



ТЕОРІЯ, МЕТОДИ І ПРАКТИЧНІ АСПЕКТИ ІНТРОДУКЦІЇ РОСЛИН

УДК 581.95:581.52:581.14

П.Е. БУЛАХ

Национальный ботанический сад им.Н.Н. Гришко НАН Украины
Украина, 01014 г. Киев, ул. Тимирязевская, 1

ПОНЯТИЕ "ЖИЗНЕННОСТЬ" В ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ОРГАНИЗМОВ

Рассмотрено понятие "жизненность" в интродукции растений. На разных иерархических уровнях проанализированы её критерии. Приведены многочисленные примеры интенсификации жизненных процессов у растений в условиях культуры. Обсуждены механизмы обеспечения устойчивости организмов и роль энергетических показателей в оценке их функционального состояния.

При подведении итогов интродукции растений одной из важнейших задач является оценка устойчивости организмов к действию совокупности новых внешних факторов среды. Проблема устойчивости рассматривается на разных иерархических уровнях, имеет общебиологический характер и в интродукции растений является приоритетным направлением [34]. С позиций системного анализа освещены теоретические аспекты устойчивости интродуцированных растений, изложены методические принципы её определения [9]. Одним из важнейших вопросов изучения зависимости устойчивости растений от действия наиболее существенных в условиях культуры факторов является выбор критерия (критериев) устойчивости. В практике интродукционных исследований для характеристики устойчивости растений

используются самые разнообразные показатели их жизнеспособности. В связи с этим рассмотрим понятие "жизненность" ("жизненное состояние"), которое давно утвердилось в ботанической литературе и, в частности, в интродукции растений. Например, В.П. Малеев [23], оценивая результаты интродукционного эксперимента, предпочтение отдаёт критерию жизненности организмов. Подводя итоги интродукции однолетних растений на Полярный Север, Г.Н. Андреев [2] принимает во внимание "уровни жизненности". Показатели жизненного состояния при оценке интродукционной способности редких и исчезающих видов используют В.Г. Собко и Н.Б. Гапоненко [33].

Жизненность — одно из важных свойств растений, характеризующее интенсивность проявления жизненных процессов: роста, развития, размножения, устойчивости к неблагоприятным условиям и болезням. Вмес-

© П.Е. БУЛАХ, 2001

те с тем, дифференциация растений по жизненному состоянию рассматривается как одна из форм проявления фундаментального свойства живой материи — разнообразия. Основы учения о жизненном состоянии видов в фитоценозах разработаны Т.А. Работновым, А.А. Урановым, Ю.А. Злобиным и их многочисленными учениками. В свете представлений школы А.А. Уранова жизненное состояние вида характеризуется качественными показателями развития и количественными показателями роста (мощности) как на уровне особей, так и на уровне фитопопуляций. Показатели развития, роста и их взаимосвязи принято рассматривать на уровне особей, фитопопуляций и фитоценоза [22]. По нашему мнению, понятие "жизненность" можно применять для четырёх уровней организации живой материи: организменного, популяционного, фитоценотического и видового. Если характеристике жизненности популяций уделялось значительное внимание, то применительно к особям растений и фитоценозам эти вопросы остаются мало разработанными.

На всех иерархических уровнях жизненность является показателем устойчивости растений и характеризует их энергетическое состояние. При этом критерии жизнеспособности на разных уровнях организации принципиально различаются, жизненное состояние особи и популяции не может оцениваться по одной универсальной шкале. Типичной методической ошибкой является предположение о том, что все особи одного вида в данном фитоценозе являются однородными и только разные виды растений отличаются уровнем жизненности. Ю.А. Злобиным [19] проведен анализ системы критериев оценки жизнеспособности растений на трёх уровнях организации — организменном, ценопопуляционном и видовом.

Различия особей по уровню жизненности проявляются в различной мощности развития вегетативных и генеративных органов и

степени приспособления к среде обитания. В фазу активного роста жизненность особей характеризуется признаками, отражающими рост особи (прирост или изменение биомассы за единицу времени) или развитие фотосинтезирующей поверхности (площадь листовой поверхности). В генеративный период важнейшим показателем жизненности особи является репродуктивное усилие (оценка удельного веса генеративных органов от общего веса особи). Высокое жизненное состояние особей обычно ассоциируется с повышенной продуктивностью, большей устойчивостью к внешним воздействиям и высокой способностью к эффективному размножению [18, 19].

А.А. Уранов [36] качественным показателем этапа развития особи считает её возрастное состояние, а к количественным показателям роста особей относит такие параметры: высота (побегов, стволов), диаметр (стволов, дерновин), проективное покрытие, суммарная листовая поверхность, биомасса и др. Впоследствии морфологические и вещественно-энергетические параметры мощности особей были дополнены ценоценоческими, роль которых играют параметры фитогенного поля особи.

Жизнеспособность ценопопуляций характеризуется уровнем их генетического полиморфизма, возрастным спектром особей в популяции и спектром жизненного состояния особей. Это же относится и к интродукционным популяциям, формирующимся в условиях культуры в течение ряда поколений в результате совместного действия естественного и искусственного отборов. Их создание в ботанических садах в настоящее время рассматривается как один из эффективных методов сохранения биологического разнообразия видов природных флор [24, 31]. Существующие методы оценки жизненного состояния природных популяций вполне приемлемы и для интродукционных популяций. А.А. Урановым [35, 36] предлага-



ется глубоко продуманная система морфологических, вещественно-энергетических и ценологических (фитогенное поле) параметров фитопопуляций, анализируются взаимосвязи между ними. Значительный интерес представляет разработанный им сравнительный метод оценки жизнеспособности популяций [35]. Преломляя его в плоскость интродукционных исследований, необходимо осуществить следующие действия: 1) интродукционные популяции, сформировавшиеся в искусственном фитоценозе, располагаются в ряд по возрастанию численности взрослых особей; 2) выделяется та популяция, которая имеет наивысшую долю генеративных особей и наименьшую — имматурных; 3) вычисляется жизнеспособность каждой популяции в отдельности как отношение разности численности данной популяции и максимальной численности к максимальной численности, зарегистрированной в ряду популяций, слагающих искусственный фитоценоз. Результатом этих вычислений является индекс жизнеспособности популяций. Этот количественный метод достаточно информативен, но в практике интродукционных исследований распространения не получил. Вероятно, это вызвано тем, что он не позволяет оценить жизненность отдельно взятой интродукционной популяции без сопоставления её с другими.

Чаще всего в интродукции растений жизненность популяций определяют по соотношению ювенильных, прематурных, вегетативных, генеративных и сенильных групп особей популяции. В зависимости от этого выделяются инвазионные, нормальные и регрессивные интродукционные популяции. В методическом отношении это аналог ценопопуляционных исследований школы Т.А. Работнова [26, 27]. На примере эфемероидных растений ботанико-географических участков "Средняя Азия и Казахстан", "Кавказ" и "Карпаты" отдела природной флоры Национального ботанического сада им. Н.Н. Гриш-

ко НАН Украины (*Allium altissimum* Regel, *A. caeruleum* Pall., *A. caesium* Schrenk, *A. christophii* Trautv., *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don fil., *A. suworowii* Regel, *A. ursinum* L., *A. victorialis* L., *Korolkowia sewerzowii* (Regel) Regel) подтвердился вывод о том, что эколого-фитоценологический оптимум вида наблюдается в случаях, когда популяция характеризуется максимальным количеством генеративных особей и минимальным количеством имматурных (или ювенильных и имматурных особей вместе взятых). Это положение распространяется на очень широкий круг растений независимо от их эколого-биологической природы.

Выделение возрастных групп особей в интродукционных популяциях предполагает внимательное исследование морфологических признаков, на основании которых они дифференцируются. От этого в конечном итоге зависит оценка жизненного состояния популяций. В связи с этим обращаем внимание на существование квазисенильных особей в популяциях. В настоящее время сложились чёткие представления о природе и роли явления квазисенильности как в природных фитоценозах [32], так и в интродукционных популяциях [10]. В контексте обсуждаемой проблемы отметим, что морфологическая имитация сенильности, возникающая у растений в фитоценологических неблагоприятных условиях (квазисенильность), является распространённым явлением и достаточно часто проявляется в интродукционных популяциях. Игнорирование этого явления при выделении возрастных групп приводит к неоправданному завышению доли сенильных особей в популяции, что, в свою очередь, сказывается на оценке жизненного состояния интродукционных популяций. Учёт суммы сенильных и квазисенильных особей в популяции приводит к искажению формы возрастного спектра, к несоответствию возрастной структуры популяции её жизненности. В связи с этим ак-

туальным является поиск методов дифференциации сенильных и квазисенильных особей [10].

В литературе упоминаются достаточно разнообразные и многочисленные критерии жизненного состояния популяций. Популяции — это сложные комплексы, характеризующиеся большим числом признаков. Но, как справедливо отмечает Ю.А. Злобин [19], многие из них носят вторичный характер и отражают жизнеспособность популяций лишь косвенно.

Основные критерии жизненного состояния особей и популяций (показатели роста и развития) могут быть рассмотрены и на *фитоценоцическом уровне*. Например, возрастность фитоценоза оценивается средне-взвешенной возрастностью доминирующих фитопопуляций [35, 36]. По аналогии с популяциями можно различать молодые, зрелые, стареющие и регрессивные фитоценозы. Такой подход очень перспективен при моделировании культурфитоценозов и давно практикуется в лесоводстве. Мощность фитоценоза может характеризоваться такими параметрами, как бонитет, численность (плотность), покрытие (полнота, сомкнутость крон), биомасса (продуктивность), фитогенное поле (ценоцический режим замкнутости, фитоценоцический барьер) [22].

На *видовом уровне*, вероятно, невозможно использовать простые и однозначные критерии оценки жизнеспособности растений. В данном случае перспективен эволюционный подход. Жизнеспособный вид может быть определен как вид эволюционирующий, т.е. меняющийся во времени. В связи с этим выразительность адаптационных и микроэволюционных процессов является важным показателем жизнеспособности вида. Различия в жизнеспособности видов проявляются в неодинаковой устойчивости их биогеоценоцической позиции [19].

Жизненное состояние растений на всех уровнях организации живой материи не яв-

ляется постоянной величиной, оно изменяется во времени и отражает в динамике устойчивость отдельных особей, популяций и видов.

Рассматривая отдельные проявления жизнеспособности растений на разных уровнях организации живой материи, мы отмечали, что это важнейшее свойство организмов отражает их *энергетическое состояние*. Уровень энергообмена является основой для перехода растений из одного возрастного состояния в другое [36]. Жизнеспособность растений обычно характеризуют как интенсивность проявления жизненных процессов, при этом используются понятия "мощность", "прирост", "степень развития фотосинтетической поверхности", "репродуктивное усилие" и др., т.е. предлагается целая система вещественно-энергетических параметров оценки устойчивости растений. В интродукции растений большинство адаптивных морфологических и феноритмических изменений организмов связано с ускорением и интенсификацией жизненных процессов [14]. Многие адаптивные изменения интродуцентов отражают основную тенденцию эволюционных преобразований в растительном мире — интенсификацию всех энергетических процессов, происходящих в растениях, и, в частности, процессов, связанных с морфогенезом [38].

Интенсификация жизненных процессов у травянистых многолетников природной флоры Средней Азии в условиях культуры проявляется в увеличении общих размеров растений, их вегетативных и генеративных органов, а также в тенденции к снижению апикального доминирования, в результате чего ускоряется процесс заложения и формирования пазушных и придаточных почек. Аналогичные процессы отмечены нами и у кустарниковых интродуцентов. На примере видов родов *Lonicera L.*, *Rosa L.* и *Berberis L.* зафиксировано усиление ветвления растений в условиях культуры, что, вероятно,



можно объяснить ослаблением апикального доминирования и повышением вследствие этого роли пазушных и придаточных почек. Интенсификация жизненных процессов проявляется также и в сокращении продолжительности отдельных возрастных периодов. Для многих интродуцированных видов рода *Allium* L. секции *Rhiziridium* характерно появление настоящего листа (одного или двух) уже на первом году жизни, на втором году полностью развиты вегетативные органы, а у некоторых (*A. schoenoprasum* L.) и генеративные, т.е. ускоряется прохождение начальных этапов онтогенеза. У видов секции *Molium* в условиях культуры ювенильный период сокращается до двух — четырёх лет [4, 11]. Данные о сокращении продолжительности ювенильного и виргинильного периодов в условиях культуры приводит Н.А. Аврорин [1]. Примером предельного сокращения возрастных периодов у интродуцентов является проявление у них неотении [14]. Ускорение темпов развития интродуцированных растений и сокращение продолжительности жизни особи в культуре отмечает Г.П. Семенова [30]. В условиях Киева сезонный цикл развития карпатских видов рода *Aconitum* L. протекает в более сжатые сроки [40].

Интенсификация жизненных процессов в условиях культуры наблюдается и в генеративной сфере, что в конечном итоге отражается на семенной продуктивности растений. Например, у видов рода *Allium* число семян на особь и на коробочку в большинстве случаев увеличивается по сравнению с природными условиями [4], а наблюдаемая нами вивипария отдельных видов (*A. scutellatum*) полностью или частично исключает фазы завязывания и созревания семян, что, в свою очередь, приводит к ускорению темпов онтогенеза. Наблюдаемое в редких случаях уменьшение семенной продуктивности растений в условиях культуры связано с тератологическими изменениями цветка [4].

Это явление, как правило, компенсируется усилением вегетативного размножения растений и увеличением количества листьев на особь.

Приведенные примеры, очевидно, свидетельствуют об интенсификации всех энергетических процессов у растений в связи с их интродукцией. Аналогичная закономерность проявляется и в процессе исторического развития растений. А.П. Хохряков [38] приводит многочисленные примеры интенсификации онтогенеза и различных обменных процессов у растений в филогенезе и считает это явление характерной чертой не только растительного, но и животного мира и биосферы в целом. Отражением этой закономерности является снижение уровня энтропии и повышение энергетической мощи организмов [28], совершенствование ферментных систем и ускорение обмена веществ [3], интенсификация биогенной миграции в биосфере [12]. Не останавливаясь на причинах этого явления, отметим, что интенсификация жизненных процессов в самых различных проявлениях свойственна широкому кругу явлений биологической эволюции, и частным его случаем (отражением в иных временных масштабах) является ускорение и интенсификация многих процессов у интродуцированных растений в онтогенезе в новых условиях существования.

Интенсификация различных сторон жизнедеятельности организмов, как правило, находит отражение в его энергетическом потенциале. В связи с этим обратим внимание на некоторые общие принципы оптимального функционирования живых организмов. Одним из наиболее испытанных и хорошо разработанных является принцип экономии энергии. Существует и достаточно обоснованный принцип максимума энтропии. Анализ этих принципов функционирования живых систем, их достоинств и недостатков изложен в информационно-энергетической теории интродукции растений [7]. Их реали-

зация в практике интродукционных исследований сдерживается существованием ряда факторов, основным из которых является ограничение на ресурсы. Можно найти много примеров, когда эти принципы нарушаются, и основные функции организма подчиняются другому, более мощному фактору [29]. Однако, признавая все ограничения, присущие этим энергетическим принципам и неуниверсальный характер их использования, нельзя не отметить их положительную роль в познании природы устойчивости живых организмов.

В поисках механизма поддержания устойчивого функционирования организмов (гомеостаза) представляется логичным предположить, что одним из наиболее чувствительных показателей их состояния по отношению к факторам среды является энергетический обмен. С.О. Гребинский [16, с. 187] указывал, что "достоверным показателем адаптации растений является сохранение способности с наименьшими затратами энергии синтезировать в неблагоприятных условиях основные компоненты плазмы, т.е. прежде всего белки и липоиды, в размерах, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность". Позднее Н.И. Калабухов [20] сформулировал представление об энергетическом балансе и высказал идею о том, что в основе всякой адаптации лежит экономия энергозатрат. Эту же мысль развивает и Дж. Ригель [28], отмечая, что "преуспевающими" всегда являются организмы, наиболее эффективно использующие источник внешней энергии, где расход энергии сведен до минимума. Иными словами, "преуспевающий" организм работает наиболее "экономно". Анализ современных представлений указывает на энергозависимую природу устойчивости растений к действию экстремальных факторов среды. С энергетической точки зрения, в условиях действия неблагоприятных факторов разной природы должны существенно возрасти каналы рас-

хода энергии, в частности, на репарацию повреждённых структур [39].

Принимая во внимание энергетические принципы оптимального функционирования организмов и современные представления об энергозависимой природе устойчивости, можно сформулировать следующее положение: показатели энергетического баланса организма, наиболее адекватно оценивающие его состояние, могут быть использованы в качестве критерия его устойчивости (критерия оптимального функционирования), причем наилучшему в данных условиях состоянию должен соответствовать минимум этого показателя.

В интродукции растений это положение, базирующееся на экстремальных принципах с заложенной в них идеей оптимальности, имеет большое значение. В оптимальных условиях наблюдается минимальный уровень энергетического обмена интродуцентов, свидетельствующий о наиболее сбалансированном состоянии метаболизма. Вероятно, термин "оптимизация" в интродукции растений только тогда приобретает научную строгость, когда используется как синоним понятий "энергетическая минимализация" и "максимализация энтропии". Использование идей оптимальности в решении проблем переселения растений позволяет понять многие факты и явления, не получившие объяснения в рамках существующих теорий. В связи с этим принцип оптимальности в его строгом понимании (утверждение о минимуме или максимуме функционала, или целевой функции) может явиться новой парадигмой в интродукции растений [8].

Возможно, что минимум энергетического обмена служит "метаболическим ориентиром", помогающим организму выбирать оптимальные условия существования [25]. Основной задачей интродуктора растений, видимо, будет поиск соответствия между энергетическим обменом растений и окружающей их средой. На этом принципе мо-



гут быть основаны моделирование искусственных ценозов в ботанических садах и дендропарках [6] и отдельные положения организации охраны редких и исчезающих растений [5].

Следует отметить, что энергетический подход к изучению организмов имеет два аспекта: экологический и физиологический. Первый состоит в изучении закономерностей потребления солнечной энергии растениями и факторов, их определяющих. Физиологический — включает изучение закономерностей трансформации энергии внутри организма. Интродукция растений как эколого-географическая проблема предполагает использование экологического подхода.

В условиях культуры, далеких, как правило, от оптимальных, энергозатраты возрастают, и часть из них используется на поддержание процессов жизнедеятельности ($E_{ж}$), а часть — на энергообеспечение адаптации к неблагоприятным условиям ($E_{а}$). Принцип энергетического минимума в индивидуальном развитии интродуцентов должен включать минимизацию $E_{а}$, которая вместе с $E_{ж}$ составляет суммарные энергозатраты организма:

$$E_{ж} + E_{а} \rightarrow \min$$

Вероятно, можно утверждать, что в условиях культуры преимущество получают те виды, которые одну и ту же функциональную задачу решают с наименьшими затратами. Для растений, находящихся в пределах нормы реакции на факторы внешней среды, функциональной задачей (целевой функцией) является структурообразование, направленное на сохранение вида. При выходе за пределы нормы реакции ведущей целевой функцией становится сохранение устойчивости структуры как целостной системы [9, 17]. В связи с этим представляется перспективным разработать энергетическую шкалу устойчивости интродуцированных растений.

Устойчивость растений непосредственно связана с их продуктивностью. Взаимозависимость этих понятий проявляется на разных иерархических уровнях. Продуктивность является эволюционно сложившимся признаком, в полной мере отражающим взаимоотношения организма с условиями внешней среды. Это положение, установленное Ч. Дарвином, привело его к заключению, что главнейший результат борьбы за существование — не только и не столько сохранение жизни отдельно взятой особи, сколько ее успех в обеспечении себя потомством. Эта точка зрения находит свое отражение в эволюционном учении, рассматривающем адаптивную ценность особей по тому вкладу, который они вносят в генофонд следующего поколения. Живой организм в современной биологии рассматривается как сложная функциональная энергетическая система. Учет ее биомассы следует выражать как в весовых, так и в энергетических единицах. Однако энергетический показатель используется сравнительно редко [15, 21]. В методических материалах Международной биологической программы (МБП, 1965) имеются рекомендации относительно целесообразности выражения продуктивности в энергетических единицах и указывает на среднее содержание калорий в растительном материале (4 ккал на 1 г абсолютно сухого вещества). Этот энергетический эквивалент получил широкое применение при расчетах потоков энергии между компонентами экосистем [37]. Анализ литературных данных и собственные многолетние результаты измерения энергоемкости травянистых и древесно-кустарниковых растений в разных экологических условиях позволяют усомниться в обоснованности использования этого "универсального" единого показателя.

Таким образом, интегральной мерой оценки устойчивости и продуктивности растений на разных уровнях организации живой материи, может служить показатель

энергетического обмена, адекватно реагирующий на изменение внешних условий. Достаточное представление о нем можно получить путем определения теплотворной способности растений калориметрическим методом, который довольно точно отражает взаимоотношение организма и среды и может характеризовать жизненное состояние особи в популяции.

Калориметрический метод исследования энергетики растений основан на определении энергии, освобождаемой при сжигании (полном окислении) растительного материала. Энергия, выделяемая в виде тепла, регистрируется при помощи калориметров различного типа или методом бихроматного окисления. Метод сжигания относится к прямым методам исследования и пригоден для определения общего количества энергии, запасаемой растением, но для кинетических исследований и построения термограмм он мало приемлем. Исследования энергетики процессов роста и развития растений и скорости запасаания энергии стали возможными в связи с использованием фотомикрокалориметрии [39].

Численные значения калорийности растений в большинстве случаев коррелируют с содержанием в них органических веществ. Чем выше содержание органических веществ, тем больше значение калорийности и наоборот. Эта зависимость установлена на примере планктонных организмов Кременчугского водохранилища [13] и, по нашим наблюдениям, носит универсальный характер. Можно утверждать, что существует линейная зависимость между содержанием общих органических веществ в растениях (X) и их калорийностью (Y). Она описывается уравнением: $Y = 0,068X - 1,216$, рассчитанным по методу наименьших квадратов. Это уравнение с учетом среднеквадратического отклонения ($\sigma = \pm 0,27$) можно использовать для приблизительных расчетов калорийности растений.

Наши многолетние исследования энергоёмкости растений (1982–1987; 1993–1999) выполнены на организменном, популяционном и видовом уровнях организации материи. Для анализов привлекался материал, собранный в природных местообитаниях (Узбекистан и Казахстан: заповедник Аксу-Джабагы, Заилийский Алатау; Карпаты: Закарпатская обл.) и условиях культуры (интродукционные популяции ботанико-географических участков "Средняя Азия и Казахстан" и "Карпаты"). Объектами исследований являлись преимущественно виды родов *Allium*, *Rosa*, *Lonicera* и *Berberis*. Анализ полученных результатов и многочисленных литературных источников позволяет сделать следующие выводы:

- Энергетический эквивалент (4 ккал), принятый комитетом Международной биологической программы (МБП, 1965) для расчетов потоков энергии между компонентами экосистемы, является недопустимо грубой оценкой калорийности растений. Этот показатель, вероятно, может характеризовать энергетику фитомассы растительного сообщества в целом (высокая вариабельность оценок растительной массы в этом случае полностью покрывает изменчивость в калорийности отдельных видов растений и их частей).

- Один и тот же вид растений, независимо от условий произрастания, аккумулирует строго определённое количество энергии. Уровень энергоёмкости является видоспецифическим показателем и может найти применение в систематике растений. Он характеризуется определённым диапазоном или видовой нормой с верхним и нижним пределами.

- Неблагоприятные изменения условий обитания видов в природных или интродукционных популяциях приводят к повышению уровня их энергоёмкости в пределах видовой особенности. Экстремальные воздействия могут вызвать превышение порога энергоёмкости видов, что, в свою очередь,

является причиной их исчезновения из состава ценозов.

- Показатель энергоёмкости достаточно достоверно характеризует устойчивость растений на организменном и популяционном уровнях и может использоваться при подведении итогов интродукции для характеристики состояния организмов в новых условиях. Минимум этого показателя, как правило, соответствует эколого-фитоценозическому оптимуму вида.

- Показатели жизненного состояния растений тесно коррелируют с показателями их энергоёмкости и связаны друг с другом обратно пропорциональной зависимостью. Это проявляется на разных уровнях организации организмов.

- Продуктивность особи, популяции и фитоценоза целесообразно рассматривать не только в весовых, но и энергетических единицах.

- Очевидно, устойчивость искусственного фитоценоза зависит от способности его компонентов запасать определенное количество энергии, и исчезновение видов из его состава обусловлено их низким уровнем энергетического потенциала. На этих положениях могут быть построены принципы моделирования искусственных фитоценозов и разработана стратегия охраны редких и исчезающих растений в ботанических садах и дендропарках.

- Для приблизительных расчетов калорийности растений могут быть использованы данные о содержании в них органических веществ при выполнении необходимых преобразований.

1. *Аврорин Н.А.* Переселение растений на Полярный Север. Эколого-географический анализ. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 286 с.

2. *Андреев Г.Н.* Об уровнях жизнеспособности интродуцентов // Ботанические исследования в Субарктике. — Апатиты, 1974. — С.23—28.

3. *Благовещенский А.В.* Биохимические основы эволюционного процесса у растений. — М.: Изд-во АН СССР, 1950. — 271 с.

4. *Булах П.Е.* Луки природной флоры Средней Азии и их культура в Украине. — К.: Наук. думка, 1994. — 124 с.

5. *Булах П.Е.* Энергетическая концепция сохранения генофонда редких и исчезающих видов в ботанических садах // Охорона генофонду рослин в Україні: Тези доп. наук. конф. (Кривий Ріг, травень 1994). — Донецьк, 1994. — С. 111—112.

6. *Булах П.Е.* Искусственные фитоценозы в ботанических садах в свете энергетической концепции // Ботанические сады — центры сохранения биологического разнообразия мировой флоры: Тез. докл. — Ялта, 1995. — С. 23—24.

7. *Булах П.Е.* Информационно-энергетическая теория интродукции растений // Интродукція рослин. — 1999. — № 3—4. — С. 22—29.

8. *Булах П.Е.* Принцип оптимальности как важнейшая парадигма интродукции растений // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. — 1999. — Вып. 79. — С. 19—23.

9. *Булах П.Е.* Устойчивость интродуцированных растений с позиции общей теории систем // Интродукція рослин. — 2000. — № 1. — С. 13—19.

10. *Булах П.Е., Диденко С.Я.* Явление квазисециальности в интродукционных популяциях // Бюл. Никит. ботан. сада. — 1999. — Вып. 81. — С. 16—19.

11. *Булах П.Е., Сикура И.И.* Изучение онтогенеза видов рода *Allium* L. флоры Средней Азии в культуре // Изучение онтогенеза интродуцированных видов природных флор в ботанических садах. — К., 1992. — С. 13—25.

12. *Вернадский В.И.* Эволюция видов и живое вещество // Природа. — 1928. — № 3. — С. 39—85.

13. *Владимирова К.С., Зимбалева Л.Н., Пикун Н.В. и др.* Мелководья Кременчугского водохранилища. — К.: Наук. думка, 1979. — 284 с.

14. *Головкин Б.Н.* Феноритмические и морфологические аспекты адаптации травянистых интродуцентов в процессе акклиматизации // Экология. — 1978. — № 2. — С. 14—19.

15. *Голубев В.Н., Махаева Л.В., Кожевникова С.К.* Опыт калориметрического изучения динамики продуктивности надземной части растительности крымской яйлы // Ботан. журн. — 1967. — 52, № 9. — С. 1307—1320.

16. *Гребинский С.О.* Физиолого-биохимические особенности горных растений // Успехи современной биологии. — 1944. — 18, вып. 2. — С. 165—193.

17. *Заименко Н.В.* Структурно-функциональные основы конструирования заменителей почвы. — К., 1998. — 216 с.

18. *Злобин Ю.А.* О неравноценности особей в ценопопуляциях растений // Ботан. журн. — 1980. — № 3. — С. 311–322.

19. *Злобин Ю.А.* Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биологии. — 1981. — 42, № 4. — С. 492–505.

20. *Калабухов Н.И.* Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Там же. — 1946. — 7, № 6. — С. 417–434.

21. *Коржинский Я.С.* Калориметрические исследования фитомассы биогеоценозов Карпат // Тез. докл. V делегат. съезда Всесоюз. ботан. общ-ва. — К.: Изд-во АН УССР, 1973. — С. 265–266.

22. *Куркин К.А.* Вклад А.А. Уранова в учение о жизненном состоянии видов в фитоценозах и системный подход в фитоценологии // Бюл. МОИП, отд. биологии. — 1977. — 82(3). — С. 66–73.

23. *Малеев В.П.* Теоретические основы акклиматизации. — Л.: Сельхозгиз, 1933. — 160 с.

24. *Мельник В.И.* Редкие виды флоры равнинных лесов Украины. — К.: Фитосоцицентр, 2000. — 212 с.

25. *Озернюк Н.Д.* Принцип энергетического минимума в онтогенезе и устойчивость процессов развития // Журн. общ. биологии. — 1988. — 49, № 4. — С. 552–562.

26. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника. — 1950. — Вып. 6. — С. 7–204.

27. *Работнов Т.А.* Фитоценология. — М.: Изд-во МГУ, 1983. — 292 с.

28. *Ригель Дж.* Энергия, жизнь и организм. — М.: Мир, 1967. — 198 с.

29. *Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии. — М.: Мир, 1969. — 216 с.

30. *Семёнова Г.П.* Интродукция редких растений как один из методов ускоренного изучения их онтогенеза // Рекомендации: Онтогенез высших цветковых растений. — К., 1989. — С. 117–122.

31. *Сикюра И.И., Капустян В.В.* Научные основы сохранения *ex situ* разнообразия растительного мира. — К.: Фитосоцицентр, 2001. — 192 с.

32. *Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И.* Квазисенильность как одно из проявлений

фитоценологической толерантности растений // Журн. общ. биологии. — 1984. — 45, № 2. — С. 216–225.

33. *Собко В.Г., Гапоненко М.Б.* Интродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України. — К.: Наук. думка, 1996. — 283 с.

34. *Трулевич Н.В.* Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. — М.: Наука, 1991. — 216 с.

35. *Уранов А.А.* Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1960. — 65, вып. 3. — С. 183–208.

36. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. — 1975. — № 2(134). — С. 7–34.

37. *Фрей Т.А.* Калорийность растительных компонентов еловой экосистемы на стационаре Вооремаа (Эстония) // Тез. докл. V делегат. съезда Всесоюз. ботан. общ-ва. — К.: Изд-во АН УССР, 1973. — С. 283–285.

38. *Хохряков А.П.* Закономерности эволюции растений. — Новосибирск: Наука, 1975. — 202 с.

39. *Энергетические аспекты устойчивости растений.* — Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1986. — 138 с.

40. *Юдин С.И., Булах П.Е.* Сезонный ритм развития карпатских аконитов в условиях Киева // Рекомендации: Онтогенез высших цветковых растений. — К., 1989. — С. 163.

ПОНЯТТЯ “ЖИТТЄВІСТЬ” В ІНТРОДУКЦІЇ РОСЛИН ЯК ВІДОБРАЖЕННЯ СТІЙКОСТІ ТА ЕНЕРГЕТИЧНОГО СТАНУ ОРГАНІЗМІВ

П.Е. Булах

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України, Україна, м. Київ

Розглянуто поняття “життєвість” в інтродукції рослин. На різних ієрархічних рівнях проведено аналіз її критеріїв. Наведено численні приклади інтенсифікації життєвих процесів у рослин в умовах культури. Обговорені механізми забезпечення стійкості організмів і роль енергетичних показників в оцінці їх функціонального стану.



THE NOTION *VITALITY* IN PLANT INTRODUCTION IS A REFLECTION OF HARDINESS AND ENERGETIC CONDITION OF PLANT ORGANISM

P.E. Bulakh

M.M. Grishko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

The notion in plant introduction have been examined. The criteria of vitality are analysed on the different stages of hierarchy. Numerous examples of

vital progresses in plants cultured are cited. The mechanisms of plant hardiness and the role of energetic index in evaluation of its functional condition are discussed.