

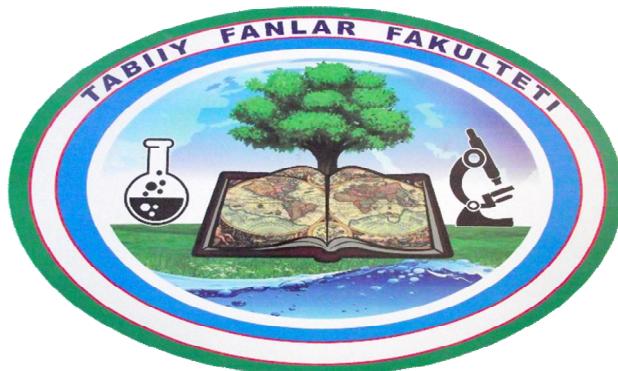


МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И  
СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО  
ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН



ТАШКЕНТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ НИЗАМИ

ФАКУЛЬТЕТ "ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК"



Кафедра Ботаники  
направлениеметодика преподавания биологии  
студентка 3-курса бакалавриата 303-группы  
Хусаиновой Раили

## КУРСОВАЯ РАБОТА

По предмету "Физиология растений"  
На тему: **Влияние внешних факторов на рост  
растений"**

"Допущено к защите"  
Заведующий кафедрой "Ботаника"  
доц. Турсунбаев Г.С.  
" " 2015г.

Научный руководитель:  
Доц. Кафедры "Ботаника"  
О.Мамарахимов \_\_\_\_\_

М.Исабекова \_\_\_\_\_

Ташкент - 2015

*«Сегодня нет необходимости убеждать или доказывать кому-то, что только образованная, современно мыслящая, интеллектуально развитая и профессионально подготовленная молодежь может стать важнейшим условием и залогом качественного, динамичного и инновационного развития, может обеспечить достойное будущее страны. Отдавая себе отчет в этом, проблема подготовки кадров в Узбекистане поднята на уровень важнейшего приоритета государственной политики. Вот уже 15 лет в стране реализуется уникальная система по их подготовке. Суть ее состоит в переходе на обязательное бесплатное 12-летнее образование по принципу 9+3, где после окончания 9-летней общеобразовательной школы дети в течение 3-х последующих лет продолжают учебу в профессиональных колледжах или по выбору в лицеях»*

*Ислам Абдуганиевич Каримов*

## **План:**

### I. Введение

#### 1.1 Понятие о росте и развитии

### II. Основная часть

#### 2.1 Основные факторы влияющие на рост растения:

- Тепло
- Свет и искусственное освещение
- Вода и требования растений к влаги, недостаток влаги
- Воздух

#### 2.2 Солеустойчивость растений

- Влияние засоления на физиологические процессы
- Механизмы адаптации растений-галофитов к избыточному засолению
- Соленакапливающие галофиты
- Борьба с засолением почв и повышение солеустойчивости растений

#### 2.3 Влияние холода на растение

### III. Заключение

### IV. Литература

## **Введение**

Растение — это посредник между небом и землей. Оно как истинный Прометей, похитивший огонь с неба. Похищенный им луч горит и в мерцающей лучине, и в ослепительной искре электричества. Луч солнца приводит в движение и чудовищный маховик паровой машины, и кисть художника, и перо поэта. Однако до сих пор пока многое неясно в том, как луч света доходит до сознания поэта.

К. А. Тимирязев

Рост и развитие — неотъемлемые свойства всякого живого организма. Это интегральные процессы. Растительный организм поглощает воду и питательные вещества, аккумулирует энергию, в нем происходят бесчисленные реакции обмена веществ, в результате чего он растет и развивается. Процессы роста и развития тесно взаимосвязаны, так как обычно организм и растет, и развивается. Темпы роста и развития могут быть разными, быстрый рост может сопровождаться медленным развитием или быстрое развитие медленным ростом. Так, например, растение хризантемы весной (длинный день) быстро растет, но не зацветает, следовательно, развивается медленно. Подобное происходит с высевянными озимыми растениями, весной они быстро растут, но не переходят к репродукции. При осеннем высеве под воздействием пониженных температур озимые растения медленно растут, но в них проходят процессы развития. Из этих примеров видно, что критерии, определяющие темпы роста и развития, различны. Критерием темпов развития служит переход растений к воспроизведению, к репродукции. Для цветковых растений — это закладка цветочных почек, цветение. Критерии темпов роста обычно определяют скорость нарастания массы, объема, размеров растения. Сказанное подчеркивает нетождественность этих понятий и позволяет рассмотреть процессы роста и развития последовательно.

Рост — процесс необратимого новообразования структурных элементов сопровождающихся увеличением массы и размером организма, т.е. рост это количественное изменение .

Развитие — качественное изменение организма, при котором одни имеют формы и функции превращаются в другие.

На оба процесса оказывают влияние, как внешние абиотические факторы окружающей среды, так и внутренние факторы самого организма.

## **Основные факторы, влияющие на рост растений**

Основные факторы роста и развития растений — тепло, свет, воздух, вода, питание. Все эти факторы одинаково необходимы и выполняют определенные функции в жизни растений. Жизненный цикл роста и развития делится на определенные этапы — фазы. Условия внешней среды сильно влияют на рост и развитие растений. Установлено, что воздействием пониженной температуры на прорастающие семена и прогреванием сухих семян можно ускорить развитие растений и увеличить урожай. На основании этого наукой разработаны, а практикой широко используются специальные рекомендации по прогреванию, проращиванию, закаливанию семян некоторых овощных культур, а также клубней картофеля. Продолжительность этих процессов и температура различна и, во многом, зависят от культур.

### **Тепло**

Тепло необходимо растениям во все периоды их роста и развития. Требования к теплу у различных культур неодинаковы и зависят от происхождения, вида, биологии, фазы развития и возраста растения.

Теплолюбивые культуры. Семена теплолюбивых культур прорастают при температуре выше +10°C. Такие растения, не только не переносят заморозков, но и длительного похолодания, особенно в дождливую погоду. При температуре ниже 10—12°C рост и развитие теплолюбивых растений приостанавливаются, они ослабевают и быстрее поражаются грибными и бактериальными болезнями. При более низкой температуре они погибают. Наиболее благоприятная температура для роста, развития и плодоношения теплолюбивых культур выше +20°C. Практическое значение в некотором повышении холодостойкости теплолюбивых культур имеют приемы по закалке семян и рассады низкими и переменными температурами, также повышенные дозы калия при подкормках.

Холодостойкие культуры. Семена холодостойких культур прорастают при температуре ниже +10°C. Температура +17 — 20°C наиболее благоприятна для развития и плодоношения растений этой группы. При понижении температуры рост холодостойких культур продолжается, однако, если всходы подвергаются длительному воздействию низких температур (2—0°C), многие растения преждевременно выбрасывают цветоносный побег, не образуя ни полноценного урожая, ни семян. Особенно резко это проявляется у растений свеклы и сельдерея. Капуста после высадки ее в грунт может переносить не только продолжительные низкие температуры, но и кратковременные заморозки, которые не отражаются на дальнейшем росте и развитии. Осенью же, перед уборкой, заморозки в 4—5°C не сказываются отрицательно на качестве продукции в том случае, если кочаны перед срезкой оттают на корню. Зимостойкие культуры хорошо зимуют в грунте под снежным покровом при морозах в -30°C и более, а весной начинают расти вслед за стаиванием снега. Молодым растениям, приспособливающимся к условиям внешней среды и к самостоятельному корневому питанию, необходима температура, как днем, так и ночью ниже, чем семенам при прорастании. Это необходимо и для равномерного

развития надземных органов и корневой системы, от чего зависит нормальный рост и развитие растений. С развитием листьев и стеблей, когда начинается воздушное питание растений, температура должна быть выше. В этот период особенно важно правильное соотношение между температурой и освещением. В солнечную погоду повышение температуры не сказывается отрицательно на развитии растений, при пасмурной же погоде температуру по возможности необходимо снижать. Необходимость в понижении температуры возрастает в ночное время, так как при высокой температуре без света растения вытягиваются, ослабевают, что не только задерживает сроки поступления урожая, но и отрицательно сказывается на его величине. В период бутонизации, цветения и плодоношения необходима повышенная температура для всех растений как днем, так и ночью, особенно для культур, выращиваемых в теплицах и парниках, у которых нарастание плодов происходит в основном ночью.

### **Свет**

Основной источник света — солнце. Только на свету растения создают из воды и углекислого газа воздуха сложные органические соединения. Продолжительность освещения сильно влияет на рост и развитие растений. Требования к условиям освещения у растений не одинаковы. Для южных растений длина светового дня должна быть менее 12 часов (это растения короткого дня); для северных — более 12 часов (это растения длинного дня).

Растения короткого дня: Баклажаны, перец, помидоры (большинство сортов), кукуруза, фасоль, кабачки, патиссоны, тыква, огурцы (сорта огурцов, выращиваемые в открытом грунте).

Растения длинного дня: Корнеплоды, капуста, зеленные культуры, лук репчатый, чеснок.

Огурец (тепличные сорта, изменившие свою биологическую природу в результате длительного выращивания зимой в теплицах). Искусственно укорачивая или удлиняя световой день, можно повысить урожай и значительно улучшить его качество. В естественных условиях в открытом грунте этого достигают ранневесенними и позднелетними посевами. Наибольшее практическое значение свет приобретает при выращивании рассады и овощей в теплицах зимой. В это время растения испытывают наибольший недостаток света, так как, во-первых, это самое темное время года и, во-вторых, значительная часть светового потока поглощается, проходя через остекленную поверхность теплицы, и затеняется решетками.

### **Искусственное освещение**

Для усиления освещенности используют различные электролампы и осветительные установки. Освещенность растений на стеллажах и под парниковыми рамами зависит также от правильного их размещения. Чрезмерная густота посадки растений отрицательно сказывается на их качестве. В открытом грунте для равномерного освещения растений необходимы своевременные прополки и прореживания. Однако и среди овощных растений есть теневыносливые культуры, что позволяет выращивать их в междурядьях

плодовых деревьев или в несколько затененных местах (лук репчатый на перо, лук многоярусный, лук-порей, щавель, ревень, спаржа).

### **Вода**

Влажность не только почвы, но и воздуха необходима растению на протяжении всей его жизни. Прежде всего вода вместе с теплом пробуждает семя к жизни. Образовавшиеся корешки всасывают ее из почвы вместе с растворенными в ней минеральными солями. Вода (по объему) является главной составной частью растений. Она участвует в создании органических веществ и в растворенном виде разносит их по растению. Благодаря воде растворяется углекислый газ, высвобождается кислород, происходит обмен веществ, обеспечивается нужная температура растения. При достаточном запасе влаги в почве рост, развитие и образование плодов протекают normally; недостаток влаги резко снижает урожай и качество продукции.

### **Требования растений к влаге**

Овощные растения особенно требовательны к влаге, что объясняется значительным содержанием ее в овощах (от 65 до 97%, в зависимости от культуры), а также большой испаряющей поверхностью листьев. Содержание влаги в тканях листа должно быть не менее 90–95%. При уменьшении ее даже на 10% листья увядают, работа их нарушается.

Требовательность растений к влаге по периодам роста и развития неодинакова. Особенно она высока при прорастании семян. Вот почему рекомендуется высевать намоченные и пророщенные семена в хорошо пролитые бороздки. В период формирования корневой системы решающее значение имеет содержание влаги в слое почвы 5–15 см. При этом нужно знать, что редкие обильные поливы значительно полезнее частых, но недостаточных. При частых поливах почва сильно уплотняется, требует рыхления, корни растений начинают располагаться в верхнем слое почвы. Это нежелательно, так как последний быстро просыхает, растрескивается, а корни с массой всасывающих корневых волосков надрываются, много их повреждается и при рыхлении почвы. Временный перерыв в поливах заставляет корни в поисках воды устремляться в нижнюю часть пахотного слоя, что улучшает обеспеченность растений не только водой, но и пищей. Особенно влаголюбивы огурцы, капуста, зеленые культуры, редис, а также рассада овощных культур.

### **Недостаток влаги**

При недостатке влаги в почве растения зеленых культур и редиса преждевременно стареют, не сформировав урожая. Листья и корнеплоды грубоют, приобретая горьковатый вкус. То же происходит и с плодами огурцов. Капуста приостанавливает рост кочанов, а головки цветной, не достигнув должного размера, желтеют и рассыпаются. У плодовых овощных культур (помидоры, огурцы, кабачки, патиссоны и др.) повышенная требовательность к влаге проявляется в момент завязывания плодов и плодоношения. В это время особенно опасны большие перерывы между поливами. Без достаточного количества влаги рост плодов, кочанов и корнеплодов прекращается, а в солнечную погоду поверхностные ткани их быстро пробковеют и теряют

эластичность. Возобновление поливов вызывает растрескивание плодов, кочанов и корнеплодов, делая продукцию некачественной. Корнеплоды и бобовые особенно нуждаются в воде в первый период роста. В последующем, развивая длинные корни (до 130–300 см), они используют влагу из нижних слоев почвы и нуждаются в поливе лишь при продолжительной засухе. Такие же требования к влаге предъявляют тыква, дыня, арбуз. Для лука значение влаги особенно велико при формировании листовой розетки, а у картофеля в период бутонизации, цветения и клубнеобразования. Рассада при недостатке влаги преждевременно стареет, листья бледнеют, грубоют. При высадке в грунт такая рассада плохо приживается, поступление урожая задерживается, а у цветной капусты не образуются головки. Не меньшее влияние на развитие растений оказывает и относительная влажность воздуха. Чем суще воздух, тем сильнее испаряют растения воду и тем выше их температура, а все это увеличивает расход питательных веществ в ущерб откладываемым в запас. При длительном снижении влажности воздуха наступает воздушная засуха, которая может перейти в почвенную засуху. Поливы почвы, особенно методом дождевания, несколько повышают влажность воздуха и поэтому более эффективны для растений. Чрезмерная влажность воздуха также отрицательно сказывается на растениях, усиливая различные грибные заболевания. В теплицах, парниках и под пленкой избыточную влажность понижают вентиляцией.

### **Воздух**

Из воздуха растения получают углекислый газ необходимый им для жизнедеятельности — он является единственным источником углеродного питания. Содержание углекислого газа в воздухе ничтожно и составляет 0,03%. Обогащение воздуха углекислым газом идет в основном благодаря выделению его из почвы. Большую роль в образовании и выделении почвой углекислого газа играют органические и минеральные удобрения, вносимые в почву. Чем энергичнее в почве процессы жизнедеятельности микроорганизмов, тем активнее разлагаются органические вещества, а, следовательно, тем больше углекислого газа выделяется в приземный слой воздуха. Другой источник пополнения воздуха углекислым газом — живые существа, выделяющие его при дыхании. Повышенное содержание углекислого газа, в воздухе, благоприятно сказывается на всех процессах, происходящих в растениях, особенно ускоряет плодоношение.

### **Солеустойчивость растений**



Около  $9 \cdot 10^8$  га всех земель планеты имеют повышенное содержание солей, количество засоленных почв с каждым годом возрастает. Особую тревогу вызывает увеличение в почвах содержания солей, которое происходит в результате их искусственного орошения.

Существуют разные типы засоления: хлоридное ( $\text{NaCl}$ ), сульфатное ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ), карбонатное ( $\text{NaHCO}_3$ ) и смешанное. Преобладающим катионом в таких почвах является натрий, но встречаются также карбонатно-магниевое и хлоридно-магниевое засоление. Высокая концентрация солей в почвах не только затрудняет поступление воды, но может прямо повреждать растения и даже нарушать структуру почвы, снижая ее пористость и ухудшая водопоглотительные свойства. Во влажных районах преобладает хлоридное засоление, в степях и пустынях – сульфатное и карбонатное.

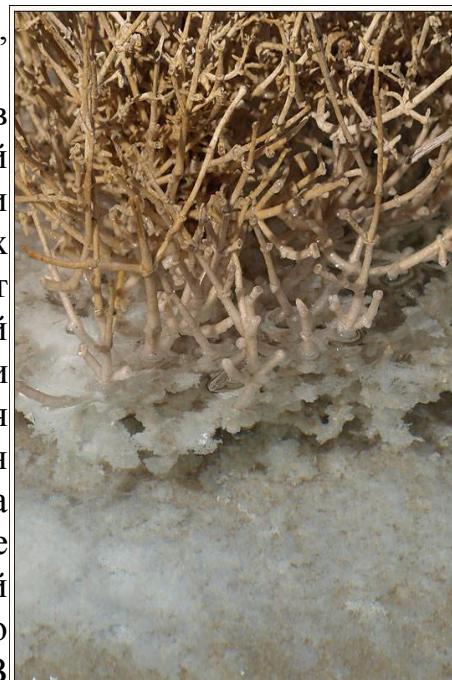
**Влияние засоления на физиологические процессы.** Главными причинами гибели растений при засолении являются нарушение ионного гомеостаза и токсичное действие солей, а также гиперосмотический стресс.

Высокие концентрации солей влияют на структуру органелл. По степени устойчивости к избытку солей, например хлорида натрия, органеллы можно расположить в такой последовательности: митохондрии – ядро – хлоропласты – рибосомы. В хлоропластах при засолении накапливается много ионов натрия и хлора, что приводит к разрушению гран. Избыток в цитоплазме этих ионов вызывает набухание не только хлоропластов, но и митохондрий. Процесс фотосинтетического транспорта электронов достаточно солеустойчив, однако восстановление углерода и фосфорилирование нарушаются при избыточном содержании ионов в клетках.

В условиях засоления в почвенных растворах преобладают одновалентные ионы, например хлор, натрий, вызывающие увеличение проницаемости мембран, в частности тонопласта. В результате кислоты клеточного сока проникают в хлоропlastы, действуют на хлорофилл, превращая его в феофитин.

При слабом засолении у растений-гликофитов тормозится *рост*, резко снижается прирост сухой массы и обесцвечиваются листья. Обычно соли сильнее угнетают рост корней, чем надземных органов, возможно, потому, что корни в отличие от побегов постоянно находятся в контакте с засоленной почвой. Соли повреждают клетки зоны растяжения и зоны корневых волосков – главных зон поглощения солей и поступления воды. Повреждение этих зон увеличивает водный дефицит в тканях, несмотря на снижение интенсивности транспирации. Повреждение клеток в зоне корневых волосков является причиной плохого поглощения элементов минерального питания, прежде всего азота, фосфора и калия. В результате растения голодают. Засоление приводит к нарушению соотношения между поглощением натрия, калия и магния: интенсивное поглощение натрия уменьшает поглощение калия и магния.

В клетках корней снижается проницаемость мембран для воды – это одно из приспособлений растения к водному режиму засоленной почвы.



Избыток солей в почве может вызвать асинхронные деления меристематических клеток, но всего сильнее оно подавляет растяжение клеток. В результате возникает ксероморфная структура.

Кратковременное засоление повышает интенсивность дыхания, длительное – приводит к снижению его интенсивности. При засолении нарушается сопряженность дыхания и синтеза АТФ.

**Механизмы адаптации растений-галофитов к избыточному засолению.** На засоленных почвах развивается особая солевыносливая растительность. **Солеустойчивость** (галотолерантность) – это устойчивость растений к повышенной концентрации солей в почве или в воде.

Растения, имеющие специальные приспособления для нормального завершения онтогенеза в условиях высокой засоленности, называются **галофитами** (греч. *galas* – соль, *phyton* – растение). В природе солончаковые почвы имеют довольно богатую и разнообразную растительность. Растения пресных местообитаний, обладающие в отличие от галофитов весьма ограниченными способностями приспособливаться в процессе онтогенеза к высокому содержанию солей в почве, называют **гликофитами** (греч. *glykys* – сладкий и *phyton* – растение). Для них уже вредно содержание соли в почве, равное 0,5%. В природе четкой границы между галофитами и гликофитами нет. Например, хлопчатник развивается при отсутствии засоления, но легко к нему адаптируется. Такие растения называют **факультативными галофитами**.

**Три основных механизма** адаптации галофитов к избыточным концентрациям солей:

1) поглощение большого количества солей и аккумулирование их в вакуолях, что приводит к понижению водного потенциала клеточного сока и поступлению воды;

2) выделение поглощаемых растением солей с помощью специальных клеток и удаление избытка солей с опавшими листьями;

3) ограничение поглощения солей клетками корней.

Галофиты делят на три группы: соленакапливающие, солевыводящие и соленепроницаемые.



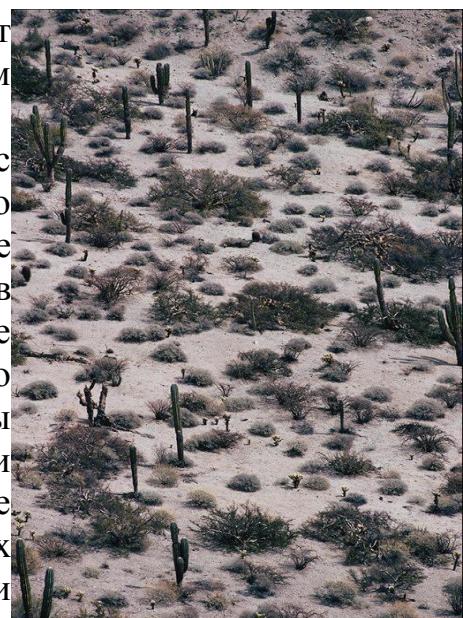
**Соленакапливающие галофиты** (эвгалофиты) обладают наибольшей устойчивостью к солям, хорошо растут и развиваются на наиболее засоленных почвах, поглощают из почвы большое количество солей. Некоторые солянки накапливают до 7% солей от массы клеточного сока, в результате чего водный потенциал клеток сильно уменьшается и вода поступает в них даже из засоленной почвы. Соль накапливается в вакуолях, поэтому ее высокое содержание не влияет на цитоплазматические ферменты. К этой группе относятся преимущественно так называемые солянки (семейство маревых или лебедовых – *Chenopodiaceae*), растущие на мокрых солончаках, по берегам морей, соленых озер. Примерами таких растений могут служить солерос, съеда морская, сарсазан, некоторые виды тамарикаса и др.

Одновременно с солями эти растения накапливают в тканях и воду. У одних растений в стеблях, у других в листьях развиваются водозапасающие ткани, поэтому у этих растений мясистые стебли и листья, что делает их похожими на кактусы или толстянковые, поэтому их иногда называют галосуккулентами. Эта «мясистость» (суккулентность) органов является наследственной, растения сохраняют ее и на незасоленных почвах; однако по мере увеличения концентрации почвенного раствора суккулентность возрастает. Для этих растений характерна пониженная интенсивность дыхания.

**Солевыделяющие галофиты** (криптогалофиты) – растения, как и солянки, поглощающие значительное количество солей, но не накапливающие их в клеточном соке, а выделяющие наружу. Солевыделяющие галофиты освобождаются от поступающих солей за счет выделения ионов против градиента концентрации. Эти функции выполняют мембранны специализированных клеток. Они поддерживают концентрацию натрия и хлора в цитозоле на низком уровне.

У видов лебеды поглощенные соли с транспирационным током доставляются сначала по сосудам, а потом по симпласту в живые пузыревидные клетки – трихомы, имеющиеся в эпидерме стеблей и листьев. В пузыревидной клетке ионы секретируются в крупную центральную вакуоль. Когда соль становится много, трихомы лопаются, и соль выходит на поверхность листа или стебля. На месте лопнувших образуются новые клетки. Поскольку от мезофилла до пузыревидных клеток имеется значительный градиент концентрации солей, перенос ионов в их вакуоли является активным процессом, т.е. требующим затраты энергии.

У видов тамарикаса (гребенщик) имеются железки, которые секретируют соль наружу. Такая железка представляет собой комплекс из 8 клеток, из которых 6 являются секреторными, а две – базальными, собирающими. Из клеток мезофилла соль поступает в железку через собирательные клетки и движется по



железке от клетки к клетке по плазмодесмам. Она накапливается в везикулах, которые потом сливаются с плазмалеммой. В результате соль выходит сначала в клеточную стенку, а потом через поры наружу. В сухую погоду растение покрывается сплошным слоем выделившихся из их клеток солей, часть которых сдувается ветром, часть смывается дождями.

К этой группе галофитов относятся распространенные в степях и пустынях виды лебеды, тамарикс и другие растения.

**Соленепроницаемые галофиты** (гликогалофиты) растут на менее засоленных почвах. Для этих растений накопление солей в клетках так же опасно, как и для гликофитов. Мембранные клетки корней растений этой группы малопроницаемы для солей.

Низкий водный потенциал в клетках корней, необходимый для поступления воды из засоленного почвенного раствора, создается благодаря накоплению в клетках Сахаров, свободных аминокислот и других совместимых осмолитов. Осмотический потенциал в клетках этих растений иногда достигает очень низких значений. Для растений этой группы характерна высокая интенсивность фотосинтеза – как обязательное условие для накопления Сахаров. Типичными представителями этой группы являются различные виды полыни, например полынь соляная, и кохии (Кузнецов, 2005; Якушина, 2005).

**Борьба с засолением почв и повышение солеустойчивости растений.** В сельском хозяйстве основным методом борьбы с засолением является мелиорация почв: орошение, создание хорошего дренажа и промывка почв после сбора урожая.

Внесение в почву микроэлементов улучшает ионный обмен растений в условиях засоления. На солонцах (почвы, содержащие много натрия) мелиорацию осуществляют с помощью гипсования, которое приводит к вытеснению натрия из почвенного поглощающего комплекса и замещению его кальцием.

Одновременно с изучением действия солей на растения разрабатываются селекционные методы повышения их устойчивости к засолению. Опыты показали, что специальные линии некоторых растений-гликофитов могут обладать значительной устойчивостью к засолению. Например, солеустойчивая линия ячменя, выведенная Э. Эпштейном (США), дает урожай в условиях такой засоленности, при которой обычный ячмень погибает. Дальнейшая селекция этой линии может дать сорт для выращивания на засоленных почвах.

На Кубе в 80-е годы повысили соле- и засухоустойчивость картофеля и сахарного тростника, используя методы клеточной селекции. Каллусы, полученные из стеблей этих растений, последовательно выращивали на питательных средах, содержащих все большие концентрации NaCl. Выжившие в этих условиях клетки использовали для получения солеустойчивых растений.

В настоящее время наряду с выведением солеустойчивых сортов культурных растений методами классической генетики и клеточной селекции интенсивно развиваются методы генной инженерии, которые позволяют повысить устойчивость растений к избыточному засолению путем переноса в их геном чужеродных генов. Получаемые таким способом растения называют

трансгенными. Эти чужеродные гены кодируют ферменты синтеза осмоловитов, регуляторных белков и компонентов ионтранспортных систем. В настоящее время уже получено достаточно много трансгенных растений, обладающих повышенной солеустойчивостью.

### **Влияние холода на растение**

О пределе холода, который способны вынести растения в естественных условиях, дают представление величины предельно низких температур на земном шаре. Там, где зарегистрирована самая низкая температура (-90°C, станция «Восток» в Антарктиде), растительность отсутствует; а в районах, где живут растения, отмечена температура -68°C (Оймякон в Якутии, область таежных лесов из лиственницы - *Larix dahurica*).

Растительный покров обширных территорий земного шара (умеренные и арктические области, высокогорья) ежегодно в течение нескольких месяцев

подвергается действию низких температур. Кроме того, в отдельных районах и в более теплые сезоны растения могут испытывать кратковременные воздействия пониженных температур (ночные и утренние заморозки). Наконец, есть местообитания, где вся жизнь растений проходит на весьма пониженном температурном фоне (арктические снежные и морские водоросли, приснеговая-нивальная растительность в высокогорьях). Неудивительно, что естественный отбор выработал у растений ряд защитных приспособлений к неблагоприятному действию холода.

Кроме непосредственного влияния низкой температуры на растения под действием холода возникают и другие неблагоприятные явления. Например, уплотнение и растрескивание замерзшей почвы приводит к разрыву и механическому повреждению корней, образование ледяной корки на поверхности почвы ухудшает аэрацию и дыхание корней. Под толстым и долго лежащим снежным покровом при температуре около 0°C наблюдается зимнее «выревание», истощение и гибель растений в связи с расходом резервных веществ на дыхание, грибными заболеваниями («снежная плесень») и т. д., а в случае избыточно увлажненной почвы для растений опасно также зимнее «вымокание». В тундре и северной тайге распространено явление морозного «выпирания» растений, которое вызывается неравномерным замерзанием и расширением почвенной влаги. При этом возникают силы, выталкивающие растение из почвы, в результате чего происходит «выпучивание» целых дернин, оголение и обрывы корней и т. д. вплоть до повала небольших деревьев. Поэтому кроме собственно холодостойкости (или морозостойкости) - способности переносить прямое действие низких температур, различают еще зимостойкость растений - способность к перенесению всех перечисленных выше неблагоприятных зимних условий.

Особо следует остановиться на том, как влияет на растения низкая температура почвы. Холодные почвы в сочетании с умеренно-теплым режимом воздушной среды растений (а иногда и со значительным нагреванием надземных частей растений) - явление нередкое. Таковы условия жизни растений на болотах и заболоченных лугах с тяжелыми почвами, в некоторых тундровых и.

высокогорных местообитаниях и в обширных областях вечной мерзлоты (около 20% всей суши), где в период вегетации оттаивает лишь неглубокий, так называемый «деятельный» слой почвы. В условиях пониженных температур почвы после снеготаяния ( $0\text{--}10^{\circ}\text{C}$ ) проходит значительная часть вегетации ранневесенних лесных растений - «подснежников». Наконец, кратковременные периоды резкого несоответствия холодных почв и прогретого воздуха испытывают ранней весной многие растения умеренного климата (в том числе и древесные породы).

Еще в прошлом веке немецкий физиолог Ю. Сакс показал, что при охлаждении почвы до околонулевых температур (обкладывание горшка льдом) может наступить завядание даже обильно поливаемых растений, поскольку при низких температурах корни не способны интенсивно всасывать воду. На этом основании в экологии распространилось мнение о «физиологической сухости» местообитаний с холодными почвами (т. е. недоступности влаги растениям при ее физическом обилии). При этом упускали из виду, что Сакс и другие физиологи свои опыты производили с достаточно теплолюбивыми растениями (огурцы, тыква, салат и др.) и что в природных холодных местообитаниях растения, для которых низкие температуры почв служат естественным фоном, возможно, реагируют на них совсем иначе. Действительно, современные исследования показали, что у большинства растений тундр, болот, у ранневесенних лесных эфемероидов отсутствуют те явления угнетения ( затруднение всасывания воды, расстройства водного режима и т. д.), которые могли бы быть вызваны «физиологической сухостью» холодных почв. Это же показано и для многих растений в областях вечной мерзлоты. Вместе с тем нельзя полностью отрицать угнетающее влияние низких температур на всасывание влаги и другие стороны жизнедеятельности корней (дыхание, рост и др.), а также на активность почвенной микрофлоры. Оно без сомнения имеет значение в комплексе трудных условий для жизни растений в холодных местообитаниях. «Физиологическая сухость», «физиологическая засуха» из-за низкой температуры почв возможны в жизни растений в наиболее трудных условиях, например при выращивании на холодных почвах теплолюбивых растений или ранней весной для древесных пород, когда еще необлистевые ветви сильно нагреваются (до  $30\text{--}35^{\circ}\text{C}$ ) и увеличивают потерю влаги, а интенсивная работа корневых систем еще не началась.

Каких-либо специальных морфологических приспособлений, защищающих от холода, у растений нет, скорее можно говорить о защите от всего комплекса неблагоприятных условий в холодных местообитаниях, включающего сильные ветры, возможность иссушения и т. д. У растений холодных областей (или у переносящих холодные зимы) часто встречаются такие защитные морфологические особенности, как опушение почечных чешуи, зимнее засмоление почек (у хвойных), утолщенный пробковый слой, толстая кутикула, опушение листьев и т. д. Однако их защитное действие имело бы смысл лишь для сохранения собственного тепла гомеотермных организмов, для растений же эти черты, хотя и способствуют терморегуляции (уменьшение лучеиспускания), в

основном важны как защита от иссушения. В растительном мире есть интересные примеры адаптации, направленных на сохранение (хотя и кратковременное) тепла в отдельных частях растения. В высокогорьях Восточной Африки и Южной Америки у гигантских «розеточных» деревьев из родов *Senecio*, *Lobelia*, *Espeletia* и других от частых ночных морозов существует такая защита: ночью листья розетки закрываются, защищая наиболее уязвимые части - растущие верхушки. У некоторых видов листья опущены снаружи, у других в розетке скапливается выделяемая растением вода; ночью замерзает лишь поверхностный слой, а конусы нарастания оказываются защищенными от мороза в своеобразной «ванне».

Среди морфологических адаптаций растений к жизни в холодных местообитаниях важное значение имеют небольшие размеры и особые формы роста. Не только многие травянистые многолетники, но также кустарники и кустарнички полярных и высокогорных областей имеют высоту не более нескольких сантиметров, сильно сближенные междуузлия, очень мелкие листья (явление нанизма или карликовости). Кроме хорошо известного примера - карликовой бересклета (*Betula papa*), можно назвать карликовые ивы (*Saxifraga polaris*, *S. arctica*, *S. herbacea*) и многие другие. Обычно высота этих растений соответствует глубине снежного покрова, под которым зимуют растения, так как все части, выступающие над снегом, гибнут от замерзания и высыхания. Очевидно, в образовании карликовых форм в холодных местообитаниях немалую роль играют и бедность почвенного питания в результате подавления активности микробов, и торможение фотосинтеза низкими температурами. Но независимо от способа образования карликовые формы дают известное преимущество растениям в приспособлении к низким температурам: они располагаются в припочвенной экологической микронише, наиболее прогреваемой летом, а зимой хорошо защищены снежным покровом и получают дополнительный (хотя и небольшой) приток тепла из глубины почвы.

Другая адаптивная особенность формы роста - переход сравнительно крупных растений (кустарников и даже деревьев) от ортотропного (вертикального) к плахиотропному (горизонтальному) росту и образование стелющихся форм-стланцев, стлаников, стланичков. Такие формы способны образовывать кедровый стланик (*Pinus pumila*), можжевельник (*Juniperus sibirica*, *J. communis*, *J. turkestanica*), рябина и др. Ветви стланцев распластаны по земле и приподнимаются не выше обычной глубины снежного покрова. Иногда это результат отмирания ствола и разрастания нижних ветвей (например, у ели), иногда это рост дерева как бы «лежа на боку» с плахиотропным, укоренившимся во многих местах стволом и приподнимающимися ветвями (кедровый стланик). Интересная особенность некоторых древесных и кустарниковых стлаников - постоянное отмирание старой части ствола и нарастание «верхушки», в результате чего трудно определить возраст особи.

Стланики распространены в высокогорных и полярных областях, в условиях, которых уже не выдерживают древесные породы (например, на верхней границе леса). Своебразные «стланиковые» формы в крайних условиях встречаются и у

кустарничков, и даже у видов лишайников, обычно имеющих прямостоячий кустистый рост: на скалах Антарктиды они образуют стелющиеся слоевища,

В зависимости от условий возможны видоизменения роста одного и того же вида. Но есть виды, целиком перешедшие к форме стланика, например горный сосновый стланик, произрастающий в Альпах и Карпатах - *Pinus mughus*, выделенный в качестве самостоятельного вида из сосны горной - *Pinus montana*.

К числу форм роста, способствующих выживанию растений в холодных местообитаниях, принадлежит еще одна чрезвычайно своеобразная - подушковидная. Форма растения-подушки образуется в результате усиленного ветвления и крайне замедленного роста скелетных осей и побегов. Мелкие ксерофильные листья и цветки расположены по периферии подушки. Между отдельными ветвями скапливаются мелкозем, пыль, мелкие камни. В результате некоторые виды растений-подушек приобретают большую компактность и необычайную плотность: по таким растениям можно ходить, как по твердой почве. Таковы *Silene acaulis*, *Gypsophila aretioides*, *Androsace helvetica*, *Acantholimon diapensioides*. Издали их трудно отличить от валунов. Менее плотны колючие подушки из родов *Eurotia*, *Saxifraga*.

Растения-подушки бывают разных размеров (до 1 м в поперечнике) и разнообразных очертаний: полуциркульные, плоские, вогнутые, иногда довольно причудливых форм (в Австралии и Новой Зеландии их называют «растительными овцами»).

Благодаря компактной структуре растения-подушки успешно противостоят холодным ветрам. Поверхность их нагревается почти так же, как и поверхность почвы, а колебания температуры внутри менее выражены, чем в окружающей среде. Отмечены случаи значительного повышения температуры внутри подушки; например, у наиболее распространенного вида высокогорий Центрального Тянь-Шаня *Dryadanthe tetrandra* при температуре воздуха 10°C внутри подушки температура доходила до 23°C благодаря аккумуляции тепла в этом своеобразном «парнике». В связи с медленным ростом растения-подушки по долговечности вполне сравнимы с деревьями. Так, на Памире подушка *Acantholimon hedini* диаметром 3 см имела возраст 10-12 лет, при 10 см - 30-35 лет, а возраст крупных подушек достигал не одной сотни лет.

В пределах общей формы растений-подушек существует экологическое разнообразие: например в горах, окружающих Средиземное море, распространены менее компактные по строению ксерофильные «колючие подушки», которые не встречаются высоко в горах, так как малоустойчивы к холodu, но зато очень устойчивы к засухе. Рыхлое строение подушки здесь оказывается более выгодным для растения, чем компактное, так как в условиях летней засухи и сильной инсоляции снижает опасность перегрева ее поверхности. Температура поверхности средиземноморских подушек обычно ниже температуры воздуха благодаря сильной транспирации, а внутри подушки создается особый микроклимат; например, влажность воздуха держится на уровне 70-80% при влажности наружного воздуха 30%. Таким образом, здесь форма

подушки - это приспособление к совсем иному комплексу факторов, отсюда и ее иная «конструкция».

Среди других особенностей роста, помогающих растениям преодолевать действие холода, следует еще упомянуть различные приспособления, направленные на углубление зимующих частей растений в почву. Это развитие контрактильных (сократительных) корней - толстых и мясистых, с сильно развитой механической тканью. Осенью они высыхают и сильно сокращаются в длину (что хорошо заметно по поперечной морщинистости), при этом возникают силы, втягивающие в почву зимующие почки возобновления, луковицы, корни, корневища.

Контрактильные корни встречаются у многих растений высокогорий, тундр и других холодных местообитаний. Они позволяют, в частности, успешно противостоять морозному выпиранию растений из почвы. В последнем случае они не только втягивают почку возобновления, но и ориентируют ее перпендикулярно поверхности, если растение повалено. Глубина втягивания контрактильными корнями варьирует от сантиметра до нескольких десятков сантиметров в зависимости от особенностей растения и механического состава почвы.

Адаптивное изменение формы как защита от холода - явление, ограниченное в основном холодными районами. Между тем действие холода испытывают и растения более умеренных областей. Гораздо более универсальны физиологические способы защиты. Они направлены прежде всего на снижение точки замерзания клеточного сока, предохранение воды от вымерзания и т. д. Отсюда такие особенности холодостойких растений, как повышение концентрации клеточного сока, главным образом за счет растворимых углеводов. Известно, что при осеннем повышении холодостойкости («закаливании») крахмал превращается в растворимые сахара. Другая черта холодостойких растений - повышение доли коллоидно-связанной воды в общем водном запасе.

При медленном снижении температуры растения могут вынести охлаждение ниже точки замерзания клеточного сока в состоянии переохлаждения (без образования льда). Как показывают эксперименты, уровень точек переохлаждения и замерзания тесно связан с температурными условиями обитания. Однако у растений состояние переохлаждения возможно лишь при небольшом холоде (несколько градусов ниже нуля). Гораздо более действенным этот путь адаптации оказывается у других пойкилотермных организмов- насекомых, у которых роль антифризов играют глицерин, трегалоза и другие защитные вещества (открыто зимующие насекомые могут вынести переохлаждение клеточных соков без замерзания до  $-30^{\circ}\text{C}$ ).

Многие растения способны сохранять жизнеспособность и в промерзшем состоянии. Есть виды, замерзающие осенью в фазе цветения и продолжающие цвести после оттаивания весной (мокрица - *Stellaria media*, маргаритка- *Bellis perennis*, арктический хрен - *Cochlearia fenestrata* и др.). Ранневесенние лесные эфемероиды («подснежники») в течение короткой вегетации неоднократно переносят весенние ночные заморозки: цветки и листья промерзают до

стекловидно-хрупкого состояния и покрываются инеем, но уже через 2-3 ч после восхода солнца оттаивают и возвращаются в обычное состояние. Хорошо известна способность мхов и лишайников переносить длительное промерзание зимой в состоянии анабиоза. В одном из опытов лишайник *Cladonia* замораживали при -15°C на 110 недель (более двух лет!). После оттаивания лишайник оказался живым и вполне жизнеспособным, у него возобновились фотосинтез и рост. Очевидно, у лишайников в крайне холодных условиях существования периоды такого анабиоза очень длительны, а рост и активная жизнедеятельность осуществляются лишь в короткие благоприятные периоды (причем не каждый год). Такое частое прерывание активной жизни на долгие сроки, по-видимому, объясняет колоссальный возраст многих лишайников, определенный радиоуглеродным методом (до 1300 лет у *Rhizocarpon geographicum* и Альпах, до 4500 лет у лишайников в Западной Гренландии).

Анабиоз - «крайняя мера» в борьбе растения с холодом, приводящая к приостановке жизненных процессов и резкому снижению продуктивности. Гораздо большее значение в адаптации растений к холodu имеет возможность сохранения нормальной жизнедеятельности путем снижения температурных оптимумов физиологических процессов и низких температурных границ, при которых эти процессы возможны. Как видно на примере оптимальных температур для фотосинтеза и его низких температурных порогов, эти явления хорошо выражены у растений холодных местообитаний. Так, у альпийских и антарктических лишайников для фотосинтеза оптимальна температура около 5°C; заметный фотосинтез удается обнаружить у них даже при -10°C. При сравнительно низких температурах лежит оптимум фотосинтеза у арктических растений, высокогорных видов, ранневесенних эфемероидов. Зимой при отрицательных температурах способны к фотосинтезу многие хвойные древесные породы. У одного и того же вида температурные оптимумы фотосинтеза связаны с изменением условий: так, у альпийских и арктических популяций травянистых многолетников - *Oxyria digyna*, *Thalictrum alpinum* и других видов они более низкие, чем у равнинных. Показательно в этом отношении и сезонное смещение оптимума по мере повышения температуры от весны к лету и снижения от лета к осени и зиме.

При низких температурах для растений чрезвычайно важно сохранить достаточный уровень дыхания - энергетической основы роста и reparации возможных повреждений холодом. На примере ряда растений памирских высокогорий показано, что в этих условиях довольно интенсивное дыхание сохраняется после действия температуры от -6 до -10°C.

Еще один пример устойчивости физиологических процессов к холodu- зимний и предвесенний подснежный рост у растений тундр, высокогорий и других холодных местообитаний с коротким вегетационным периодом, обусловленным заблаговременной подготовкой. Это явление чрезвычайно ярко выражено у эфемероидов лесостепных дубовых лесов (пролески - *Scilla sibirica*, хохлатки - *Corydalis halleri*, гусиного лука - *Gagea lutea*, чистяка - *Ficaria verna* и др.), у которых уже в начале зимы начинается рост побегов со сформированными внутри

бутонами (вначале в промерзшей почве, а затем над почвой, внутри снежного покрова. Не прекращается у них зимой и формирование генеративных органов. По мере приближения сроков снеготаяния скорость подснежного роста заметно возрастает. В пору раннего «предвесеня», когда лес кажется еще совсем безжизненным, под снеговым покровом над почвой уже возвышаются тысячи ростков пролески и гусиного лука, достигающих к этому времени 2-7 см высоты и готовых начать цветение, как только сойдет снег. Образование хлорофилла у ранневесенних эфемероидов также начинается при низких температурах порядка 0°C, еще под снегом.

Экологические различия холодостойкости растений. В экологии и экологической физиологии в качестве одного из показателей устойчивости к холodu используется способность растения переносить низкую температуру в экспериментальных условиях в течение определенного срока. Накоплено много данных, позволяющих сравнивать растения различных по температурным условиям местообитаний. Однако эти данные не всегда строго сравнимы, поскольку температура, которую способно вынести растение, в числе прочих причин зависит и от продолжительности ее действия (так, небольшой холод порядка -3-5°C умеренно теплолюбивое растение способно вынести в течение нескольких часов, но та же температура может оказаться губительной, если будет действовать несколько суток). В большинстве экспериментальных работ принято охлаждение растений в течение суток или близкого срока.

Как видно из нижеследующих данных и, холодостойкость растений весьма различна и зависит от условий, в которых они обитают.

Один из крайних примеров холодостойкости - так называемый «криопланктон». Это снежные водоросли, живущие в поверхностных слоях снега и льда и при массовом размножении вызывающие его окрашивание («красный снег», «зеленый снег» и т. д.). В активных фазах они развиваются при 0°C (летом на оттаявшей поверхности снега и льда). Пределы устойчивости к низким температурам от -36°C у *Chlamydomonas nivalis* до -40, -60°C у *Pediastrutn boryanum*, *Hormidium flaccidum*. Столь же велика холодостойкость фитопланктона полярных морей, нередко зимующего в корке льда.

Большой холодостойкостью отличаются альпийские карликовые кустарнички - *Rhododendron ferrugineum*, *Erica carnea* и др. (-28, -36°C), хвойные древесные породы: так, для сосны *Pinus strobus* в Тирольских Альпах в экспериментах отмечена рекордная температура: -78°C.

Совсем небольшая холодостойкость у растений тропических и субтропических областей, где они не испытывают действия низких температур (за исключением высокогорий). Так, для водорослей тропических морей (особенно мелководных районов) нижняя температурная граница лежит в пределах 5-14°C (вспомним, что для водорослей арктических морей верхняя граница составляет 16°C). Саженцы тропических древесных пород гибнут при 3-5°C. У многих тропических термофильных растений, например декоративных оранжерейных видов из родов *Gloxinia*, *Coleus*, *Achimenes* и др., понижение температуры до нескольких градусов выше нуля вызывает явления «простуды»: при отсутствии видимых

повреждений через некоторое время останавливается рост, опадают листья, растения завядают, а затем и гибнут. Известно это явление и для теплолюбивых культурных растений (огурцов, томатов, фасоли).

Очень невелика устойчивость к холodu у термофильных плесневых грибов из родов *Micog*, *Thermoascus*, *Anixia* и др. Они гибнут за три дня при температуре 5-6°C и даже температуру 15-17°C не могут выносить дольше 15-20 дней.

В зависимости от степени и специфического характера холодостойкости можно выделить следующие группы растений.

### **Нехолодостойкие растения**

К этой группе относятся все те растения, которые серьезно повреждаются уже при температурах выше точки замерзания: водоросли теплых морей, некоторые грибы и многие листостебельные растения тропических дождевых лесов.

### **Неморозостойкие растения**

Эти растения хотя и переносят низкие температуры, но вымерзают, как только в тканях начинает образовываться лед. Неморозостойкие растения защищены от повреждения только средствами, замедляющими замерзание. В более холодное время года у них повышается концентрация осмотически активных веществ в клеточном соке и в протоплазме, а также переохлаждаемость, что предотвращает или замедляет образование льда при температурах примерно до -7°C, а при постоянном переохлаждении и до более низких температур. В период вегетации все листостебельные растения неморозостойки. В течение всего года чувствительны к образованию льда глубоководные водоросли, холодных морей и некоторые пресноводные водоросли, тропические и субтропические древесные растения и различные виды из умеренно-теплых районов.

### **Льдоустойчивые» растения**

В холодное время года эти растения переносят внеклеточное замерзание воды и связанное с ним обезвоживание. Устойчивыми к образованию льда становятся некоторые пресноводные водоросли и водоросли приливной зоны, наземные водоросли, мхи всех климатических зон (даже тропической) и многолетние наземные растения областей с холодной зимой. Некоторые водоросли, многие лишайники и различные древесные растения способны чрезвычайно сильно закаливаться; тогда они остаются без повреждений и после продолжительных суровых морозов, и их можно охлаждать даже до температуры жидкого азота.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Удивительная гармония живой природы, ее совершенство создаются самой природой: борьбой за выживание. Формы приспособлений у растений бесконечно разнообразны. Весь растительный мир со временем своего появления совершенствуется по пути целесообразных приспособлений к условиям обитания.

Растения - пойкилотермные организмы. Повреждения начинаются на молекулярном уровне с нарушений функций белков и нуклеиновых кислот. Температура - это фактор, серьезно влияющий на морфологию и физиологию растений, требующий изменений в самом растении, которые могли бы приспособить его. Адаптации растений к разным температурным условиям даже в пределах одного вида различны.

При высоких температурах выявлены такие адаптации, как густое опушение листьев, блестящая поверхность, уменьшение поверхности, поглощающей радиацию, изменение положения по отношению к источнику тепла, усиление транспирации, высокое содержание защитных веществ, сдвиг температурного оптимума активности важнейших ферментов, переход в состояние анабиоза, занятие микрониш, защищенных от инсоляции и перегрева, сдвиг вегетации на сезон с более благоприятными тепловыми условиями. Адаптации к холodu таковы: опушение почечных чешуй, толстая кутикула, утолщение пробкового слоя, опушение листьев, закрывание розеточных листьев ночью, развитие карликовости, развития стелящихся форм, подушковая форма роста, развитие контрактильных корней, повышение концентрации клеточного сока, повышение доли коллоидно-связанной воды, анабиоз

По различной термоустойчивости выделяются виды: нехолодостойкие, неморозоустойчивые, льдоустойчивые, нежаростойкие, жаровыносливые зукариоты, жаровыносливые прокариоты.

## ЛИТЕРАТУРА

- Александров В.Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975г. 328 с.
- Вознесенский В. Л., Рейнус Р. М. Температура ассимилирующих органов пустынных растений // Бот. журн., 1977; т. 62. № 6
- Горышина Т. К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л., Изд-во Ленингр. ун-та. 1969
- Горышина Т.Н. Экология растений уч. Пособие для ВУЗов, Москва, В. школа, 1979г. 63-102с.
- Культиасов И.М. Экология растений М.: Изд-во московского ун-та, 1982 33-89с.
- Лархер В. Экология растений М.: Мир 1978 г. 283-324с.
- Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений М.:Изд-во АН-СССР.-1952 т. 1-2
- Полевой В.В. Физиология растений 1978г. 414-424с.
- Селянинов Г. Т. К методике сельскохозяйственной климатологии. Труды по с.-х. метеорологии, 1930, т. 22
- Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. Л., Изд-во АН СССР, 1963
- Туманов И. И. Причины гибели растений в холодное время года и меры её предупреждения. М., Знание, 1955