

«КРИТИЧЕСКИЕ» ЭТАПЫ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ

Рассмотрены исторические аспекты изучения этапов индивидуального развития растений. Обсуждены закономерности смены этапов онтогенеза. Показана разная степень их избирательности и чувствительности к определенным факторам среды (экологическим сигналам) в разные периоды онтогенеза. Проанализированы представления о «критических» периодах в онтогенезе растений, характеризующихся снижением их устойчивости на этом этапе развития и угнетением или отсутствием регенерационных процессов в организме. Подчеркнута роль П.Г. Светлова как основателя этого направления в науке. Приведена схема формирования «критических» состояний в процессе развития растений с позиций комбинированного (суммарного) действия экологических факторов. Обсуждены представления о скачкообразном спиральном развитии организмов со скоротечными (революционными) и плавными длительными (эволюционными) этапами. Межэтапные скоротечные периоды онтогенеза рассматриваются как наиболее уязвимые в жизни организмов, что объясняется большой затратой энергии в период формирования новых структур и, как следствие, снижением их устойчивости. Приведены примеры «критических» периодов в онтогенезе растений. Описанные закономерности смены этапов онтогенеза объясняются положениями информационно-энергетической теории развития организмов.

Ключевые слова: онтогенез, этапы онтогенеза, «критические» этапы в онтогенезе, интродукция растений, устойчивость растений на разных этапах их развития, скачкообразный характер онтогенеза, информационно-энергетическая концепция интродукции растений.

Развитие организмов проявляется в дифференциации и специализации их компонентов. Процесс дифференциации сопровождается интегративными процессами, поскольку среди специализированных органов возникают такие, функцией которых является осуществление взаимосвязи между компонентами целостного организма. В индивидуальном развитии все организмы проходят ряд последовательных этапов, каждый из которых связан между собой, образуя единую онтогенетическую цепь [14], составляющими которой являются три процесса, которые проходят одновременно: рост, морфогенез и развитие. Роль и значение этих процессов на каждом этапе онтогенеза организмов существенно отличаются.

Истоки изучения процессов онтогенеза организмов можно найти в древнегреческой философии. Наиболее четко мысль о стадийности развития всего живого сформулирована

Гераклитом, а в последующем — Аристотелем и Гегелем [9]. Начало новому этапу исследований периодичности онтогенеза положил Г. Клебс [14]. Исследуя обмен веществ в процессе онтогенеза растений, он обнаружил и описал ряд последовательных этапов при формировании генеративных органов, впервые доказал важную роль условий среды в развитии организмов. На основе этих исследований Т.Д. Лысенко в начале 1930-х годов сформулировал концепцию стадийного развития растений. Согласно его представлениям онтогенез семенного растения делится на ряд последовательных этапов, отличающихся по отношению к внешним условиям. В этой концепции считается обязательной определенная последовательность прохождения отдельных стадий: до завершения предшествующей не может наступить последующая стадия. При этом стадийные изменения необратимы, а факторы, необходимые для прохождения отдельных стадий, незаменимы. В

рамках концепции для однолетних злаков были выделены стадия яровизации и световая стадия. Впоследствии сотрудниками Т.Д. Лысенко были выделены еще три последующие стадии развития высших растений. Выделение стадий онтогенеза по температурным и световым реакциям целого растения имеет большое значение для растениеводства, однако со временем такой подход перестал удовлетворять физиологов растений.

Новые достижения в исследовании поэтапного развития высших растений связаны с именем Ф.М. Куперман. Она предложила в 1959 г. выделять 12 этапов морфофизиологического развития растений [13]. Это научное направление получило дальнейшее развитие. Используя другие подходы, ряд исследователей предлагают свои классификации стадийного развития растений. Например, в ботанике получило развитие популяционно-онтогенетическое направление исследований [18, 20]. Оно основано на выделении относительно дискретных возрастных состояний растений (семена, всходы, ювенильные, прематурные или имматурные, генеративные, сенильные) и характеристике численности особей в каждом состоянии, что дает представление о возрастном спектре популяций. Эти работы стали существенным вкладом не только в фитоценологию и популяционную биологию, но и в изучение индивидуального развития растений. В одной из последних своих работ А.А. Уранов [20] описал 11 возрастных состояний и предположил возможность еще большей их детализации в зависимости от открытия новых относительно дискретных фаз большого жизненного цикла растений. Развитие популяционно-онтогенетических исследований неизбежно приводит к проблеме дискретности онтогенеза, что отражается на структуре популяций и биоценоза в целом.

Таким образом, факт наличия определенных этапов в онтогенезе растений не вызывает сомнений. Эти этапы отражают общую онтогенетическую цепь организма. Будучи едиными и в своей взаимосвязи образующими целостный онтогенез, этапы индивидуального

развития обладают относительной самостоятельностью, специфическими особенностями и закономерностями. Каждой из последовательных стадий соответствуют специфический состав компонентов, их особая функциональная активность, что обусловлено как физиологическим состоянием организма, так и внешними условиями его существования.

На разных этапах развития живые организмы неодинаково реагируют на воздействия абиотических и биотических факторов среды. Они проявляют разную избирательность и чувствительность к определенным факторам (экологическим сигналам) в разные периоды онтогенеза. Это положение подтверждается многочисленными работами физиологов, ботаников и экологов. Анализ работ, раскрывающих общие закономерности процессов онтогенеза живых организмов, привел к представлению о «критических» периодах в их развитии. Основателем этого направления считают П.Г. Светлова, собравшего большой фактический материал по данному вопросу. Результатом его работ является важное обобщение: «критический» период — это период наибольшей чувствительности организма в его развитии [19]. В такие периоды, по представлению П.Г. Светлова, ослаблены или вовсе отсутствуют регенерационные процессы в организме.

Повышенная чувствительность организма, определяющая его слабое звено в онтогенетической цепи организма, зависит от результата комбинированного (суммарного) действия экологических факторов. Обобщение данных показало, что существуют три основных типа эффектов от их совместного действия: аддитивность (от лат. *additio* — прибавление), синергизм (от гр. *synergeia* — сотрудничество, содружество) и антагонизм (от гр. *antagonisma* — спор, борьба). Можно утверждать, что аддитивность — это такое комбинированное действие различных факторов, при котором конечный эффект всегда равен сумме действий, оказываемых каждым фактором в отдельности. Синергизм — это комбинированное действие ряда факторов, при котором эффект суммы превышает действие, оказываемое каж-

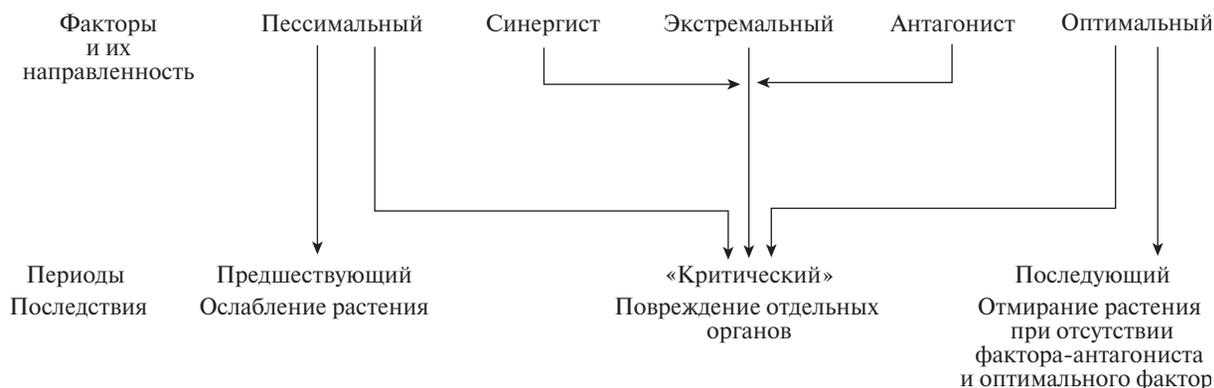


Рис. 1. Схема формирования «критических» состояний у растений Ю.З. Кулагина (1974)

Fig. 1. The scheme for the formation of critical states in plants of Yu.Z. Kulagin (1974)

дым компонентом в отдельности. При антагонизме общая сумма всегда меньше суммы значений слагаемых. Если речь идет о комбинированном действии X_1, X_2, \dots, X_n факторов, то три типа эффектов можно представить следующим образом:

$$\begin{aligned}
 X_1 + X_2 + \dots + X_n &= \sum X_1, X_2, \dots, X_n, \\
 X_1 + X_2 + \dots + X_n &> \sum X_1, X_2, \dots, X_n, \\
 X_1 + X_2 + \dots + X_n &< \sum X_1, X_2, \dots, X_n.
 \end{aligned}$$

Очевидно, эти представления достаточно полно отражают сущность эффектов при действии на организм факторов разной природы [7, 21, 23]. Введение понятий о факторах-синергистах и факторах-антагонистах по отношению к экстремальному фактору является определяющим для выявления уязвимого звена онтогенеза, так как воздействия первых из них усиливают, а вторых — ослабляют воздействие экстремального фактора. Использование понятий об экстремальных, пессимальных и оптимальных факторах, «критическом» периоде, факторах-синергистах и факторах-антагонистах оказалось вполне достаточным для построения удовлетворительной модели формирования «критических» состояний у древесных растений. С этих позиций подходил к изучению устойчивости древесных растений Ю.З. Кулагин (рис. 1) [11, 12].

Существуют определенные закономерности смены этапов онтогенеза. В настоящее время накопилось достаточно данных, свидетельствующих о наличии в индивидуальном

развитий живых организмов двух качественно противоположных и последовательно сменяющих друг друга преобразований [9]. Первые из них (эволюционные изменения) — это плавное постепенное накопление некоторых качеств живого, вторые (революционные перемены) — это резкие скачкообразные изменения организма, «катастрофы», связанные с его переходом в новое качество. Эволюционные изменения являются количественными (в этот период происходит количественное накопление веществ). Революционные перемены относятся к качественным (накопившееся количество веществ резко переходит в новое качество). Характеризуя внезапные скачкообразные изменения в развитии организмов А.А. Любищев [15] выделяет три их главных признака: 1) наличие резкого скачка, крупного изменения всей организации, 2) наличие кризиса, предшествующего этому резкому скачку, 3) разрыв преемственности в развитии. Сам скачок не следует понимать в буквальном смысле слова, его надо рассматривать как резкое изменение скорости процесса.

Такая последовательная смена в онтогенезе эволюционных и революционных преобразований является иллюстрацией перехода количественных изменений в качественные и логично вписывается в известное утверждение о развитии мира по спирали. Процесс спирального развития организма имеет скачкообразный характер, то есть ключевые моменты

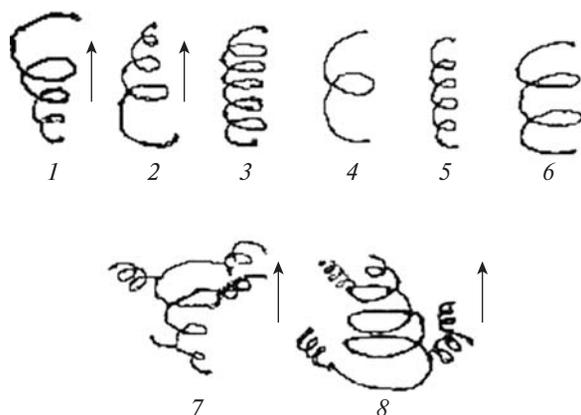


Рис. 2. Подпроцессы развития (1), гибели (2) и их характеристики: короткопериодичные (3), длиннопериодичные (4), короткоамплитудные (5) и длинноамплитудные (6). Разветвленные схемы подпроцессов развития (7) и гибели (8)

Fig. 2. Subprocesses of development (1), death (2) and their characteristics: short-period (3), long-period (4), short-amplitude (5) and long-amplitude (6). Branched schemes of development subprocesses (7) and death (8)

его развития (применительно к онтогенезу растений это совпадает со сменой отдельных его этапов) характеризуются сменой структурных образований. Изобразим их на рисунках точками, прерывающими пространственные спирали. Из каждой точки может начаться новый подпроцесс (этап) развития. Например, зарождение побега из почки. Скачки, фиксируемые точками, представляют собой момент достижения некоторых целей. Более близкими к реальности являются разветвленные схемы подпроцессов развития и гибели организма (рис. 2).

Подобная диалоговая процедура приобретения опыта и достижения целей, отраженная графически определенным набором спиралей разного типа, может быть использована для построения и характеристики моделей онтогенеза растений [5]. Это важно при анализе взаимодействий в системе «организм—среда» в случаях, выходящих за пределы «нормы реакции» организма. Количество таких случаев значительно возрастает при интродукции растений, когда основной целевой функцией организма становится сохранение устойчивости растений как целостной системы.

При исследовании процессов развития живых организмов обычно остаются открытыми вопросы о том, насколько специфичны моменты наступления новых этапов онтогенеза и существуют ли общие закономерности их смены. По нашим представлениям, межэтапные скоротечные революционные периоды онтогенеза являются наиболее уязвимыми или «критическими» в жизни организмов, так как период формирования новых структур всегда связан с затратой большого количества энергии, несравнимо большего, чем требуется на последующем (очередном) этапе онтогенеза. От степени энергообеспечения в этот период зависит устойчивость организмов: прервется ли цепочка сменяющих друг друга этапов или останется целой. Следовательно, минимальный уровень устойчивости интродуцированных растений проявляется в «критический» период их индивидуального развития, совпадающий по времени с появлением структурных новообразований, а его отражением является показатель энергоемкости организма в «слабой» фазе онтогенеза [1]. К «критическим» периодам в онтогенезе растений можно отнести образование зародыша в семени, его выход из семени с образованием зародышевых органов, замену палеоморфных (первичных) листьев настоящими, а при переходе к семенному размножению — формирование семяпочек, пыльников, околоцветника и зародыша в семени (последнее относится к эмбриональному этапу, но предшествующие ему структурообразовательные процессы в генеративной сфере характеризуют состояние взрослого растения на репродуктивном (генеративном) этапе онтогенеза).

Таким образом, можно предположить, что обязательным условием развития организмов является наличие стадий их неустойчивости (скоротечные периоды онтогенеза). Вероятно, абсолютно устойчивая система не способна к развитию. Для перехода в новое состояние система должна стать на некоторое время неустойчивой. Переход системы из неустойчивого состояния в устойчивое и наоборот — это качественный скачок в ее развитии, вслед-

ствие которого она становится более организованной и упорядоченной. К аналогичному выводу пришел и А.К. Малиновский [16], рассматривая поливариантный характер развития природных популяций.

Описанные выше закономерности смены этапов онтогенеза наглядно иллюстрирует информационно-энергетическая концепция развития организмов [2]. Она разработана на основании анализа и обобщения трех фундаментальных экстремальных принципов теории оптимальности. Первые два из них (принципы экономии энергии и максимума энтропии) достаточно часто используются в биологии. Например, П. Кейлоу [10] сформулировал «онтогенетическое правило», согласно которому системы органов должны быть максимально экономичны по форме и функции, а Н.Д. Озернюк [17] рассматривает наличие минимума энергетического обмена в области оптимальных температур как универсальное явление, общее для пойкилотермных и гомойотермных животных. Третьей составляющей теории оптимальности является принцип максимума информации, предложенный И.И. Шмальгаузенем [22]. Он по своему значению является основным в триаде и наилучшим образом описывает функционирование организмов, а все неудачные попытки использования информационной концепции объясняются игнорированием принципа оптимальности [3, 4, 8].

Объединение трех общебиологических принципов с заложенной в них идеей оптимальности и с учетом приоритетности изложенных в них положений позволило нам сформулировать информационно-энергетическую концепцию интродукции растений [2]. С развиваемых нами позиций оказалось очень удобным рассмотреть особенности индивидуального развития интродуцированных растений. При этом необходимо уточнить, что под информацией мы понимаем не только генетическую информацию (вертикальная информационная система). Не меньшую роль играют информационные сигналы, обусловленные внешними факторами (горизонтальная информационная система). Речь идет о двух информа-

ционных потоках, которые встречаются и взаимодействуют при переселении растений. Учитывая это в контексте изучения особенностей индивидуального развития интродуцированных растений, можно констатировать следующее. Интродуцент в новых условиях испытывает воздействие новой информации от всего многообразия факторов среды, в результате этого он закономерно изменяет свою организацию в направлении энергетической минимализации и максимальной упорядоченности (идеальное соответствие организма и среды) относительно действующей информации. Это утверждение легко проверить: первая позиция находит подтверждение в опытах по определению энергоемкости растений [7], вторая подтверждается фактом адаптации растений, которая может привести к такому соответствию организма и среды, что только на основании признаков организма можно охарактеризовать условия его обитания.

Таким образом, в онтогенезе растений по мере приспособления их к условиям среды происходит постепенное снижение их энергетического потенциала. С другой стороны, изменяются структурные и функциональные особенности растений в результате действия комплекса новых факторов среды. Эти два дополняющих друг друга процесса не могут длиться бесконечно в силу ресурсных ограничений, что приводит к последовательной скачкообразной смене отдельных этапов онтогенеза и формированию «критических» периодов в развитии растений. С позиций информационно-энергетической теории можно утверждать, что индивидуальное развитие растений проявляется в виде скачков накопления информации в процессе их взаимодействия с окружающей средой. Такой подход к изучению онтогенеза имеет не только теоретическое значение, он позволяет своевременно выявить его слабые звенья и принять меры по обеспечению удовлетворительного функционирования растений в новых условиях.

Познанию природы «критических» этапов в жизни растений может способствовать теория «катастроф», разработанная Р. Томом [24].

Основные ее положения используют для математического описания явлений, связанных с резкими скачками и качественным изменением картины исследуемого процесса и перспективны для исследования устойчивости природных и искусственных растительных сообществ.

Таким образом, в онтогенезе растений закономерно возникают состояния, характеризующиеся сниженной устойчивостью к экстремальным факторам («критические» периоды), что обусловлено природой протекающих в организме процессов. Если действие экстремального фактора совпадает по времени с наступлением «критического» периода в развитии растений, то возникает реальная угроза их существованию. Она значительно возрастает в том случае, если проявляется синергизм во взаимосвязях внешних факторов и, как следствие, усиливается воздействие экстремального фактора. Ослабления негативных последствий таких ситуаций можно достичь путем замены факторов-синергистов факторами-антагонистами, оптимизации условий существования и десинхронизации экстремального фактора и «критических» периодов. Все эти мероприятия в методическом отношении рассматриваются нами как элементы моделирования устойчивых искусственных фитоценозов (или гомеостатических интродукционных популяций как составной их части). Аналогичная задача проще решается для растений закрытого грунта, где основные параметры внешней среды являются контролируемыми.

1. Булах П.Е. Критические этапы в онтогенезе живых организмов / П.Е. Булах // Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях Евразии: 9-я Международ. конф. — Мукачево, 1997. — С. 24—25
2. Булах П.Е. Информационно-энергетическая теория интродукции растений / П.Е. Булах // Интродукция растений. — 1999. — № 3-4. — С. 22—29.
3. Булах П.Е. Методические аспекты оптимизации интродукционных исследований / П.Е. Булах // Интродукция растений. — 1999. — № 2. — С. 15—21.
4. Булах П.Е. Принцип оптимальности как важнейшая парадигма интродукции растений / П.Е. Булах // Бюл. Никит. ботан. сада. — 1999. — Вып. 79. — С. 19—23.
5. Булах П.Е. Основные закономерности онтогенеза растений с позиций системного анализа / П.Е. Булах // Вивчення онтогенезу рослин природних і культурних флор у ботанічних закладах та дендропарках Євразії. 12-та Міжнар. конф. — Полтава, 2000. — С. 55—57.
6. Булах П.Е. Устойчивость интродуцированных растений с позиции общей теории систем / П.Е. Булах // Интродукция растений. — 2000. — № 1. — С. 13—19.
7. Булах П.Е. Понятие «жизненность» в интродукции растений как отражение устойчивости и энергетического состояния организмов / П.Е. Булах // Интродукция растений. — 2001. — № 3-4. — С. 13—23.
8. Голицын Г.А. Гармония и алгебра живого / Г.А. Голицын, В.М. Петров. — М.: Знание, 1990. — 127 с.
9. Жирмунский А.В. Критические уровни в процессах развития биологических систем / А.В. Жирмунский, В.И. Кузьмин. — М.: Наука, 1982. — 180 с.
10. Кейлоу П. Принципы эволюции / П. Кейлоу. — М.: Мир, 1986. — 128 с.
11. Кулагин Ю.З. Древесные растения и промышленная среда / Ю.З. Кулагин. — М.: Наука, 1974. — 124 с.
12. Кулагин Ю.З. О кризисных для древесных растений ситуациях / Ю.З. Кулагин // Журн. общ. биологии. — 1977. — Т. 38, № 1. — С. 11—14.
13. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений / Ф.М. Куперман. — М.: Высш. шк., 1973. — 256 с.
14. Лищитович Л.И. Введение в понятие онтогенетической цепи / Л.И. Лищитович // Системный подход в биологии растений. — К.: Наук. думка, 1974. — С. 27—33.
15. Любищев А.А. Систематика и эволюция / А.А. Любищев // Внутривидовая изменчивость позвоночных животных и микроэволюция. — Свердловск: Тр. Всесоюз. совещ., 1965. — С. 45—57.
16. Малиновський А.К. Нестабільність і проблема прогнозування розвитку біосистем / А.К. Малиновський // Лісівнича академія наук України: Наук. пр. — 2007. — Вип. 5. — С. 29—34.
17. Озернюк Н.Д. Принцип энергетического минимума в онтогенезе и устойчивость процессов развития / Н.Д. Озернюк // Журн. общ. биол. — 1988. — Т. 49, № 4. — С. 552—562.
18. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций / Т.А. Работнов // Бюл. МОИП, Отд. биол. — 1969. — Т. 74, № 1. — С. 141—149.
19. Светлов П.Г. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез / П.Г. Светлов // Вопр. цитол. и общ. физиол. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — С. 263—285.
20. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. — 1975. — № 2. — С. 7—33.

21. Фурдуй Ф.И. Комбинированные воздействия на организм экстремальных факторов / Ф.И. Фурдуй, С.Х. Хайдарлиу, Л.М. Мамалыга. — Кишинев: Штиинца, 1985. — 142 с.
22. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии / И.И. Шмальгаузен. — Новосибирск: Наука, 1968. — 224 с.
23. Agren G.I. Theoretical ecosystem ecology. Understanding element cycles / G.I. Agren, E. Bossata. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1996. — 234 p.
24. Thom R. Temporal evolution of catastrophes / R. Thom // Topology and its application: Proc. Conf. Mem. Univ. Newfoundland, Canada, 1973. — N. Y., 1975. — Vol. 12. — P. 27—74.

Рекомендовала Н.В. Заименко

Поступила 15.03.2017

REFERENCES

1. Bulakh, P.Ye. (1997), Kriticheskie etapy v ontogeneze zhyvyh organizmov [Critical stages in the ontogeny of living organisms]. Yzuchenye ontogeneza rastenyi pryrodnykh y kulturnykh flor v botanycheskykh uchrezhdeniyakh Evrazyy, 9 Mezhdunar. konf. [The study of the ontogeny of plants of natural and cultural flora in the botanical institutions of Eurasia, 9 Intern. Conf.]. Mukachevo, pp. 24—25.
2. Bulakh, P.Ye. (1999), Informatsionno-energeticheskaya teoriya introduktsii rastenyi [Information-energy theory of plant introduction]. Introduktsiya roslin [Plant Introduction], N 3-4, pp. 22—29.
3. Bulakh, P.Ye. (1999), Metodycheskye aspekty optymizatsiyi yntroduktsyonnnykh yssledovaniy [Methodical aspects of optimization of introduction studies]. Introduktsiya roslin [Plant Introduction], N 2, pp. 15—21.
4. Bulakh, P.Ye. (1999), Pryntsyyp optymalnosti kak vazhneishaia paradyhma yntroduktsyiy rastenyi [The optimality principle as the most important paradigm of plant introduction]. Biul. Nykyt. botan. Sada [Bulletin of the Nikita Botanical Garden], vol. 79, pp. 19—23.
5. Bulakh, P.Ye. (2000), Osnovnye zakonomernosti ontogeneza rastenyi s pozytsiyi systemnoho analiza [Basic regularities of plant ontogeny from the position of system analysis]. Vychennia ontogenezu roslin pryrodnykh i kulturnykh flor u botanichnykh zakladakh ta dendroparkakh Yevrazii. 12 Mizhnar. konf. [Study of ontogenesis of plants of natural and cultural flora in botanical establishments and arboretums of Eurasia. 12 Intern. Conf.]. Poltava, pp. 55—57.
6. Bulakh, P.Ye. (2000), Ustoichyvost yntroduktsyovanykh rastenyi s pozytsiyi obshchei teoryi system [The stability of introduced plants from the standpoint of the general theory of systems]. Introduktsiya roslin [Plant Introduction], N 1, pp. 13—19.
7. Bulakh, P.Ye. (2001), Poniatyie “zhyznennost” v introduktsii rastenyi kak otrazhenne ustoichyvosti y energetycheskoho sostoiannya orhanyzmov [The concept of “vitality” in the introduction of plants as a reflection of the stability and energy status of organisms]. Introduktsiya roslin [Plant Introduction], N 3-4, pp. 13—23.
8. Holytsin, H.A. and Petrov, V.M. (1990), Harmoniya y alhebra zhyvoho [Harmony and Algebra of the Living], Moscow: Znanye, 127 p.
9. Zhyrmunskyi, A.V. and Kuzmyn, V.Y. (1982), Krytycheskye urovni v protsessakh razvytiya byolohycheskykh system [Critical levels in the development of biological systems]. Moscow: Nauka, 180 p.
10. Keilou, P. (1986), Pryntsyyp evoliutsyy [Principles of Evolution]. Moscow: Myr, 128 p.
11. Kulahyn, Iu.Z. (1974), Drevesnie rastenyia y promyshlennnaia sreda [Woody plants and industrial environment]. Moscow: Nauka, 124 p.
12. Kulahyn, Iu.Z. (1977), O kryzysnykh dlia drevesnykh rastenyi sytuatsiyakh [On crisis situations for woody plants]. Zhurnal obshchei byolohyy [Journal of General Biology], vol. 38 (1), pp. 11—14.
13. Kuperman, F.M. (1973), Morfofyziolohiya rastenyi [Morphology and physiology of plants]. Moscow: Vysshaia shkola, 256 p.
14. Lyschytovych, L.Y. (1974), Vvedenye v poniatyie ontogenetycheskoi tsepy [Introduction to the concept of the ontogenetic chain]. Sistemnyy podkhod v biologii rastenyi [System approach in plant biology]. Kyiv: Naukova dumka, pp. 27—33.
15. Lubyshchev, A.A. (1965), Sistematika i evolyutsiya [Systematics and Evolution]. Vnutrividovaya izmENCHIVOST pozvonochnykh zhivotnykh i mikroevolyutsiya [Intraspecific variability of vertebrates and microevolution]. Sverdlovsk: Tr. Vsesoiuz. soveshch., pp. 45—57.
16. Malynovskyi, A.K. (2007), Nestabilnist i problema prohnouzuvannia rozvytku biosystem [Instability and the problem of forecasting the development of biosystems]. Lisivnycha akademiia nauk Ukrainy: Naukovi pratsi [Forestry Academy of Sciences of Ukraine: Scientific works], vol. 5, pp. 29—34.
17. Ozerniuk, N.D. (1988), Printsyp energetycheskoho minimuma v ontogeneze i ustoichyvost protsessov razvytiya [The principle of the energy minimum in ontogeny and the sustainability of development processes]. Zhurnal obshchei byolohyy [Journal of General Biology], vol. 49 (4), pp. 552—562.
18. Rabotnov, T.A. (1969), Nekotoryye voprosy izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy [Some questions of studying cenotic populations]. Biul. MOYP, Otd. byol. [Bulletin MOYP. Department of Biology], vol. 74 (1), pp. 141—149.
19. Svetlov, P.H. (1960), Teoriya krytycheskikh periodov razvytiya i yeye znachenie dlya ponimaniya printsypov deystviya sredy na ontogenez [The theory of critical periods of development and its significance for un-

- understanding the principles of the action of the environment on ontogeny]. *Voprosy tsitologii i obshchey fiziologii* [Questions of cytology and general physiology]. Moscow; Leningrad: Yzd-vo AN SSSR, pp. 263–285.
20. *Uranov, A.A.* (1975), *Vozrastnoy spektr fitotsenopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov* [Age spectrum of phytocenopulations as a function of time and energy wave processes]. *Biologicheskiye nauki* [Biological Sciences], vol. 2, pp. 7–33.
 21. *Furdui, F.Y., Khaidarlyu, S.Kh. and Mamaliha, L.M.* (1985), *Kombynyrovannye vozdeistviya na orhanyzm ekstremalnikh faktorov* [Combined effects on the body of extreme factors]. Kishinev: Shtiintsa, 142 p.
 22. *Shmalhauzen, Y.Y.* (1968), *Kiberneticheskiye voprosy biologii* [Cybernetic issues of biology]. Novosybyrsk: Nauka, 224 p.
 23. *Agren, G.I. and Bossata, E.* (1996), *Theoretical ecosystem ecology. Understanding element cycles*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 234 p.
 24. *Thom, R.* (1975), *Temporal evolution of catastrophes. Topology and its application: Proc. Conf. Mem. Univ. Newfoundland, Canada. N. Y., vol. 12, pp. 27–74.*

Recommended by N.V. Zaimenko
Recived 15.03.2017

П.Е. Булах, Е.Н. Ельпифоров

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

«КРИТИЧНІ» ЕТАПИ В ІНДИВІДУАЛЬНОМУ РОЗВИТКУ ІНТРОДУКОВАНИХ РОСЛИН

Розглянуто історичні аспекти вивчення етапів індивідуального розвитку рослин. Обговорено закономірності зміни етапів онтогенезу. Показано різний ступінь їх вибірковості та чутливості до певних чинників середовища (екологічних сигналів) у різні періоди онтогенезу. Проаналізовано уявлення про «критичні» періоди в онтогенезі рослин, які характеризуються зниженням їх стійкості на цьому етапі розвитку і пригніченням або відсутністю регенераційних процесів в організмі. Підкреслено роль П.Г. Светлова як засновника цього напрямку в науці. Наведено схему формування «критичних» станів під час розвитку рослин з позицій комбінованої (сумарної) дії екологічних чинників. Обговорено уявлення про стрибкоподібний спіральний розвиток організмів зі швидкоплинними (революційними) і поступовими тривалими (еволюційними) етапами. Міжетапні швидкоплинні періоди

онтогенезу розглядаються як найбільш уразливі в житті організмів, що пояснюється великою витратою енергії в період формування нових структур і, як наслідок, зниженням їх стійкості. Наведено приклади «критичних» періодів в онтогенезі рослин. Описані закономірності зміни етапів онтогенезу пояснюються положеннями інформаційно-енергетичної теорії розвитку організмів.

Ключові слова: онтогенез, етапи онтогенезу, «критичні» етапи в онтогенезі, інтродукція рослин, стійкість рослин на різних етапах їх розвитку, стрибкоподібний характер онтогенезу, інформаційно-енергетична концепція інтродукції рослин.

P.E. Bulakh, E.N. Elpiforov

M.M. Gryshko National Botanical Garden,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

CRITICAL STAGES IN THE INDIVIDUAL DEVELOPMENT OF INTRODUCED PLANTS

The historical aspects of studying the stages of individual plant development are considered. The regularities of the change in the stages of ontogeny are discussed. Their different degree of selectivity and sensitivity to certain environmental factors (environmental signals) in different periods of ontogenesis is shown. Concepts of critical periods in the ontogenesis of plants characterized by a decrease in their stability at this stage of development and oppression or lack of regenerative processes in the body are analyzed. The role of P.G. Svetlov as the founder of this trend in science is emphasized. The scheme of formation of critical states in the process of plant development from the positions of combined (total) action of environmental factors is shown. Ideas of spasmodic spiral development of organisms with its transient (revolutionary) and smooth long (evolutionary) stages are discussed. Inter-stage transient periods of ontogeny are considered as the most vulnerable in the life of organisms, which is explained by the large expenditure of energy during the formation of new structures and, as a consequence, the decrease in their stability. Examples of critical periods in plant ontogeny are given. The described regularities of the change in the stages of ontogeny are explained by provisions of the information-energy theory of the development of organisms.

Key words: ontogeny, stages of ontogeny, critical stages in ontogeny, introduction of plants, plant resistance at different stages of their development, spasmodic nature of ontogeny, information-energy concept of plant introduction.