ТЕПЛО
КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

План

1. Тепловой режим местообитаний
2. Температура растений
3. Влияние температуры на рост и развитие растений
4. Действие экстремальных температур на растения
5. Термопериодизм и фенологические особенности действия теплового фактора

1. Тепловой режим местообитаний

Растения — пойкилотермные организмы

минимумы 5 — 15°С, оптимумы —15 — 30 °С, максимумы — 37 — 50 °С.

у побегов опунции (Opuntia) зарегистрирована температура 65 °С, в Якутии при температуре до -68 °С существуют леса, а некоторые покоящиеся споры и семена переносят температуру кипения воды и близкую к абсолютному нулю.

тепло влияет на фотосинтез, дыхание, транспирацию, прорастание семян, рост побегов, цветение и др.

Разные виды нуждаются в тепле неодинаково, разнообразие тепловых преференций определяет границы ареалов

Источники тепла:

- солнечная радиация,
- отдача тепла земной поверхностью (в зависимости от влажности изменяется – потери на испарение).

Влияние рельефа на теплообеспеченность местообитаний.

По количеству тепла отличаются:

- местообитания в зависимости от географической широты и высоты над уровнем моря,
- склоны разной экспозиции и разной крутизны
- разные формы рельефа,
- сезоны и др.

В Северном полушарии южные склоны, на которые солнечные лучи падают под большим углом, нагреваются больше и при этом менее увлажнены; их растительность имеет более южный, ксерофитный. Северные склоны более влажны на них создаются условия, характерные для более северных зон.

В пределах лесной зоны на склонах южных экспозиций встречаются степные растения, а в степной зоне на склонах северной экспозиции растут леса.

глубина промерзания и скорость оттаивания почвы
зависят от снежного покрова и характера субстрата.
вечнозеленые виды чаще растут на каменистых осыпях и песках.

На теплообмен почвы и прилегающего воздуха сильно влияет ее цвет. Светлые почвы отражают много тепла, а темные поглощают его почти полностью.
теплообмен можно изменить применением органических удобрений.

Колебания температуры почвы зависят от ее состава и ослабляются с глубиной

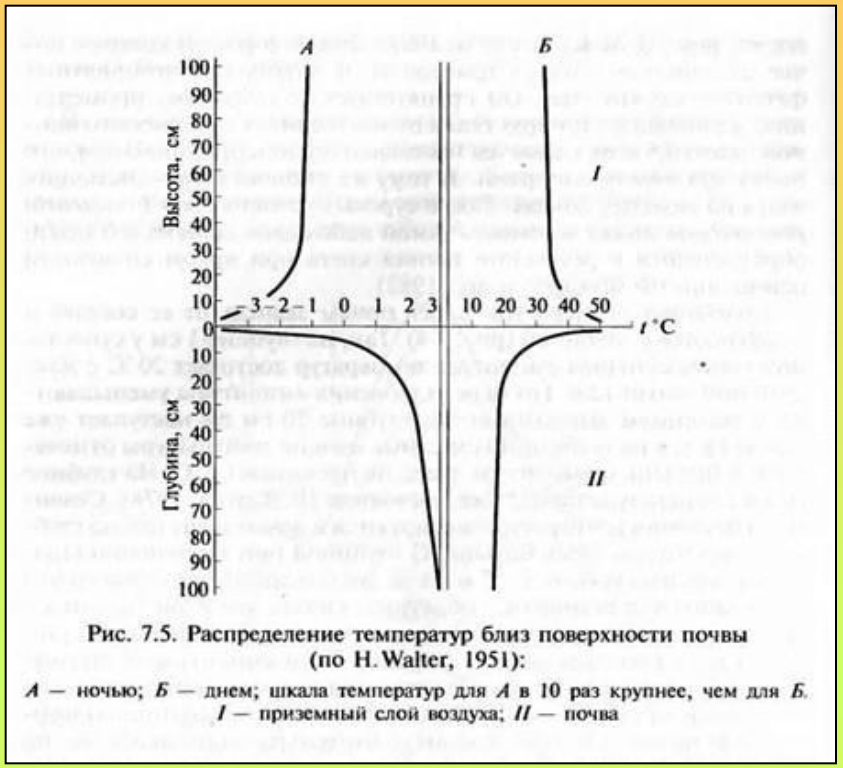


Рис. 7.5. Распределение температур близ поверхности почвы (по H. Walter, 1951):
А — ночью; *Б* — днем; шкала температур для *А* в 10 раз крупнее, чем для *Б*. *I* — приземный слой воздуха; *II* — почва

из-за низкой температуры наблюдается «физиологическая засуха» почв, т.е. нарушение поглощения элементов минерального питания (меняется вязкость воды, снижается доступность биогенов, в частности, азота)

Рис. 7.6. Влияние температуры и влажности почвы на интенсивность нетто-минерализации в лесной почве (по В. Лархеру, 1978):
А — аммонификация; *Б* — нитрификация; цифры — характеристика влажности почвы

Тепловой режим растительного покрова

На тепловой режим растительного покрова влияет:

- уровень поступления, потребления и излучения энергии,
- параметры теплообмена.

Между растениями и средой температура выравнивается благодаря теплопроводности, конвекции, испарению и конденсации водяного пара.

Теплообмен с окружающим воздухом путем конвекции тем эффективнее, чем мельче листья, сложнее их контур и больше скорость ветра.

Если растения транспирируют, то происходит их охлаждение, а если на листьях конденсируется роса или иней, — то потепление.

В травяных фитоценозах формируется особый фитоклимат, зависящий от сомкнутости и высоты надземных органов.

стабилизируя температуру припочвенного воздуха, заросли иван-чая (Chamaenerion angustifolium) благоприятствуют развитию проростков деревьев на гарях.

В лесу до 80 % солнечной радиации перехватывают кроны деревьев, поэтому под ними складывается особый микроклимат. Вблизи почвы температура воздуха обычно остается постоянно невысокой. Лес значительно снижает суточные колебания температур (зависят от сомкнутости крон).

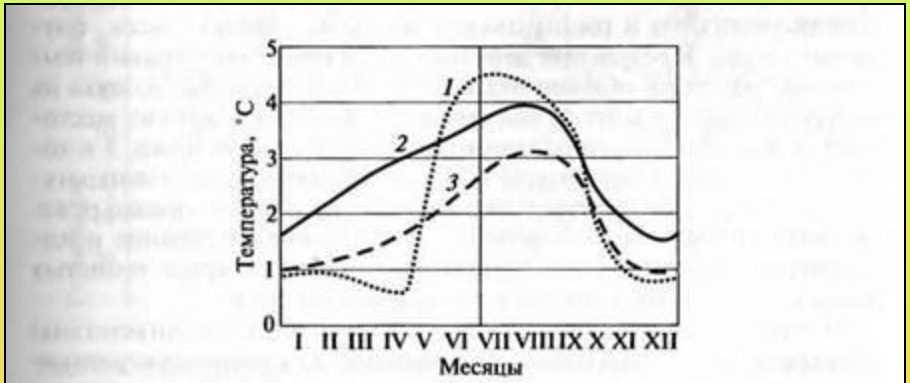


Рис. 7.8. Снижение суточных колебаний температур в лесных насаждениях по сравнению с открытой местностью (по И. М. Культиасову, 1982):
1 — буковый лес; *2* — еловый лес; *3* — сосновый лес

2. Температура растений

В результате разных причин температура растений может значительно отличаться от температуры воздуха.

Температура растения определяется соотношением поглощения и отдачи им энергии, а эти величины зависят от многих свойств среды (приход радиации, температура воздуха, ветер) и самих растений (величина и расположение листьев, окраска, блеск, опушение и т.д.).

В жарких местообитаниях температура надземных частей растений ниже, а в холодных — выше температуры воздуха.

Группы растений по соответствию температуры их и воздуха местообитаний:

1) супратемпературные виды с температурой выше температуры окружающего воздуха;

2) субтемпературные растения с температурой ниже температуры воздуха;

3) растения с температурой, очень близкой к температуре среды.

СУПРАТЕМПЕРАТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ

встречаются в разных условиях. При сильной инсоляции отдача тепла путем конвекции и транспирации часто оказывается недостаточной, чтобы уравнять температуру побега с температурой воздуха, и листья нагреваются на 10—15 °С выше температуры окружающей среды.

У массивных органов с плохим теплообменом (листья и стебли суккулентов, плоды и стволы деревьев) разность температур с воздухом может достигать 20 °С. Сильно прогреваются слабоиспаряющие мясистые стебли кактусов и утолщенные листья толстянковых..

Сильно нагревается поверхность стволов одиночно стоящих деревьев.

В жаркие дни темные стволы ели (Picea) нагреваются до 55 °С

Многократно показано существенное нагревание органов арктических растений.

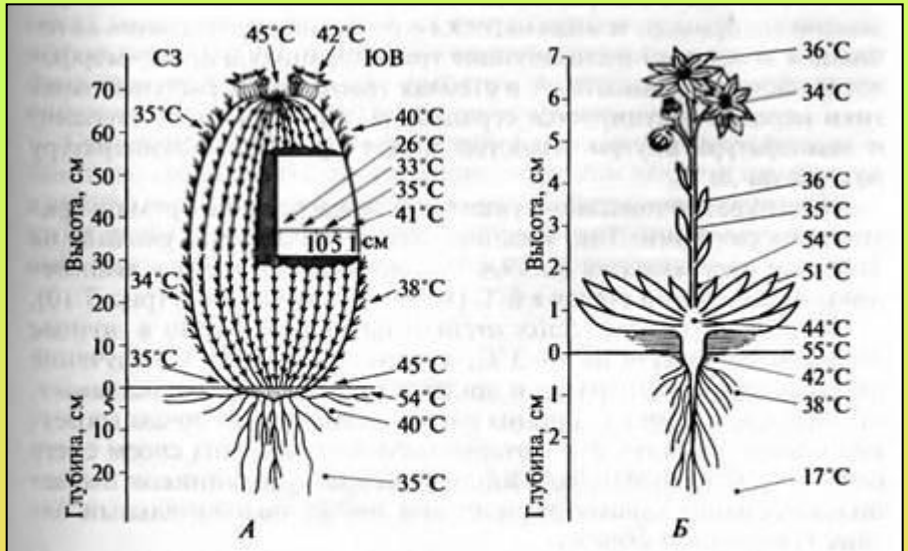


Рис. 7.9. Температурный профиль суккулентов при сильной инсоляции и отсутствии ветра (по В.Лархеру, 1978):

А — кактус (*Ferocactus wislizenii*) на высоте 900 м в Аризоне (температура воздуха 32 °С); *Б* — молодило (*Sempervivum montanum*) на высоте 2 200 м в Альпах (температура воздуха 22 °С)

СУБТЕМПЕРАТУРНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ

отмечаются в сильно освещенных и прогретых местообитаниях (степи, пустыни) у видов с редуцированной листовой поверхностью и усиленной транспирацией (эффект «гидротерморегуляции»).

У интенсивно транспирирующих видов снижение температуры листьев достигает 15°.

Максимальная разница (8,1 °С) отмечена у туркестанского ревеня (Rheum turkestanicurri). Интересно, что у пустынных деревьев и кустарников с редуцированными листьями (саксаулы — Haloxylon, песчаная акация — Ammodendrori) утром температура ассимилирующих органов обычно выше (на 1,6 °С) окружающей температуры, но когда температура воздуха становится выше 25 °С, температура растений опускается ниже нее.

3. Влияние температуры на рост и развитие растений

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ РОСТА РАСТЕНИЙ.

Рост растений во многом зависит от температурных условий.

Чем выше температуры естественных местообитаний, тем выше лежат и кардинальные точки температурной кривой роста.

рост побегов большинства растений умеренной зоны начинается при температуре на несколько градусов выше 0°С, а у тропических растений — только при 12 —15 °С.

В районах с низкими температурами, лимитирующими жизнедеятельность, уже небольшое их повышение сильно сказывается на росте.

арктические и высокогорные растения быстро растут уже при температурах, близких к О °С.

У разных географических групп видов отличаются оптимальные температуры для процессов роста.

Для роста побегов растений умеренной зоны наиболее благоприятны температуры от 15 до 25 °С, а для растений тропиков и субтропиков — от 30 до 40 °С.

Но: многие арктические и северные морские растения живут в местообитаниях с температурами чуть выше О °С, а водоросли горячих источников всю жизнь могут существовать при температурах выше 60 °С.

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ПАРАМЕТРЫ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ

Образование и функционирование генеративных органов, созревание зачатков, прорастание требует больше тепла, чем для роста вегетативных органов. Поэтому в местообитаниях с коротким и прохладным вегетационным периодом распространены виды, способные к эффективному вегетативному размножению.

Озимые, однолетние и двулетние растения для нормального цветения нуждаются в холодовом воздействии.

Цветы персика готовы к цветению, если несколько недель подвергались воздействию температур между -3 и +13 °C (лучше от 3 до 5 °C),

В суровых условиях многие виды плодоносят только в годы с особенно теплым вегетационным сезоном.

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ПАРАМЕТРЫ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

Температура определяет скорость прорастания и может снять состояние покоя.

Скорость прорастания семян увеличивается с повышением температуры.

Семена многих видов умеренных и холодных широт нуждаются в стратификации.

Без стратификации не могут прорасти семена некоторых осок, яблони, рябины, ряда видов клена. Для полного проращивания семян морошки необходимо воздействие на набухшие семена низких (около 5°C) температур в течение 9 мес.

Виды из областей с мягкой зимой используют долгий вегетационный период прорастая уже зимой при более низких температурах и в более узких температурных границах.

семена многих растений умеренной зоны прорастают при температуре около 8 °C.

Для прорастания семян ряд растений нуждается в повышенных температурах.

семена некоторых видов можно простимулировать к прорастанию кратким (менее 1 мин) воздействием высоких температур. Это характерно для вересковых, растущих в местообитаниях, подверженных частым пожарам, например для вереска обыкновенного и других пирофитов.

У некоторых видов прорастание семян стимулирует перепад температур.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ ПО ОТНОШЕНИЮ К ТЕПЛУ

теплолюбивые формы (термофильные, мегатермные) **-** обитают в тропиках и субтропиках, а в умеренных поясах — в сильно прогреваемых местообитаниях.

холодолюбивые (криофильные, микротермные) **-** живущие в полярных и высокогорных областях или занимающие холодные местообитания.

мезотермные растения

А. Декандоль (1874): 6 групп растений, связанных с климатическими поясами.

0- **мегистотермы**, нуждающиеся в среднегодовой температуре выше 30 °С (растения каменноугольного периода, вымершие при похолодании климата).

1 - **мегатермы**, которым необходимы высокая температура и постоянная влажность (растения тропиков и субтропиков)

2 - **ксеротермы**, приспособленные к климату сухих субтропиков с высокими температурами и сухим периодом в течение нескольких месяцев.

3 - **мезотермы**. - растения умеренно теплого климата с холодным периодом, который не прерывает вегетацию (например, средиземноморские).

4 - **микротермы**, главным образом растения умеренной зоны, приспособленные к прохладному лету и продолжительной морозной зиме.

5 - **гекистотермы** — растения полярного пояса и высокогорий, существующие в условиях минимального тепла и короткого вегетационного периода.

Современная шкала экологических групп растений по отношению к теплу (Г. Элленберг).

Т-1 — крайне морозостойкие виды;
Т-2 — холодостойкие растения, редко выходящие за северную границу леса;
Т-3 — среднехолодостойкие, в основном виды смешанных лесов;
Т-4 — теплолюбивые растения южных склонов и «теплых» почв;
Т-5 — очень теплолюбивые виды, крайне чувствительные к морозу;
Т-0 — растения безразличные к теплу, имеющие широкую амплитуду приспособленности к нему.

4. Действие экстремальных температур на растения

Высшие наземные растения более эвритермны, чем водные (5 - 55 °С), продуктивность не выходит за пределы 40 °С.
Среди водных растений немало стенотермов; иногда становятся экстремофилами.
зеленые и диатомовые водоросли полярных и высокогорных снегов и льдов растут только вблизи точки замерзания. Так, Chlamydomonas nivalis, живущая в оснеженных высокогорьях, существует в интервале от -5 до 5 °С и имеет температурный оптимум около 0 — 1 °С. А фототрофная цианобактерия Oscillatoria, живущая на о. Ява в воде с температурой 64°С, погибает при 68°С уже через 5-10 мин.

Температурные границы жизни — самые низкие и самые высокие температуры, которые выдерживает данное растение.
латентные границы - жизненные процессы снижаются до минимального уровня, однако этот процесс обратим
летальные границы - необратимые повреждения, растение погибает.
Большинство цветковых растений гибнет при 45 — 50 °С, но растения скал выдерживают нагревание выше 60 °С. А пустынный лишайник манна (Lecanora esculenta) в сухом виде нагревается без повреждения и выше 70 °С.

Наиболее термостойки цианобактерии и водоросли
Synechococcus живет в горячих гейзерах при температурах 45-82 °С (оптимум 70 °С).
Снежные водоросли – около 100 видов. -34...-36 (Sphaerella nivalis, Chlamydomonas nivalis) до -40..-60°С (Pediastrum borianum, Phormidiumflaccidum).

ТЕРМОСТРЕСС И ТЕРМОНАРУШЕНИЯ КЛЕТОК РАСТЕНИЙ

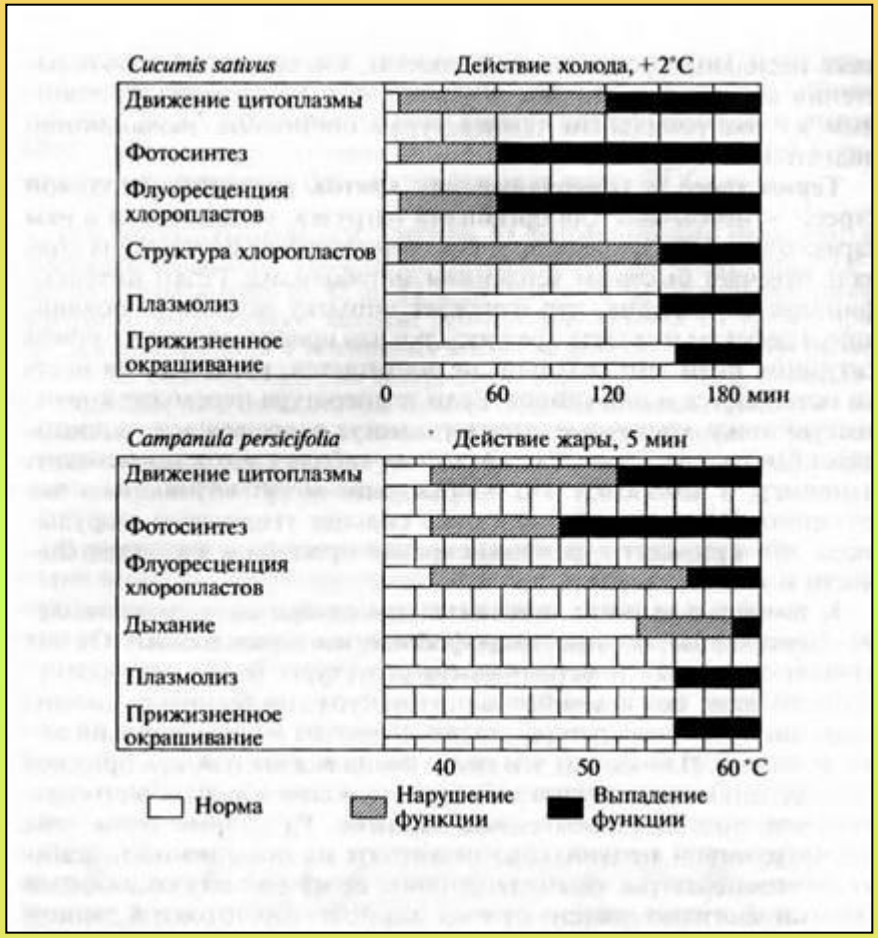
Тепловой стресс — необычная нагрузка, вызывающая в растении характерную общую реакцию:

Цитоплазма сначала отвечает быстрым усилением метаболизма (резкое усиление дыхания)

Если температура переходит критическую точку, клеточные структуры могут повреждаться, и протопласт быстро отмирает.

К температуре очень чувствительны слабые связи макромолекул (структуры белка, надмолекулярные связи его в мембранах, структура нуклеиновых кислот).

Различные жизненные процессы растений неодинаково чувствительны к неоптимальной температуре.



ДЕЙСТВИЕ НА РАСТЕНИЯ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР

Различают действие холода (низкой положительной температуры) и мороза (отрицательных температур).

Холод

- тормозит основные физиологические процессы (фотосинтез, транспирацию, водообмен и т.д.),
- снижает энергетическую эффективность дыхания
- изменяет функциональную активность мембран
- листья теряют тургор и меняют окраску из-за разрушения хлорофилла
- резко возрастает количество эндогенных токсикантов

Мороз

- разрыв сосудов
- обезвоживание, льдообразование,
- повышенные кислотность и концентрация клеточного сока
- дезорганизация обмена белков и нуклеиновых кислот
- нарушение проницаемости мембран и прекращением тока ассимилятов.
- накопление ядов
- нарушение структуры мембран и цитоплазмы.

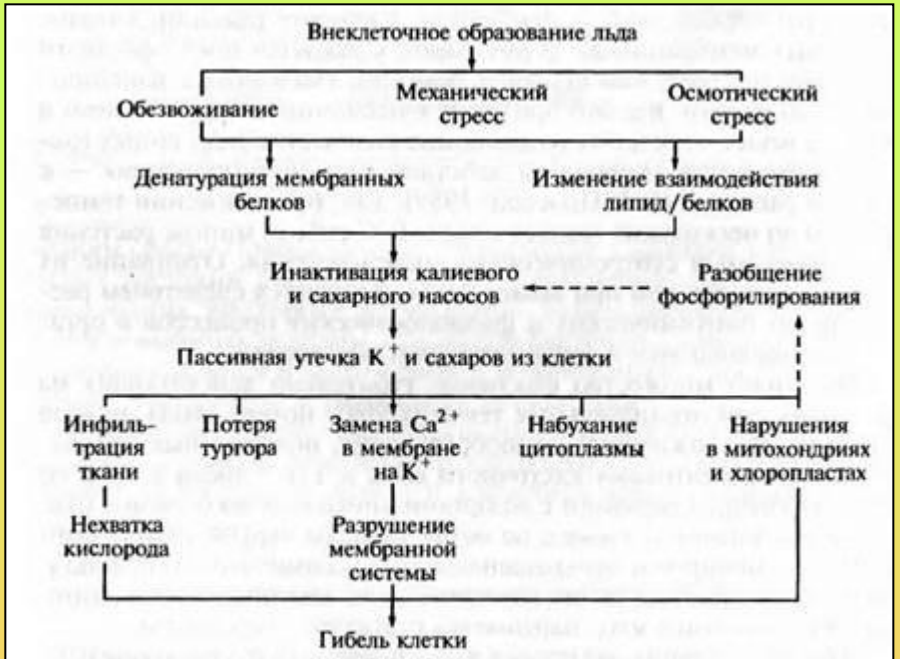


Рис. 7.17. Схема повреждений клетки, вызванных внеклеточным льдообразованием и оттаиванием (по Дж. П. Палту, П. Х. Ли, 1983)

ФОРМООБРАЗУЮЩЕЕ ДЕЙСТВИЕ ХОЛОДА

Морфолого-анатомические признаки, свойственные арктическим и альпийским видам (карликовость, мелколистность, подушковидность, стланиковость и др.), способствуют перенесению резких колебаний температур.

Карликовость

Например ивы: полярная — Salix polaris, арктическая — S. arctica, травяная — S. herbacea). Эти растения часто имеют высоту не более нескольких сантиметров, сближенные междоузлия, мелкие листья. Рост в толщину их гоже незначителен (например, у можжевельника — Juniperus толщиной 8 см было насчитано 544 годичных кольца).

Высота карликовых растений часто соответствует глубине снежного покрова. Карликовость также регулируется торможением фотосинтеза, бедностью почв.

Стелющиеся формы

Результат перехода к горизонтальному росту.

у сосен (кедровый стланик — Pinus pumila), можжевельников, рябины и др.

Ветви не поднимаются выше снежного покрова, иногда это результат отмирания ствола и разрастания нижних ветвей или рост лежащего дерева с укоренившимся во многих местах стволом.

Подушковидные формы

Образуются в результате усиленного ветвления и замедленного роста побегов. Благодаря компактности успешно противостоят холодным ветрам.

СТИМУЛИРУЮЩЕЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТЕНИЯ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР

Холод оказывает стимулирующее влияние на развитие растений, переход их к росту и репродукции:

- инициирует сезонные изменения ультраструктуры клеток апикальной меристемы почек
- условие развития уже сформированных многолетних органов.
- пусковой фактор обновления фотосинтетического аппарата.
- осеннее похолодание стимулирует деление хлоропластов
- переход к цветению у некоторых видов
- стратификация семян

ДЕЙСТВИЕ НА РАСТЕНИЯ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР

Реакция растений на высокую температуру тесно связана с состоянием их обводненности и включает изменение обменных процессов.

- водный дефицит
- гибель из-за повреждения мембран, инактивации и денатурации белков
- падение активности биосинтеза и усиление гидролиза
- витамины, аминокислоты, гормоны быстро разрушаются или не образуются в нужном количестве
- нарушение баланса ассимиляции и усиление дыхания при снижении фотосинтеза

Большинство растений повреждается температурами немного выше 30 °C,

Растения получают тепловые повреждения и при пожарах. Кроме обычных ожогов, огонь может затронуть корневую шейку и вызвать отмирание поверхностных корней из-за перегрева почвы.

ТЕРМОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

Термостойкость - способность организма переносить жару или холод без необратимого повреждения.

Составляющие:

1. ***выносливость*** (или толерантность) — способность цитоплазмы переносить экстремальные температуры в силу собственных физико-химических свойств.
2. ***избегание*** — комплекс имеющихся у растения защитных приспособлений, которые снижают вредное действие фактора, замедляют или предотвращают развитие повреждений.

Растения с развитыми механизмами избегания перегрева или холода обычно менее выносливы к морозу и жаре по сравнению с видами, не имеющими этих приспособлений.

Термостойкость изменяется в онтогенезе. Проростки и весенние побеги не способны закаливаться и потому чувствительны к неоптимальным температурам.

Длительное и регулярное воздействие неблагоприятных температур растения выдерживают только тогда, когда к ним устойчива сама цитоплазма. Это связано с синтезом белка и ряда протекторных веществ и обусловлено генетически.

Для многих холодостойких организмов характерна адаптация фотосинтеза к низким температурам: изменение липидного состава хлоропластов и рост термоустойчивости ферментов. Усиление фотосинтеза способствует синтезу защитных веществ.

На организменном уровне защита проявляется в опадении или недоразвитии ряда плодоэлементов и в ускоренном старении нижних листьев.

На популяционном уровне термозащита реализуется в выживаемости особей с более широкой нормой реакции на экстремальный фактор.

Органы и ткани растений отличаются по термостойкости.

у кукурузы и гречихи от холода быстрее всего отмирают стебли, у риса - листья, у арахиса – корни

Очень чувствительна меристема конуса нарастания, поэтому большое значение имеет защита почек. Среди тканей наиболее устойчив камбий.

Довольно чувствительны к холоду и жаре подземные органы многих растений; у древесных форм решающее значение для выживания имеет устойчивость корневой шейки.

ГРУППЫ РАСТЕНИЙ ПО СТОЙКОСТИ К ОХЛАЖДЕНИЮ

Мера устойчивости - летальная температура, при которой погибает половина взятых растений.

Группы растений в зависимости от степени и характера стойкости к охлаждению:

Нехолодостойкие (теплолюбивые) - серьезно повреждаются уже при температурах выше точки замерзания; погибают при положительных температурах ниже 10 °С.

водоросли теплых вод, многие тропические и субтропические виды, в т.ч. культурные растения — выходцы из тропиков: рис, хлопчатник, фасоль, арбуз, дыня, огурцы.

Холодостойкие, но неморозостойкие (***умеренно теплолюбивые***) растения погибают при образовании в тканях льда. Повреждаются, но не погибают при кратковременных легких заморозках (до -3°), и понижение температуры ниже 5° переносят без значительных повреждений.

томаты, картофель, гречиха, кукуруза и др.; глубоководные водоросли холодных морей и некоторые пресноводные виды, растения умеренно теплых районов, ряд тропических и субтропических древесных пород.

Морозостойкие (льдоустойчивые) - в холодное время года переносят внеклеточное замерзание воды и связанное с ним обезвоживание. Они выдерживают заморозки до -8...-10°С.

конопля, горчица, овес, горох, подсолнечник, свекла, капуста; некоторые наемные и пресноводные водоросли, водоросли приливной зоны, многолетние наземные сосудистые растения холодных областей и все мхи.

ГРУППЫ РАСТЕНИЙ ПО ЖАРОСТОЙКОСТИ

Жароустойчивость характеризуют переносимостью некоторых температур при их получасовом воздействии.

Нежаростойкие виды повреждаются уже при 30—40 °С.

водоросли и подводные листостебельные растения, лишайники в набухшем состоянии и большинство нежестколистных сосудистых растений

Жаровыносливые — эукариотические организмы солнечных и сухих местообитаний, как правило, с высокой способностью к закаливанию. Они переносят получасовое нагревание до 50—60 °С.

эпилитные лишайники

Жаростойкие — термофильные прокариоты + цианобактерии. Обладают устойчивыми нуклеиновыми кислотами и белками; некоторые переносят температуры >80 °С.

ЗАКАЛИВАНИЕ РАСТЕНИЙ

Закаливание — временная адаптация цитоплазмы, определяющая меру ее устойчивости к последующим низкотемпературным воздействиям

Формирование морозостойкости растений

Морозоустойчивость повышают факторы, увеличивающие способность цитоплазмы не терять жизненных свойств при обезвоживании и механических повреждениях.
Чем ниже температуры закаливания, тем сильнее морозостойкость.

этапы закаливания растений

1 - на свету при низких положительных температурах**,**
образуются необходимые для перестройки клетки макроэргические соединения - криопротекторы (сахара, белки, нуклеиновые кислоты, липиды, гемицеллюлозы и др.) - связывают воду, и тормозят рост кристаллов льда.
2 - при медленном охлаждении при отрицательных температурах.
под действием отрицательных температур лед образуется в межклетниках. Заканчивается закаливание при продолжительном замораживании или температурах от 10 до 30 С и ниже. При этом замерзшие органы не погибают при температурах ниже -40 °С и после оттаивания фотосинтез и дыхание у них полностью восстанавливаются.

Тепловая закалка и тепловая настройка растений

Водоросли отличаются динамичной теплоустойчивостью; максимальна - в конце лета. Идет очень быстро, называется ***тепловая настройка*****.**
У сосудистых растений теплоустойчивость стабильна, если температура близка к оптимуму, но повышается при кратковременном действии высоких температур (***тепловая закалка*****).**

5. Термопериодизм и фенологические особенности действия теплового фактора

ТЕРМОПЕРИОДИЗМ

Термопериодизм - реакция растений на смену повышенных и пониженных температур, выражающаяся в изменении процессов роста и развития.
Чередование высоких и низких температур регулирует «внутренние часы» растений.
Чем ближе к полюсу, тем ярче выражена термопериодическая приспособленность растений, тем большие колебания температур становятся потребностью для многих видов.
термопериодизм ***суточный* и *сезонный*.**
Томаты быстрее и лучше цветут, завязывают более крупные плоды, если дневная температура 26,5 сменяется ночной около 17-20°С.
Относительно низкие ночные температуры ускоряют рост боковых побегов и корневой системы томатов, повышают урожай клубней картофеля
Но: сахарный тростник и арахис хорошо растут без суточного изменения температуры.

фенологические особенности действия теплового фактора
Смена времен года вызывает у растений закономерное чередование периодов активного функционирования и покоя (даже в тропиках).
Растения умеренных широт для нормального развития нуждаются в пониженных осенних температурах. Продолжительность действия холода должна быть в среднем не менее трех месяцев, а температура при этом не выше 3 — 5 °С.
Внутрисезонные колебания температуры могут разбалансировать ход развития растений. Так, чередование морозов и оттепелей может снять морозостойкость.

Длительность вегетационного периода и ритм вегетации

Для развития растений большое значение имеет длительность вегетационного периода. Для умеренных широт вегетационным периодом обычно считают отрезок времени, когда ежедневные средние температуры превышают 10°С.
Наступление любой фазы развития растений связано с переходом, когда температура воздуха и почвы не опускается регулярно ниже определенного значения.
Для большинства древесных пород температурный порог раскрывания почек находится в пределах 5— 10 °С, а весенние лесные эфемероиды зацветают при прогреве почвы до 2 —6°С.

В северном полушарии наступление у вида одной фенофазы при движении на север в среднем запаздывает на 4 дня на каждый градус широты (примерно на 111 км).
Во второй половине вегетационного периода для наступления фенофаз уже более важны фотопериод и суммы температур.
На сезонные изменения растений влияют и эндогенные факторы
в тропиках у яблони сохраняется листопадность.

Продолжительность фенофаз зависит от современных условий произрастания и происхождения растений.

Феноритмотип - цикл сезонного развитии, т.е. сроки начала и конца вегетации, длительность вегетационного периода, периодичность развития листьев, зимнее состояние, время цветения.
В разных районах один вид может иметь разный феноритмотип.
в западноевропейских лесах ясменник пахучий вечнозеленый, а в восточноевропейских дубравах — весенне-летне-осеннезеленые.