органического вещества почвы и ЭИВ культур [25–27].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА И ВОЗМОЖНЫЕ БУДУЩИЕ СЦЕНАРИИ

Модели формирования урожая для пшеницы были разработаны первыми среди других культур, демонстрируя влияние изменений климата, в частности, регулярности и интенсивности выпадения осадков на продуктивность [28]. В пшеничном поясе Новой Зеландии на богаре к 2100 г. предсказали ускорение созревания на 10–20 сут в связи с повышением температуры и концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосферном воздухе, а также увеличение урожайности на 15–30% при ее исходном

уровне 10 т/га. Результаты моделирования для условий Индии продемонстрировали увеличение урожайности орошаемого риса в сценариях, включающих концентрации  $\text{CO}_2$  на уровне 400–750 ppm и повышение температуры на 1–5°C [29], и разнонаправленное изменение (снижение или увеличение) урожайности сои в зависимости от провинции и сценария изменения климата [30]. В модели для условий Ботсваны, предполагающей удвоение концентрации двуокиси углерода, увеличение температуры на 2–3°C, снижение или возрастание количества осадков в зависимости от провинций или времени года, прогнозировалось сокращение вегетационного периода и снижение урожайности кукурузы и пшеницы в зависимости от типа почв на 4–30% [31]. Для условий Африки и Латинской Америки к 2055 г., согласно модели CERES-Maize, предполагается снижение урожайности кукурузы на 10% [32] со значительной вариацией по странам и типам почв.

Вместе с тем глобальное потепление может вызвать наступление экстремальных в физиологическом смысле температур [33]. Например, поздние заморозки после формирования колосков могут заметно снизить урожайность зерновых [34].

Увеличение урожайности при повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  (550 ppm) требует внесения дополнительного количества азотных удобрений [35], хотя даже в этом случае концентрация азота в листьях может снижаться. Содержание других элементов питания в используемых моделях пока не учитывают, что значительно снижает их ценность и корректность. В разработанной для Западной Австралии модели продукционного процесса пшеницы прогнозировали увеличение урожайности в условиях повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  (400–700 ppm), умеренной влагообеспеченности и доступности азотного питания [36]. Как отмечали Ludwig et al., в регионах со средиземноморским типом климата рост озимых зерновых культур в зимний период часто лимитируется пониженными температурами, и глобальное потепление в этом случае может оказать позитивный эффект [37]. Вместе с тем увеличение температуры на 3°C, а также повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  снижали содержание белка в зерне, но в целом выход белка на единицу площади посевов оказывался больше благодаря росту урожайности, но только в условиях достаточной влагообеспеченности.

В модельных исследованиях в Болгарии показано, что более ранний посев пшеницы и кукурузы может быть эффективным приемом для снижения потерь урожая в условиях глобального по-

вышения температуры [38]. Разработанная в Италии модель CropSyst прогнозировала потерю урожая на 10–40%, вызванную будущим изменением климата [39]. Сохранить урожайность на текущем уровне предлагали за счет более ранних сроков сева медленно растущих озимых культур. Согласно модели, на северо-востоке Австралии за счет раннего сева и снижения риска наступления заморозков при глобальном потеплении доходы от выращивания пшеницы можно удвоить [40].

Необходимо принимать во внимание, что на фоне изменения условий окружающей среды (повышение концентрации  $\text{CO}_2$ , температуры, аридизация климата, вариации в периодичности выпадения осадков и т.п.) повышается чувствительность сельскохозяйственных культур к вредителям и болезням, что также следует учитывать в прогнозных оценках их продуктивности.

Изменение климата потребует создания новых сортов с более высоким адаптационным потенциалом [41, 42]. Пока имеются лишь единичные исследования в этой области [43, 44]. Моделирование адаптационных стратегий пшеницы показало, что высокая энергия прорастания и интенсивность роста растений в условиях дефицита влаги в конце вегетационного периода (средиземноморский тип климата) может потенциально повысить урожайность в более теплом и сухом климате. Однако указанные преимущества будут определяться сезонной вариацией выпадения осадков, определяющей влагообеспеченность до и после цветения, влагоудерживающей способностью почвы, агрофоном. Например, на песчаных почвах в условиях средиземноморского типа климата высокая энергия прорастания и скорость начального роста оказывают наибольшее позитивное влияние на урожайность, поскольку последняя определяется уровнем накопления биомассы до фазы цветения. В других условиях эти параметры могут оказывать негативное влияние на урожайность из-за быстрого исчерпания запасов влаги в почве, причем повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  может несколько нивелировать указанный эффект благодаря увеличению ЭИВ. Выведение сортов для регионов с более теплым климатом, обладающих замедленной скоростью развития, определяемой в том числе динамикой выпадения осадков, может оказаться востребованным. Повышенная жароустойчивость, особенно в период налива зерновки, способна стать еще одним адаптивным признаком зерновых культур в условиях глобального потепления климата [6].

В целом моделирование продукционного процесса в зоне умеренного климата демонстрирует положительное влияние на продуктивность сельскохозяйственных культур повышения температуры на 2–3°C против 1–2°C в тропических и засушливых регионах. Дальнейшее повышение температуры снижало бы урожайность полевых культур.

Однако необходимо иметь в виду, что использование прогностических моделей представляет собой упрощение реальных событий, позволяющее произвести приблизительную оценку влияния изменений климата и, соответственно, адаптационных стратегий в сельском хозяйстве. Следующим важным шагом должна стать проверка модели в полевом опыте, что представляет довольно непростую задачу. Например, в большинстве моделей использованы данные, полученные в полевых камерах с открытым верхом при 550 ppm  $\text{CO}_2$  [45]. Вместе с тем в ряде моделей, постулирующих линейную зависимость продуктивности от концентрации  $\text{CO}_2$ , только единичные из них проверялись при концентрации до 700 ppm  $\text{CO}_2$ . Например, в полевом опыте на картофеле реакция растений в диапазоне концентраций  $\text{CO}_2$  от 330 до 550 ppm была выражена сильнее, чем от 550 до 680 ppm [46]. При построении моделей не учитываются также возможности адаптации культур к повышенной концентрации  $\text{CO}_2$ .

Представляется недооцененным также эффект одновременного воздействия климатических факторов на растения, поскольку в большинстве современных моделей их влияние рассматривается лишь по отдельности. Как отмечали Slafer et al., эффект взаимодействия факторов может сильно отличаться от простой арифметической суммы эффектов отдельных факторов [43]. Например, сочетание температуры и концентрации  $\text{CO}_2$  может повысить стерильность пыльцы риса [47], что не учитывается в моделях. Особенно значимой данная проблема может стать при температуре >35°C и повышенной концентрации  $\text{CO}_2$ . Например, в исследовании Amthor показано снижение продуктивности пшеницы при одновременном повышении температуры и концентрации  $\text{CO}_2$  по сравнению с вариантом, учитывающим только последний фактор [48]. По мнению Dermody, в условиях глобального изменения климата особенно важным для корректного моделирования может стать изучение влияния сочетания атмосферных и эдафических стрессоров на формирование урожая [49]. Кроме того, закономерности, выявленные при моделировании продукционного процесса для одной культуры, могут не

подтвердиться для другой. Например, по данным Alonso et al., Boot et al., температурный оптимум фотосинтеза при повышенной концентрации диоксида углерода повышался у пшеницы, но не изменялся у сои [50, 51].

Заслуживает большего внимания варьирование напряженности донорно-акцепторных отношений при изменении климата [52]. Например, при высоком соотношении донор/акцептор снижение интенсивности фотосинтеза полностью компенсировалось увеличением концентрации  $\text{CO}_2$  [53]. Одним из самых слабых звеньев используемых моделей является сложность моделирования времени наступления экстремальных событий (высоких температур, затопления, заморозков) [26], которые в зависимости от фазы развития культуры могут оказать на нее значительное влияние, вплоть до летального.

Прогнозные оценки возможных последствий для сельского хозяйства России ожидаемых изменений факторов природной среды в результате изменений климата часто носят противоречивый характер. По оценкам Минэкономразвития, баланс положительных и отрицательных последствий изменения климата для аграрной отрасли страны носит в целом позитивный характер. Среди благоприятных последствий указывают увеличение площади земель, пригодных для земледелия, рост продолжительности вегетационного периода, увеличение теплообеспеченности культур, улучшение условий их перезимовки [54]. Такая оценка базируется на основе расчета модели влияния климата на продуктивность сельскохозяйственных земель, которая использует в качестве входной информации результаты моделей общей циркуляции (CCC, GISS, UKMO) и “страновой специальной модели регионального климата” (COSMO). Если предположить удвоение концентрации  $\text{CO}_2$ , то модель предсказывает увеличение урожайности фуражных культур на 13 и зерновых – на 11% в течение ближайших 40–50 лет [55]. По прогнозам Всероссийского НИИ сельскохозяйственной метеорологии, эффективная площадь страны (пригодная для постоянного проживания людей) увеличится вдвое за счет северных территорий и превысит 11 тыс. км<sup>2</sup>. В результате изменения климата площадь территории, пригодной для земледелия, увеличится в 1.5 раза. На Центральное Нечерноземье, Верхнее Поволжье, юг Западной Сибири распространятся климатические условия черноземных областей. Урожай в этих регионах предположительно увеличится в 1.5–2.0 раза.

К негативным последствиям изменения климата относится прежде всего рост частоты неблагоприятных для сельского хозяйства явлений, в частности, засух. Площадь подверженных засухе лесной и лесостепной зон, где сейчас сосредоточено основное сельскохозяйственное производство, возрастет в 1.8 раза. Эта зона распространится к северу, вплоть до южных границ Московской, Владимирской и Нижегородской обл. На юге России начнется аридизация, сухие степи Поволжья и Северного Кавказа превратятся в пустыни. Все это негативно скажется на традиционных аграрных регионах [55]. На фоне увеличения теплообеспеченности возрастет напряженность термического режима теплого периода года: он станет более продолжительным и более жарким. В результате примерно на 10% увеличится суммарное испарение и на 0.09–0.14 уменьшится величина гидротермического коэффициента. При этом сумма осадков в холодный период возрастет (например, в январе на 10–15 мм), а в летний период останется примерно на текущем уровне. В результате в средних широтах северного полушария ожидается практически повсеместное иссушение почвы в летний период. В июне, например, прогнозируется иссушение 1-метрового слоя почвы на 11–13, в июле – на 13% по сравнению со средними текущими показателями, что приведет к снижению продуктивности и экологической устойчивости современного земледелия. Потепление в зимний период вызовет активизацию процессов выпревания и вымерзания, что отрицательно скажется на вегетации зимующих культур. Например, аномальные колебания температуры (мягкая зима и частые оттепели) в России только в 2001 г. привели к потере посевов озимых культур на площади более чем в 770 тыс. га.

#### ВОЗДЕЙСТВИЕ ТРОПОСФЕРНОГО ОЗОНА НА РАСТЕНИЯ

Озон – один из самых фитотоксичных компонентов фотохимического смога. В Нидерландах ежегодные потери урожая от  $\text{O}_3$  составляют 70% потерь от всех загрязнителей воздуха, в США – 90%. Озон так же, как и пероксиацетилнитраты, относится к группе вторичных загрязнителей, образующихся при фотохимических реакциях. В естественных условиях в стратосфере и тропосфере озон обычно образуется при фотолизе молекулярного кислорода и двуокиси азота под действием ультрафиолета с последующим присоединением атомарного кислорода к  $\text{O}_2$ . Однако в урбанизированных районах большое количество озона образуется в приземных слоях атмосферы в

результате фотохимических реакций с участием двуокиси азота и углеводов, содержащихся в промышленных выбросах.

Концентрация  $O_3$  у земной поверхности обычно составляет 0.02–0.03 ppm. В загрязненном воздухе городов этот показатель может быть превышен в 10 и более раз. Максимальные концентрации, значительно превышающие установленные нормативы, зарегистрированы в основном в крупных промышленных центрах. Именно в этих районах фиксируют наибольшие недоборы урожая.

По состоянию на 2000 г., средняя концентрация тропосферного озона составляла 50 нмоль/моль, что на 25% больше порогового уровня, после которого начинаются повреждения чувствительных полевых культур. По данным Агентства по охране окружающей среды (США), в доиндустриальный период концентрация  $O_3$  составляла 38 нмоль/моль и, по пессимистичным прогнозам, может возрасти до 80 нмоль/моль в 2100 г. Указанное увеличение в основном будет обусловлено почти трехкратным возрастанием объемов выбросов в атмосферу  $NO$  и  $CH_4$ .

Согласно модели, реакция растений на озон в значительной мере определялась характером влияния температуры, влажности и содержания  $CO_2$  на фотосинтез, однако главным фактором являлась устьичная проводимость ( $g_s$ ) [56].

*Влияние тропосферного озона на фотосинтез.* На пшенице было показано, что при действии озона в концентрации 0.15 ppm в течение 7 ч ИФ снижалась на 30%. При более высокой концентрации  $O_3$  и длительном периоде его воздействия наблюдали хлороз листьев, являющийся одним из видимых симптомов повреждения, что связано с фотоокислением хлорофилла и снижением его содержания. Менее чем через 1 сут фумигации озоном ингибирование фотосинтеза у пшеницы достигало максимума, а через 5 сут экспозиции фотосинтез полностью восстанавливался. Это свидетельствовало о том, что активность ключевого фермента фотосинтеза Рубиско (**РБФК/О**) в данном случае не лимитировала фотосинтез.

Воздействие озона на фоне действия на растения различных факторов среды в каждом конкретном случае может выявить совершенно разные лимитирующие звенья фотосинтеза и продуктивности. Поэтому утверждения, что только устьичная проводимость или активность **РБФК/О** являются главными при индуцировании повреждений озоном, не вполне корректны. Во многих случаях снижение интенсивности фотосинтеза под действием  $O_3$  было обусловлено прежде всего пониженной эффективностью карбоксилирования, непосредственно свя-

занной с потерей активности **РБФК/О**. Последнее, в свою очередь, определялось значительным уменьшением количества фермента, что явилось результатом скорее большей деградаци, чем снижения синтеза белка фермента. Интересно, что озон сильнее влиял на ИФ верхних листьев сои в фазе репродуктивного, но не вегетативного развития [57]. Содержание и активность **РБФК/О**, содержание хлорофилла и ИФ снижались под действием  $O_3$  в начале фазы вегетативного развития, а к началу цветения достигали или даже превосходили (за исключением ИФ) соответствующие показатели в контрольном варианте. Наконец, в начале фазы образования бобов все изученные параметры начинали резко снижаться. Однако ИФ в расчете на единицу белка **РБФК/О** составила 91% от контроля. В ходе всего эксперимента содержание хлорофилла и активность **РБФК/О** менялись однотипно. Это свидетельствовало о том, что начиная с фазы цветения и в течение фазы образования бобов, озон положительно влиял на содержание **РБФК/О** в расчете на единицу площади листьев.

Снижение продуктивности полевых культур под действием озона определяется степенью и продолжительностью ингибирования фотосинтеза. При этом ИФ закончивших рост листьев снижается сильнее, чем у молодых. Это в свою очередь приводит к уменьшению количества доступных ассимилятов для роста других органов растений и снижает устойчивость к биотическим и абиотическим факторам.

Пока остается невыясненным, в какой последовательности располагаются отдельные физиологические процессы, определяющие урожайность, по чувствительности к озону, что позволило бы проследить их парциальный вклад в снижение фотосинтеза и соответственно продуктивности. Например, данные опытов, проведенных в условиях, близких к полевым, свидетельствуют о том, что при фотосинтезе в первую очередь могут подавляться процессы поглощения двуокиси углерода и лишь затем происходит снижение устьичной проводимости для поддержания внутриклеточной концентрации  $CO_2$ . Существуют данные, согласно которым в результате снижения ИФ под воздействием озона и нарушения флоэмного транспорта уменьшалось содержание углеводов в корнях. Однако при этом, как правило, мобилизуются запасы крахмала, вследствие чего после подавления озоном фотосинтеза концентрация растворимых углеводов в листе может даже возрасти [58]. Интересно, что у сои с увеличением концентрации озона с 30 до 99 ppb ( $млрд^{-1}$ ) эффективность утилизации солнечной энергии

снизилась с 0.89 до 0.68 г сухой массы/МДж, а урожай семян – с 450 до 320 г/м<sup>2</sup> [59]. При этом снижение урожая было в значительной степени обусловлено нарушением транспорта продуктов фотосинтеза из листьев в створки боба, стебли и плоды, особенно у чувствительных видов и сортов. Образующиеся в процессе фотосинтеза сахара в основном концентрировались в молодых листьях. Нарушение транспорта сопровождалось также снижением содержания крахмала и урожая зерна яровой пшеницы [60], снижением массы бобов фасоли [61].

Размеры потерь урожая зависят от концентрации озона, погодных условий, вида, сорта и фазы развития растений. Например, число зерен в колосе, сбор зерна и масса соломины у яровой пшеницы снижались с увеличением концентрации озона. Урожай зерна при концентрациях озона 0.116 и 0.168 мкл/л уменьшался по сравнению с контролем (0.060 мкл/л) на 31 и 65% соответственно. У озимой пшеницы обнаружено значительное снижение урожая зерна, содержания в нем углеводов и протеина под воздействием озона в фазе цветения и налива зерна. Воздействие озона в фазе вегетативного роста томатов не приводило к снижению урожая и качества плодов, тогда как возрастающие концентрации озона в фазе цветения вызывали значительное снижение массы плодов и содержания в них лимонной кислоты.

#### ЗАВИСИМОСТЬ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ТРОПОСФЕРНЫЙ ОЗОН ОТ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

*Тропосферный озон и температура.* В опытах с проростками томатов, выращиваемых в фитотроне при разных температурных режимах и времени экспозиции в атмосфере озона, но при минимальных различиях по ДДВП из 11 изученных показателей только сырая масса стеблей и удельная поверхностная плотность листьев характеризовались температурной зависимостью от действия озона [62]. По всей видимости, температура не играет такой значимой, как предполагалось, роли в детерминации чувствительности растений к О<sub>3</sub>. Однако этот вопрос заслуживает более детальных и глубоких исследований, особенно если учесть, что во многих полевых опытах по изучению влияния озона использовали прозрачные камеры с открытым верхом, в которых температура на несколько градусов выше окружающей. Если изменения температуры или ДДВП в таких камерах изменят чувствительность культур к О<sub>3</sub>, можно ожидать серьезной переоценки многих данных по

чувствительности растений, полученных в аналогичных камерах в полевых условиях.

Вторым важным итогом изучения взаимодействия температуры и содержания О<sub>3</sub> является проблема зимостойкости озимых и древесных культур, поскольку, согласно имеющимся данным, воздействие озона снижает морозостойкость. Например, 7-суточное выдерживание проростков гороха в атмосфере О<sub>3</sub> при концентрации 80 нмоль/моль заметно снижало их выживаемость при последующем действии ночной температуры –4°C [63]. Подобная реакция установлена для целого ряда полевых культур, в частности, для озимой пшеницы, хотя имеются заметные межвидовые различия.

*Тропосферный озон и водный стресс.* Предполагалось, что водный стресс может частично нивелировать негативный эффект О<sub>3</sub> на ряд параметров, в частности, повреждаемость листьев, рост и урожайность. Это обосновывалось тем, что закрытие устьиц, индуцированное засухой, снижает скорость и соответственно количество поглощаемого озона. Однако последние исследования показали, что характер взаимосвязи между О<sub>3</sub> и влагообеспеченностью растений более сложный и, по всей видимости, зависит от фазы развития и напряженности водного стресса, т.е. параметров, которые не были адекватно учтены в опытах с газовым загрязнением атмосферы. Одна из сложностей в количественном определении результатов взаимодействия этих 2-х параметров заключается в том, что сам по себе водный стресс может очень сильно снизить урожайность, маскируя таким образом любое влияние О<sub>3</sub>. Например, в опытах по изучению влияния озона и водного дефицита на рост хлопчатника в жаркий и сухой сезон в Калифорнии установлено, что урожайность растений в опыте (засуха) была заметно меньше, чем в контроле (оптимальное влагообеспечение). Однако при сравнении урожайности при фоновой (25 нм/моль) и повышенной (50 нм/моль) концентрации О<sub>3</sub> потеря урожая при засухе в последнем варианте была равна 7% при оптимальной влагообеспеченности и только 2% – при засухе. Очевидно, что потеря урожая в абсолютном выражении при засухе была заметно больше, чем при действии озона в обоих вариантах [64].

Семисуточная экспозиция растений сои в атмосфере О<sub>3</sub> при концентрации 30 нм/моль и оптимальной влагообеспеченности снижало ЭИВ на 25% по сравнению с вариантом 10 нм О<sub>3</sub>/моль [65]. Аналогичные данные получены и для люцерны, что указывает на более сильное угнетение фотосинтеза, нежели транспирации. Одновре-

менно установлено влияние повышения коэффициента дыхания на рост листьев сои – обычно достаточно консервативного показателя в широком диапазоне действия неблагоприятных факторов. Это может свидетельствовать о негативном влиянии озона на эффективность физиологических процессов и в особенности фотосинтеза, дыхания, роста и транспирации. Вместе с тем в другом опыте [66] озон в высокой концентрации повышал ЭИВ редиса и сои. Подобная противоречивость данных отражает вариации, связанные с длительностью экспозиции, фазой развития в момент воздействия, а также меж- и внутривидовыми различиями.

Интересные данные получены при изучении действия различных концентраций  $O_3$  и  $CO_2$  по отдельности и в их сочетании на ЭИВ редиса. Оба газа снижали устьичную проводимость, а их сочетание снижало ее еще сильнее. Действие озона уменьшало ЭИВ, а  $CO_2$ , напротив, повышало. Сочетание влияний 2-х газов вначале не оказывало заметного действия на ЭИВ, но по мере увеличения экспозиции и соответственно роста растений эффективность использования влаги значительно снижалась по сравнению с действием только повышенной концентрации двуокиси углерода. Это могло быть обусловлено ускоренным старением растений, индуцированным воздействием озона, что показано и для растений сои.

Таким образом, относительно напряженный водный стресс может уменьшить потери урожая некоторых культур, вызванные действием озона. Однако в целом величина потерь из-за водного стресса перевешивает преимущества его защитного действия от озона. Что касается ЭИВ, экспозиция в атмосфере озона может изменить ее в сравнении с экспозицией в чистом воздухе. Однако направление и размах изменений определяются продолжительностью воздействия, концентрацией  $O_3$ , фазой развития растений в момент воздействия, сопутствующими погодными условиями и видовыми особенностями.

*Тропосферный озон и УФ-В радиация.* Согласно данным большинства исследователей, взаимодействие этих 2-х факторов может заключаться в эпизодическом действии то  $O_3$ , то УФ-В радиации. В результате пиковые концентрации  $O_3$  могут совпасть с минимальным уровнем УФ-В излучения и наоборот. Это обусловлено тем, что по мере увеличения концентрации тропосферного  $O_3$  уровень УФ-В излучения в посевах снижается, т.к. озон поглощает некоторое ее количество. Теоретически это может быть очень важно, несмотря на относительно малый вклад тропосфер-

ного озона в общее количество атмосферного озона, поскольку рассеивание аэрозолями и молекулами загрязнителей в тропосфере УФ-лучей увеличивает длину их пробега (пути). Однако в действительности увеличение УФ-В излучения, непосредственно обусловленное сниженной концентрацией  $O_3$  в тропосфере, по оценкам составляет не более 10–15%. Вариации концентрации аэрозолей изо дня в день представляются более важными в изменении интенсивности УФ-В излучения на поверхности почвы, чем изменения концентрации  $O_3$  в тропосфере. Однако эти вопросы требуют дальнейших исследований, для чего создаются специальные технические устройства. Например, в одном из них растения сои выращивали от всходов до уборки при УФ-В излучении, варьирующем от фоновых величин до двукратного их превышения, а концентрации  $O_3$  изменялись в диапазоне от 14 до 83 нм/моль в среднем 12 ч в сутки в течение всего вегетационного периода. В этих исследованиях воздействие озона приводило к частичному подавлению фотосинтеза, ускоренному старению растений и снижению урожайности. Ультрафиолетовая радиация, напротив, даже при очень высоком уровне излучения не вызывала существенного изменения ИФ или урожайности, а эффекты взаимодействия УФ-В и  $O_3$  не установлены [67]. Изучение большего набора полевых культур в дальнейшем позволит сделать вывод, в какой мере подобные реакции видоспецифичны. Однако даже имеющиеся на сегодня отдельные данные свидетельствуют о том, что озон представляет для полевых культур гораздо более серьезную проблему, чем увеличение доз УФ-В излучения.

Результаты изучения влияния УФ-В радиации в теплицах и в полевых условиях зачастую сильно различаются [68]. Известно, что кутикула может выступать в качестве барьера для УФ-В радиации. Тепличные растения формируют менее развитую кутикулу, чем полевые культуры и таким образом могут оказаться более чувствительными к ультрафиолетовой радиации. Однако фактором наибольшей значимости в теплицах и климакамерах является уровень облученности. Показано, что чувствительность растений сои к УФ-В радиации резко возрастает при снижении облученности до 1/8 от полной солнечной. Это обусловлено минимальной активностью фоторепарации. У сои обнаружена четкая сортоспецифическая реакция на повышение уровня УФ-В облучения, эквивалентного снижению стратосферной концентрации озона на 25%; у чувствительного сорта урожайность снижалась, а у устойчивого даже несколько повышалась в среднем за несколько лет.



Такая широкая норма реакции частично обусловлена сильным влиянием сезонного микроклимата. Интересно, что при усилении действия ультрафиолетового облучения на фоне высокой облученности, равной 2/3 от полной солнечной, ИФ и скорость вегетативного роста гороха не менялись относительно контроля. Однако конечная урожайность оказалась меньше, чем в контроле, что по всей видимости объясняется отрицательным влиянием повышенной дозы УФ-радиации на процессы репродукции. Подобная тенденция была обнаружена также на сортах ячменя, причем один из них с минимальным содержанием флавоноидов демонстрировал видимые симптомы повреждения. В опытах с пшеницей и овсягом – доминирующим сорным растением в посевах пшеницы – повышенные дозы ультрафиолетовой радиации, не влияя на ИФ, увеличивали конкурентоспособность пшеницы за счет ингибирования роста стеблей растений овсяга.

Широкая видо- и сортоспецифичная реакция процессов роста и проявления симптомов повреждения обнаружена также на повышенную концентрацию озона. Однако наряду с УФ-В радиацией и озоном существенное, причем положительное, влияние на растения оказывало повышение концентрации  $\text{CO}_2$ , причем сорго, овес, рис, горох, фасоль, картофель, салат, огурец и томат характеризовались наибольшей чувствительностью к совместному действию 3-х указанных факторов. Одним из главных недостатков подобной классификации является то, что данные получены преимущественно на основе изучения влияния на растения каждого из факторов в отдельности. Кроме того, мало данных о специфике действия указанных факторов на растения на фоне изменяющихся температуры воздуха и влажности почвы.

К сожалению, пока невозможно представить точные данные по географическому распределению УФ-В радиации во времени, как по урожайности. Можно лишь предположить наличие значительной вариабельности во времени и в пространстве как доз УФ-В радиации, так и содержания озона. Отсутствуют также надежные данные о реакции растений на эти факторы на фоне постоянно повышающейся концентрации углекислого газа в атмосфере [69].

Однако большинство из многочисленных исследований по влиянию УФ-В радиации на растения произведено в лабораторных условиях, в связи с чем их трудно увязать с реальными изменениями других климатических параметров и переносить в полевые условия. Это относится, в частности, к более высокой освещенности в полевых условиях, при которой физиолого-биохимические

характеристики растений, ростовые параметры и процессы фоторепарации несколько иные, чем в искусственных условиях.

Аналогичная ситуация складывается также в отношении влияния озона на растения, поскольку до сегодняшнего времени крайне мало достоверных данных, полученных непосредственно в полевых условиях. Используемые для этого камеры с открытым верхом для экспозиции в атмосфере  $\text{O}_3$  дают крайне противоречивые данные от сезона к сезону, хотя сама фитотоксичность озона не вызывает сомнений.

*Тропосферный озон и углекислый газ.* Исследований совместного действия на полевые культуры  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_3$ , особенно в повышенной концентрации, крайне мало. На основании данных о влиянии  $\text{O}_3$  на продуктивность сои и модели чувствительности устьичной проводимости к  $\text{CO}_2$  подсчитано, что повышенная концентрация  $\text{CO}_2$  может снизить  $g_s$  на 30% и таким образом уменьшить поглощение  $\text{O}_3$  культурой. Согласно расчетам, это могло бы снизить урожайность примерно на 15% по сравнению с контролем при фоновой концентрации  $\text{CO}_2$  (0.03%). При этом взаимодействии 2-х газов, как и прямой эффект  $\text{CO}_2$  на урожайность, не учитывали [70].

Необходимо подчеркнуть, что ИФ при повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  заметно больше, чем в контроле с фоновой концентрацией  $\text{CO}_2$ . Однако обогащение атмосферного воздуха углекислым газом не предотвращало ускоренного старения растений, вызванного фумигацией озоном. Анализ урожайности целого ряда культур (хлопчатника, риса, сои, пшеницы, фасоли, картофеля) показал, что повышенная ИФ приводит к формированию большей биомассы (примерно на 30%), но далеко не всегда урожайности [57]. Вариабельность биомассы и урожайности при удвоении концентрации  $\text{CO}_2$  у культур по годам достаточно широкая (от -37 до +41%) с усредненной величиной  $\approx +6\%$ . Повышение концентрации  $\text{O}_3$  на фоне обогащения атмосферного воздуха углекислым газом приводило к резкому увеличению как биомассы, так и урожайности, но с заметными изменениями в зависимости от вида культуры.

В другом опыте, проведенном в полевых условиях в камерах с открытым верхом, снижение урожайности сои от прямого действия  $\text{O}_3$  составило  $\approx 12\%$ , а при повышении концентрации  $\text{CO}_2$  до 500 мкм/моль – только на 6.7% [71]. В опыте с большим числом сочетаний концентраций  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_3$  повышение концентрации углекислоты увеличи-

чивало урожайность сои и содержание жира в семенах, одновременно снижая содержание белка [72]. Повышение концентрации  $O_3$  также снижало продуктивность сои, но мало изменяло содержание белка и жира. Интересно, что добавление  $CO_2$  к озоновому фону частично нивелировало негативное влияние последнего на продуктивность, что предполагает преимущественно аддитивный эффект взаимодействия  $CO_2$  и  $O_3$ .

Выращивание сортов озимой и яровой пшеницы в фитотроне при 2-х концентрациях  $CO_2$  и  $O_3$  уже через 50 сут экспозиции показало постепенное ингибирование фотосинтеза при выращивании в условиях повышенной концентрации  $CO_2$ , особенно выраженное у озимых сортов. При этом озон уменьшал ИФ при световом насыщении, частично снижал устьичную проводимость, а также содержание водорастворимых углеводов и крахмала в листьях. В результате наблюдали замедление скорости роста побегов и еще сильнее – корней. Эффект совместного действия повышенных концентраций  $CO_2$  и  $O_3$  на устьичную проводимость оказался меньше предполагаемого аддитивного. Кроме того,  $O_3$  снижал стимулирующий эффект  $CO_2$  на фотосинтез и рост пшеницы в разные фазы развития.

Растения редиса, выращенные в фитотроне в течение всего вегетационного периода при 2-х концентрациях  $CO_2$  (385 и 765 мкм/моль) и  $O_3$  (20 и 73 нм/моль), реагировали на повышенную концентрацию  $CO_2$  повышением ИФ и снижением устьичной проводимости [73]. Активная ассимиляция углерода стимулировала рост корней на 43%, практически не влияя на рост надземной части и площади листьев. Повышенная концентрация  $O_3$  на фоне пониженного содержания углекислоты подавляла ИФ на 26% в сравнении с пониженным содержанием  $O_3$  в воздухе и незначительно уменьшала  $g_s$ , в результате чего снижалась продуктивность транспирации, а также масса побегов, в особенности – корней. В начале вегетации повышенная концентрация  $CO_2$  смягчала негативное воздействие  $O_3$  на ИФ, однако позже это преимущество исчезало. Предположительно это обусловлено тем, что длительная экспозиция в атмосфере  $O_3$  оказывала системное влияние на реакцию растений в ответ на повышенную концентрацию  $CO_2$ . Эффект совместного действия  $CO_2$  и  $O_3$  на величину  $g_s$  представляется аддитивным как в отношении продуктивности, так и накопления биомассы. Оба газа снижают устьичную проводимость, что приводит к меньшей скорости поглощения  $O_3$  при повышенной концентрации  $CO_2$  и потенци-

ально может снизить или замедлить повреждение растений, вызванное озоном. В принципе возможно и обратное, когда повышенная концентрация  $O_3$  в результате снижения устьичной проводимости нивелирует некоторое преимущество для роста, создаваемое при повышенной концентрации  $CO_2$ . Однако воздействия  $O_3$ , необходимого для индуцирования закрывания устьиц, в целом достаточно для того, чтобы вызвать видимые повреждения листьев. Это в свою очередь может иметь гораздо большие негативные последствия для растения, чем уменьшение поглощения  $CO_2$  устьицами.

*Углекислый газ и УФ-В радиация.* Многие результаты исследований по влиянию ультрафиолетовой радиации на полевые культуры обладают серьезными недостатками: они или некорректно получены, или неестественно высоки. Поскольку спектры ультрафиолетового излучения от ламп и солнца заметно различаются, а многие фотобиологические процессы в значительной мере зависят от длины волны, в опытах необходимо использовать сходные длины волн ультрафиолетового излучения, что зачастую не соблюдается [74]. Кроме этого, спектр действия УФ-излучения на многие физиологические процессы до сих пор остается невыясненным. Вместе с тем установлено, что реакция растений на УФ-В радиацию на слабом свете, типичном для фитотронов и камер искусственного климата, выражена гораздо сильнее, чем на естественном солнечном. Видимо, это обусловлено недостаточным синтезом защитных веществ при выращивании в лабораторных условиях, а также ограниченной скоростью репарационных процессов. По этой причине полевые опыты более адекватно характеризуют влияние УФ-В радиации на накопление биомассы и продуктивность растений. Однако даже в этом случае в большинстве полевых опытов растения длительное время подвергались воздействию концентрации озона, соответствующей 15–25% от содержания  $O_3$  в стратосфере, что в свою очередь может привести к повышению дозы УФ-В излучения на 30–59% по сравнению с естественным фоном. Это гораздо больше, чем реальные дозы, и соответствует по прогнозам параметрам истощения озона в стратосфере в зоне интенсивного сельскохозяйственно-го производства лишь через 30 лет.

Полевые опыты по изучению влияния УФ-В радиации на продуктивность сельскохозяйственных культур дали противоречивые результаты. Например, в одном из опытов снижение урожайности под действием очень высоких доз УФ-радиации обнаружено лишь у половины из большо-

го числа исследованных полевых культур. При этом у салата, капусты и рапса снижения продуктивности не установлено. В другом опыте сорта сои выращивали в полевых условиях при 2-х уровнях УФ-В радиации, соответствующих 16 и 25% истощения озонового слоя. При повышенном ультрафиолетовом излучении у одного сорта урожайность семян по сравнению с контролем снизилась на 20–25%, а у другого, напротив, увеличилась на 10–22%. При пониженном УФ-излучении существенных изменений урожайности не наблюдали. На основании этих исследований можно сделать вывод о том, что при любом реалистичном сценарии с повышением УФ-В радиации маловероятно ожидать существенного изменения урожайности. При этом, безусловно, очень важна устойчивость полевых культур к изменению других атмосферных параметров, в частности, концентрации  $\text{CO}_2$ . Однако влияние совместного действия повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  и УФ-В радиации на рост и продуктивность полевых культур изучено весьма слабо. В одном из немногочисленных опытов пшеницу, рис и сою выращивали в фитотроне при естественной концентрации  $\text{CO}_2$  и фоновом ультрафиолетовом излучении, а также повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  (650 мкм/моль) и повышенном ультрафиолетовом излучении, соответствующем снижению концентрации стратосферного озона на экваторе на 10% [75]. При повышении концентрации  $\text{CO}_2$  урожайность всех 3-х культур по сравнению с контролем возрастала. Однако при синхронном повышении концентрации  $\text{CO}_2$  и УФ-В излучения ни возрастания семенной продуктивности (пшеницы, риса), ни накопления общей биомассы по сравнению с контролем установлено не было. У сои, напротив, увеличение урожайности и биомассы, индуцированное повышением концентрации углекислоты, сохранилось и при совместном действии обоих указанных факторов.

Совместное действие  $\text{CO}_2$  и УФ-В излучения на фоне variability температуры воздуха может полностью изменить отмеченные выше тенденции [74]. Например, увеличение УФ-В на 25% при 340 мкм  $\text{CO}_2$ /моль снижало сухую биомассу подсолнечника и кукурузы соответственно на 14 и 24% в сравнении с естественным фоном УФ-В. Повышение температуры даже на 2°C в том же варианте увеличивало накопление биомассы подсолнечника на 5 и кукурузы – на 31%. Рост концентрации  $\text{CO}_2$  при повышенном уровне ультрафиолетового излучения и температуры стимулировал накопление биомассы подсолнечника и кукурузы соответственно на 19 и 32% по сравнению с кон-

тролем. Таким образом, температура и  $\text{CO}_2$  гораздо сильнее влияют на рост, чем любое, даже реалистичное, повышение УФ-В излучения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Следует отметить, что наряду с проанализированными факторами, определяющими возможные будущие сценарии изменения климата, существуют и другие воздействующие на растения атмосферные стрессоры. Кислотные осадки, фторсодержащие соединения в атмосфере, содержащиеся в транспортных выбросах окислы серы и азота, рассеиваемые в окружающую среду предприятиями металлургической промышленности тяжелые металлы, загрязняющие атмосферу вулканические извержения делают весьма сложным прогнозирование сценариев изменения климата даже в среднесрочной перспективе. При этом разработка моделей, особенно при одновременном действии указанных параметров, затруднена отсутствием реальных экспериментальных данных, что делает проблематичным проверку уже разработанных моделей с учетом видоспецифичности реакции растений как на отдельные стрессоры, так и в особенности на их реалистичное сочетание в будущем.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. МГЭИК, 2014: Изменение климата, 2014 г.: Обобщающий доклад. Вклад Рабочих групп I, II и III в Пятый оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата / Под ред. Пачаури Р.К., Мейер Л.А. Женева, Швейцария: МГЭИК, 163 с.
2. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. М., 2019. 79 с.
3. *Smith I.* An assessment of recent trends in Australian rainfall // *Aust. Meteorol. Mag.* 2004. V. 53. P. 163–173.
4. *Cai W.J., Cowan T.* SAM and regional rainfall in IPCC AR4 models: Can anthropogenic forcing account for southwest Western Australian winter rainfall reduction? // *Geophys. Res. Lett.* 2006. V. 33. L2470824.
5. *Hennessy K., Fawcett R., Kirono D., Mpelasoka F., Jones D., Bathols B.J., Whetton P., Stafford M.S., Howden M., Mitchell C., Plummer N.* An assessment of the impact of climate change on the nature and frequency of exceptional climatic events // *Canberra, Australia: CSIRO, Bureau of Meteorology*, 2008. 33 p.
6. *Spiertz J.H.J., Hamer R.J., Xu H., Primo-Martin C., Don C., Van Der Putten P.E.L.* Heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.): Effects on grain growth and quality traits // *Eur. J. Agron.* 2006. V. 25. P. 89–95.
7. *Lobell D.B.* Changes in diurnal temperature range and national cereal yields // *Agric. For. Meteorol.* 2007. V. 145. P. 229–238.

8. *Yang L., Huang J., Yang H., Dong G., Liu G., Zhu J., Wang Y.* Seasonal changes in the effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.) // *Field Crops Res.* 2006. V. 98(1). P. 12–19.
9. *Ma H., Zhu J., Xie Z., Liu G., Zeng Q., Han Y.* Responses of rice and winter wheat to free-air CO<sub>2</sub> enrichment (China FACE) at rice/wheat rotation system // *Plant Soil.* 2007. V. 294. P. 137–146.
10. *Tubiello F.N., Soussana J.F., Howden S.M.* Climate change and food security special feature: Crop and pasture response to climate change // *Proceed. Nat. Acad. Sci.* 2007. V. 104. P. 19686–19690.
11. *Lobell D.B., Field C.B.* Estimation of the carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) fertilization effect using growth rate anomalies of CO<sub>2</sub> and crop yields since 1961 // *Glob. Change Biol.* 2008. V. 14. P. 39–45.
12. *Kang S., Zhang F., Hu X., Zhang J.* Benefits of CO<sub>2</sub> enrichment on crop plants are modified by soil water status // *Plant Soil.* 2002. P. 238. P. 69–77.
13. *Manderscheid R., Weigel H.J.* Drought stress effects on wheat are mitigated by atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment // *Agron. Sustain. Develop.* 2007. V. 27. P. 79–87.
14. *Wu Q.R., Xia R.X.* The relation between vesicular arbuscular mycorrhizae and water metabolism in plants // *Chin. Agricult. Sci. Bul.* 2004. V. 20. P. 188–192.
15. *Amani I., Fischer R.A., Reynolds M.P.* Canopy temperature depression association with yield of irrigated spring wheat cultivars in a hot climate // *Z. Acker. Pflanzenbau.* 1996. V. 176. P. 119–129.
16. *Sadras V.O., Monzon J.P.* Modelled wheat phenology captures rising temperature trends: shortened time to flowering and maturity in Australia and Argentina // *Field Crops Res.* 2006. V. 99. P. 136–146.
17. *Duvick D.N., Smith J.S.C., Cooper M.* Changes in performance, parentage, and genetic diversity of successful corn hybrids, 1930 to 2000 // *Corn: origin, history, technology and production.* N.J.: John Wiley & Sons Inc., 2004. P. 65–97.
18. *Peng S.B., Huang J.L., Sheehy J.E., Laza R.C., Visperas R.M., Zhong X.H., Centeno G.S., Khush G.S., Cassman K.G.* Rice yields decline with higher night temperature from global warming // *Proceed. Nat. Acad. Sci.* 2004. V. 101. P. 9971–9975.
19. *Garcia R.L., Long S.P., Wall G.W., Osborne C.P., Kimball B.A., Nie G.Y., Pinter P.J., Lamorte R.L., Wechsung F.* Photosynthesis and conductance of spring-wheat leaves: Field response to continuous free-air atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment // *Plant Cell Environ.* 1998. V. 21. P. 659–669.
20. *Zhao H., Dai T., Jiang D., Cao W.* Effects of high temperature on key enzymes involved in starch and protein formation in grains of two wheat cultivars // *J. Agron. Crop Sci.* 2007. V. 194. Iss. 1. P. 47–54.
21. *Izquierdo N., Aguirrez ábal L., Andrade F., Pereyra V.* Night temperature affects fatty acid composition in sunflower oil depending on the hybrid and the phenological stage // *Field Crops Res.* 2002. V. 77. P. 115–126.
22. *Giorgi F., Bi X.* Regional changes in surface climate interannual variability for the 21<sup>st</sup> century from ensembles of global model simulations // *Geophys. Res. Lett.* 2005. V. 32. L13701.
23. *Jiang D., Fan X., Dai T., Cao W.* Nitrogen fertiliser rate and post-anthesis waterlogging effects on carbohydrate and nitrogen dynamics in wheat // *Plant Soil.* 2008. V. 304. P. 301–314.
24. *Anderson G.C., Fillery I.R.P., Dunin F.X., Dolling P.J., Asseng S.* Nitrogen and water flows for pasture-ley and lupin-wheat rotations in deep sands. II. Water drainage and nitrate leaching // *Aust. J. Agric. Res.* 1998. V. 49. P. 345–361.
25. *Easterling W.E.* Climate change and the adequacy of food and timber in the 21<sup>st</sup> century // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2007. V. 104. P. 19679.
26. IPCC, 2007: *Climate Change 2007: Mitigation.* Contribution of working group III to the Fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change / Eds. Metz B., Davidson O.R., Bosch P.R., Dave R., Meyer L.A. N.Y., USA.: Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and N.Y., 863 p.
27. *Sadras V.O., Rodriguez V.* The limit to wheat water-use efficiency in eastern Australia. II. Influence of rainfall patterns // *Austr. J. Agricult. Res.* 2007. V. 58 (7). P. 657–669.
28. *Semenov M.A., Porter J.R.* Climatic variability and the modelling of crop yields // *Agricult. Forest Meteorol.* 1995. V. 73. Iss. 3–4. P. 265–283.
29. *Aggarwal P.K., Mall R.K.* Climate change and rice yields in diverse agro-environments of India. II. Effect of uncertainties in scenarios and crop models on impact assessment // *Climat. Change.* 2002. V. 52. P. 331–343.
30. *Mall R.K., Lal M., Bhatia V.S., Rathore L.S., Singh R.* Mitigating climate change impact on soybean productivity in India: A simulation study // *Agric. Forest Meteorol.* 2004. V. 121. P. 113–125.
31. *Chipanshi A.C., Chanda R., Totolo O.* Vulnerability assessment of the maize and sorghum crops to climate change in Botswana // *Climat. Change.* 2003. V. 61. P. 339–360.
32. *McCarthy J.J., Canziani O.F., Leary N.A., Dokken D.J., White K.S.* *Climate change 2001: Impacts, adaptation, and vulnerability.* Cambridge University Press, 2001. 1005 p.
33. *Porter J.R., Semenov M.A.* Crop responses to climatic variation // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2005. V. 360 (1463). P. 2021–2035.
34. *Baenziger P.S., McMaster G.S., Wilhelm W.W., Weiss A., Hays C.J.* Putting genes into genetic coefficients // *Field Crops Res.* 2004. V. 90. P. 133–143.
35. *Sinclair T.R., Pinter P.J., Kimball B.A., Adamsenb F.J., LaMorte R.L., Wall G.W., Hunsaker D.J., Adamb N., Brooks T.J., Garcia R.L., Thompson T., Leavitt S., Mathias A.* Leaf nitrogen concentration of wheat subjected to elevated [CO<sub>2</sub>] and either water or N deficits // *Agricult. Ecosyst. Environ.* 2000. V. 79. P. 53–60.
36. *Van Ittersum M.K., Howden S.M., Asseng S.* Sensitivity of productivity and deep drainage of wheat cropping systems in a Mediterranean environment to changes in CO<sub>2</sub>, temperature and precipitation // *Agric. Ecosyst. Environ.* 2003. V. 97. P. 255–273.
37. *Ludwig F., Asseng S.* Climate change impacts on wheat production in a Mediterranean environment in Western Australia // *Agric. Syst.* 2006. V. 90. P. 159–179.

38. *Alexandrov V.A., Hoogenboom G.* The impact of climate variability and change on crop yield in Bulgaria // *Agric. Forest Meteorol.* 2002. V. 104(4). P. 315–327.
39. *Tubiello F.N., Donatelli M., Rosenzweig C., Stockle C.O.* Effects of climate change and elevated CO<sub>2</sub> on cropping systems: Model predictions at two Italian locations // *Eur. J. Agron.* 2000. V. 13. P. 179–189.
40. *Howden S.M., Soussana J.F., Tubiello F.N., Chhetri N., Dunlop M., Meinke H.* Climate change and food security special feature: Adapting agriculture to climate change // *Proceed. Nat. Acad. Sci.* 2007. V. 104. P. 19691–19696.
41. *Salinger M.J., Sivakumar M.V.K., Motha R.* Reducing vulnerability of agriculture and forestry to climate variability and change: Workshop summary and recommendations // *Climat. Change.* 2005. V. 70 (1). P. 341–362.
42. *Humphreys M.W., Yadav R.S., Cairns A.J., Turner L.B., Humphreys J., Skot L.* A changing climate for grassland research // *New Phytol.* 2006. V. 169. P. 9–26.
43. *Slafer G.A., Rawson H.M.* CO<sub>2</sub> effects on phasic development, leaf number and rate of leaf appearance in wheat // *Ann. Bot.* 1997. V. 79. P. 75–81.
44. *Manderschied R., Weigel H.J.* Photosynthetic and growth responses of old and modern spring wheat cultivars to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment // *Agron. Ecosyst. Environ.* 1997. V. 64. P. 65–73.
45. *Ewert F., Porter J.R., Rounsevell M.D.A.* Crop models, CO<sub>2</sub> and climate change // *Science.* 2007. V. 315. P. 459–460.
46. *Fangmeier A., De Temmerman L., Black C., Persson K., Vorne V.* Effects of elevated CO<sub>2</sub> and/or ozone on nutrient concentrations and nutrient uptake of potatoes // *Eur. J. Agron.* 2002. V. 17. P. 353–368.
47. *Ziska L.H., Bunce J.A.* Predicting the impact of changing CO<sub>2</sub> on crop yields: some thoughts on food // *New Phytol.* 2007. V. 175. Iss. 4. P. 607–618.
48. *Anthor J.S.* Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on wheat yield: Review of results from experiments using various approaches to control CO<sub>2</sub> concentration // *Field Crops Res.* 2001. V. 73. P. 1–34.
49. *Dermody O.* Mucking through multifactor experiments; design and analysis of multifactor studies in global change research // *New Phytol.* 2006. V. 172. P. 598–600.
50. *Alonso A., Pérez P., Morcuende R., Martínez-Carrasco R.* Future CO<sub>2</sub> concentrations, though not warmer temperatures, enhance wheat photosynthesis temperature responses // *Physiol. Plant.* 2008. V. 132 (1). P. 102–112.
51. *Boote K.J., Allen L.H.Jr., Prasad P.V., Baker J.T., Gesch R.W., Synder A.M., Pan D., Thomas J.M.* Elevated temperature and CO<sub>2</sub> impacts on pollination, reproductive growth and yield of globally important crops // *J. Agric. Meteorol. Japan.* 2005. V. 60. P. 469–474.
52. *Fisher R.A.* The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson // *Field Crops Res.* 2008. V. 105. P. 15–21.
53. *Uddling J., Gelang-Alfredsson J., Karlsson P.E., Selden G., Pleijel H.* Source-sink balance of wheat determines responsiveness of grain production to increased [CO<sub>2</sub>] and water supply // *Agric. Ecosyst. Environ.* 2008. V. 127. P. 215–222.
54. Национальный доклад по проблемам изменения климата. М.: Минэкономразвития России, 2002. 31 с.
55. *Бобылев С.Н.* Политика двойного выигрыша: климатические изменения в области землепользования. [Электр. ресурс] [http://www.cawater-info.net/bk/land\\_law/files/bobylev.pdf](http://www.cawater-info.net/bk/land_law/files/bobylev.pdf)
56. *Massman W.J.* Concerning the measurement of atmospheric trace gas fluxes with open- and closed-path eddy covariance systems: The density terms and spectral attenuation (Chapter 7) // *Lee X., Massman W.J., Law B.E.* Handbook of micrometeorology: A Guide to surface flux measurements. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2004. P. 87–111.
57. *Fiscus E.L., Booker F.L., Burkey K.O.* Crop responses to ozone: uptake, modes of action, carbon assimilation and partitioning // *Plant Cell Environ.* 2005. V. 28. P. 997–1011.
58. *Кошкин Е.И.* Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. М.: Дрофа, 2010. 638 с.
59. *Leadley P.W., Reynolds J.F., Flagler R., Heagle A.S.* Radiation utilization efficiency and the growth of soybeans exposed to ozone: a comparative analysis // *Agric. Forest Meteorol.* 1990. V. 51. P. 293–308.
60. *Fuhrer J., Skärby L., Ashmore M.R.* Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe // *Environ. Pollut.* 1997. V. 97. P. 91–106.
61. *Adaros G., Weigel H.J., Jager H.J.* Effects of incremental ozone concentrations on the yield of bush beans (*Phaseolus vulgaris* var. *nanus* L. (Aschers)) // *Gartenbauwissenschaft.* 1990. V. 55. P. 162–167.
62. *Todd R.J., Van Dam M.E., Casimiro D., Haymore B.L., Arnold F.H.* Cu(II)-binding properties of a cytochrome c with a synthetic metal-binding site: His-X3-His in an alpha-helix // *Proteins.* 1991. V. 10 (2). P. 156–161.
63. *Barnes J.D., Davison A.W.* The influence of ozone on the winter hardiness of Norway spruce (*Picea abies* L. (Karst.)) // *New Phytologist.* 1988. V. 108 (2). P. 159–166.
64. *Temple P.J., Taylor O.C., Benoit L.F.* Cotton yield responses to ozone as mediated by soil moisture and evapotranspiration // *J. Environ. Qual.* 1985. V. 14. P. 55–60.
65. *Reich P.B., Amundson R.G.* Ambient levels of ozone reduce net photosynthesis in tree and crop species // *Science.* 1985. V. 230. P. 566–570.
66. *Greitner C.S., Pell E.J., Winner W.E.* Analysis of aspen foliage exposed to multiple stresses: ozone, nitrogen deficiency and drought // *New Phytol.* 1994. V. 127. P. 579–589.
67. *Booker F.L., Miller J.E., Fiscus E.L.* Effects of ozone and Uv-B radiation on pigments, biomass and peroxidase activity in soybean // *Tropospheric ozone and the environment: Effects, modeling and control. II Air and waste management association* / Ed. Berglund R.L. Pittsburgh: PA, 1992. P. 489–503.
68. *Krupa S.* Atmosphere and agriculture in the new millennium // *Environ. Pollut.* 2003. V. 126 (3). P. 293–300.
69. *Bazzaz F., Sombrock W.* Global climate change and agricultural production // *Food and agricultural organization of the United Nations.* Chichester, England; Rome, Italy: John Wiley & Sons, 1996.

70. *Unsworth M.H., Hogsett W.E.* Combined effects of changing CO<sub>2</sub>, temperature, UVB radiation and O<sub>3</sub> on crop growth // *Global climate change and agricultural production* / Eds. Bazzaz F., Sombroek W. N.Y.: FAO and John Wiley & Sons, 1996. P. 171–198.
71. *Kramer D.M., Sacksteder C.A., Cruz J.A.* How acidic is the lumen? // *Photosynth. Res.* 1999. V. 60. P. 151–163.
72. *Mulchi C.L., Slaughter L., Saleem M., Lee E.H., Pausch R., Rowland R.* Growth and physiological characteristics of soybean in open top chambers in response to ozone and increased atmospheric CO<sub>2</sub> // *Agricult. Ecosyst. Environ.* 1992. V. 38. P. 107–118.
73. *Barnes J.D., Pfirrman T.* The influence of CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub>, singly and in combination, on gas exchange, growth and nutrient status of radish (*Raphanus sativus* L.) // *New Phytologist.* 1992. V. 121. P. 403–412.
74. *Tevini M.* UV-B Radiation and ozone depletion: Effects on humans, animals, plants, microorganisms, and materials. Florida: Lewis, Boca Raton, 1993. P. 125–154.
75. *Teramura A.H., Sullivan J.H., Ziska L.H.* Interaction of elevated ultraviolet-B radiation and CO<sub>2</sub> on productivity and photosynthetic characteristics in wheat, rice, and soybean // *Plant Physiol.* 1990. V. 94 (2). P. 470–475.

## Impact of Global Climate Change on Productivity and Stress Tolerance of Field Crops

**E. I. Koshkin<sup>a,#</sup>, I. V. Andreeva<sup>a</sup>, and G. G. Guseinov<sup>b</sup>**

<sup>a</sup> *Russian State Agrarian University – K.A. Timiryazev Moscow Agricultural Academy  
Timiryazevskaya ul. 49, Moscow 127550, Russia*

<sup>b</sup> *Group of Companies HH group AZ1102  
Baku, shosse Khyrdalan-Binagadi 34N, Republic of Azerbaijan*

<sup>#</sup>*E-mail: ekoshkin@rgau-msha.ru*

Possible tendencies in crop yield changes at different future climate change scenarios are reviewed. Effects of enhanced ozone, carbon dioxide and UV-B rates separately or in combinations on the yield structure and biotic and abiotic stress tolerance are discussed.

*Key words:* yield, climate change, field crops, stress tolerance.