

П.Е. БУЛАХ

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

## КРИТЕРИИ УСТОЙЧИВОСТИ В ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ

*На разных уровнях организации рассматриваются разнообразные критерии устойчивости растений. Анализируются специфические и неспецифические (интегральные) критерии оценки состояния организмов, показана возможность их использования в интродукции растений.*

Изучение устойчивости растений — одна из основных задач ботанических садов. В интродукции растений понятие устойчивости имеет важное теоретическое и прикладное значение, рассматривается на разных иерархических уровнях и предполагает широкое использование методов системного анализа [8, 34]. Одним из наиболее сложных вопросов является оценка устойчивости организмов (особь, интродукционная популяция, культурфитоценоз) к действию новых разнообразных абиотических и биотических факторов среды.

В разных областях биологической науки сформировались свои специфические представления о критериях устойчивости. Так, физиологи растений считают, что устойчивость характеризует реакцию организма на действия отдельных факторов среды и соответственно различают разные виды устойчивости. В связи с этим разработаны многочисленные показатели, отражающие устойчивость к воздействию конкретных факторов среды. Все они активно используются в интродукции растений, но

сначала необходимо точно определить, какой тип устойчивости играет существенную роль в каждом конкретном случае, т.е. что является лимитирующим фактором развития организма в новых условиях среды. Существуют достаточно сложные в методическом отношении пути решения этой проблемы [8]. К сожалению, на данном этапе не разработан универсальный методический рецепт для поиска существенных переменных в биосистемах. В этом случае многое зависит от опыта и интуиции исследователя. Распространение получил трудоёмкий экспериментально-эмпирический подход, который в ряде случаев, особенно при исследовании лесных биоценозов, вообще не применим. Разработаны и методы математического моделирования с использованием идей многофакторного эксперимента и регрессионного анализа. Только решив эту задачу, можно приступить к диагностике устойчивости растений к лимитирующему фактору (или факторам) внешней среды.

Разнообразные показатели (критерии) устойчивости к отдельным факторам подробно освещены в многочисленных справочных пособиях и руководствах [17, 27 и др.].

Анализ методов оценки устойчивости растений к экстремальным факторам показывает, что наряду со строго специфическими существуют и неспецифические, или интегральные методы. Они не являются специфическими по отношению только к одному фактору и используются для регистрации реакций растений на любой повреждающий агент. В соответствии с этим и критерии устойчивости также подразделяются на специфические и неспецифические (интегральные). Так, неспецифическими реакциями растений на внешнее воздействие могут быть: качественная и количественная изменчивость веществ вторичного обмена и, прежде всего, веществ фенольной природы [7, 28]; степень обезвоживания органов и тканей организма [16]; изменчивость содержания в листьях пигментов (хлорофиллов а, б, а + б, суммы каротиноидов) [37]; изменение различных физико-химических показателей, характеризующих состояние мембранных систем (сдвиг рН и редокс-потенциала, падение омического сопротивления, деполяризация клеточных мембран, сверхслабые свечения, активность различных ионов и др.) [31]. Вероятно, наиболее общей и чрезвычайно быстрой реакцией на стрессы является снижение эффективности энергетического метаболизма. В результате происходит изменение многих внутриклеточных параметров клетки, являющихся энергозависимыми величинами.

В эколого-физиологических исследованиях принято оценивать устойчивость организмов к абиотическим факторам среды по абсолютному времени их жизни в тех или иных экстремальных условиях. Такой подход позволяет выявить способность организма сопротивляться неблагоприятным внешним воздействиям. Однако в методическом отношении он, видимо, не всегда является репрезентативным и в ряде случаев может привести к существенным ошибкам. Это особенно проявляется при изучении воздей-

ствия на организм одновременно нескольких факторов. Поэтому для устранения возможных ошибок предлагается использовать относительный критерий устойчивости. Он представляет собой отношение абсолютного времени жизни объекта в условиях опыта ко времени его выживаемости в контрольных условиях. Очевидно, что необходимость в использовании относительных критериев устойчивости возникает тогда, когда общая продолжительность жизни объектов исследования лимитирована теми или иными причинами [5].

В фитоценологии традиционно рассматривался только климаксовый тип устойчивости и его критерий — время существования [38]. Такая узкая трактовка этого понятия не учитывала поведение устойчивых фитоценозов. В связи с этим в настоящее время принято рассматривать сопротивляемость тотально устойчивых фитоценозов, способных при внешних воздействиях сохранять свои основные параметры, и упругость терминально устойчивых фитоценозов, которые восстанавливаются после действия повреждающих факторов или даже полного уничтожения [11].

Как основной критерий устойчивости фитоценозов обычно рассматривается их способность к сохранению исходного флористического состава. Большинство математических моделей устойчивости построены по этому принципу. Однако устойчивость фитоценоза не всегда складывается из устойчивости отдельных его видов. В этом состоит проявление важнейшего закона теории систем, который рассматривает любую систему не как сумму её элементов и включает в себя интегральную системообразующую связь, возникающую как результат этих взаимодействий. По мнению К.А. Куркина [26], такой системообразующей связью в фитоценозах является режим их замкнутости. Без этого важного дополнения многие математические модели, построенные только на



основе критерия учёта сохранения исходного состава, являются неадекватными применительно к устойчивости фитоценозов.

Перспективным представляется поиск критериев оценки устойчивости растений с позиций экосистемного анализа. В этом отношении интерес вызывает учение о биоэкозе, разработанное известным лесоводом В.Г. Нестеровым [29]. Оно представляет собой классическое воплощение системного подхода в экологии. По закону биоэкоза всё живое и среда его существования сближаются в направлении идеального взаимного соответствия. Всё в процессе саморегулирования стремится к достижению биоэкоза. Сама идея соответствия организма и среды возникла ещё на заре становления человечества. Главная же идея биоэкоза заключается в том, что цельные гармоничные комплексы живого и среды (экосистемы разного ранга) определяются в результате объективного количественного расчёта, основанного на принципе оптимальности.

По представлению В.Г. Нестерова [29], положение биоэкоза сводится к единству организма ( $B$ ) и среды ( $O$ ), что составляет цельную биоэкологическую систему с прямыми и обратными связями: ( $B \rightleftharpoons O$ ). Система находится под воздействием человека ( $G$ ): ( $B \rightleftharpoons O$ )  $\rightleftharpoons G$ . В математической форме связи организма и среды могут быть представлены в виде системы уравнений:

$$B(t) = R \int_{t_0}^t O(t) dt \quad (1),$$

$$Kd = 1 - \sqrt{1 - \frac{\sum (B_i - \bar{B})^2}{\sum (B_i - \bar{B})^2}} \quad (2),$$

где  $R$  — оператор, характеризующий внутреннее свойство организма (обычно наследственность);  $Kd$  — показатель совер-

шенства системы, отражающий её независимость от окружающей среды;  $B_i$  — значение  $B$  в стохастике;  $\bar{B}_i$  — значение  $B$  по аппроксимирующей функции;  $\bar{B}$  — среднее значение  $B$ .

Система уравнений (1, 2) отражает единство (1) и противоречия (2) организма и среды. Их биологический смысл и возможности использования в разных областях биологии и медицины убедительно демонстрирует цикл работ под руководством В.Г. Нестерова [29], но широкого практического использования идеи учения о биоэкозе не нашли.

Вероятно, в интродукции растений рассмотренные количественные алгоритмы, основанные на принципах оптимизации ещё сыграют свою положительную роль на этапах прогнозирования успешности интродукции и подведения её итогов. В последнем случае особый интерес представляет критерий  $Kd$ , который эффективен в оценке устойчивости организма при воздействии новых факторов внешней среды. Управление интродукционным процессом также может осуществляться по принципу биоэкоза. В этом случае вводится понятие цели, которую преследует интродуктор. Это может быть и достижение наивысшей устойчивости организма в новых условиях, и получение максимальной продуктивности каких-либо показателей. Однако эти две составляющие не всегда согласуются. Бывают виды и сорта растений устойчивые, но не продуктивные, а высокопродуктивные, как правило, не являются устойчивыми к факторам внешней среды, вредителям и болезням. Поэтому в интродукции растений с позиций биоэкоза имеет смысл рассматривать трёхкомпонентную систему "растение — среда — человек" (гомофитосферу): ( $B \rightleftharpoons O$ )  $\rightleftharpoons G$ , где последнему компоненту отведена функция управления.

Интересные количественные показатели устойчивости геосистем в ландшафтной экологии предлагает М.Д. Гродзинский [19]. Ос-



новные идеи автора основаны на понятии "отказ системы", заимствованном из математической теории надёжности. Под отказом можно понимать выход системы из области допустимых состояний или её выход из области нормальных состояний, что приводит к формированию аномальной структуры. Такой двойственный подход оправдан в связи с существованием разных форм стойкости (инертность, способность к восстановлению, пластичность) и позволяет использовать его для биологических систем разного уровня. Как альтернатива единому показателю устойчивости геосистемы, характеризующему её всесторонне, предлагается комплекс количественных показателей устойчивости, каждый из которых характеризовал бы отдельные её формы. Вероятно, эти показатели будут более информативны, т.к. отражают более тонкие особенности конкретной системы. Все они характеризуются вероятностью возникновения отказа в единицу времени, определяют основные особенности различных форм устойчивости и рассчитываются с помощью классических методов математической статистики по частоте возникновения отказов. Расчётные формулы показателей инертности и способности к восстановлению, а также другие количественные подходы к оценке устойчивости можно найти в работах М.Д. Гродзинского [18, 19 и др.]. Что касается показателя устойчивости для такой сложной и малоизученной формы устойчивости, как пластичность, то предлагаемый вероятностный подход может оказаться недостаточным. В связи с этим интерес представляют информационные (энтропийные) показатели, характеризующие разнообразие системы (в нашем случае — разнообразие допустимых устойчивых состояний системы в пределах инварианта).

Рассматриваемый подход разработан и апробирован для геосистем в рамках ландшафтной экологии. Геосистемы включают

биотическую стадию своего развития и рассматриваются как открытые энергетические системы. Поэтому все основные закономерности их существования и развития носят общебиологический характер, а разработанные для геосистем алгоритмы устойчивости вполне применимы в интродукции растений.

Рассмотрим возможность использования информационных показателей для оценки устойчивости биосистем. Они характеризуют такое всеобщее свойство живых систем как разнообразие. Поэтому представляется важным найти зависимость между степенью разнообразия растительных сообществ (искусственные фитоценозы, интродукционные популяции) и их устойчивостью. Имеющиеся в литературе данные носят противоречивый характер. Это же касается и результатов математического моделирования структурно-функциональной организации сообществ, что, вероятно, поясняется отсутствием единой методологической теории, связывающей разнообразие биологических систем с их устойчивостью [20]. Наиболее распространённым является мнение о прямо пропорциональной зависимости устойчивости систем от их сложности и разнообразия [22, 30 и др.]. Однако далеко не всегда разнообразие и сложность определяет устойчивость [15, 43 и др.].

О возрастании устойчивости (стабильности) биотических сообществ с увеличением их сложности свидетельствует известная формула Р. Макартура [42]:

$$S = -\sum P_j \log_2 P_j,$$

где  $S$  — стабильность;  $P_j$  — вероятность переноса энергии в определённом направлении.

На конкретных примерах показано, что для более разнообразных биосистем характерна бóльшая адаптивная лабильность в постоянно меняющихся условиях среды, чем для систем, характеризующихся меньшим



разнообразием, т.е. устойчивость систем возрастает с увеличением их разнообразия. Показателен пример искусственного повышения устойчивости и продуктивности агрофитоценозов путём введения различных экотипов и сортов в травосмеси, т. е. путём повышения их гетерогенности [6]. Однако положительная корреляция устойчивости и сложности (разнообразия) наблюдается до определенного порога последнего фактора, который обусловлен допускаемыми условиями среды. Иными словами, "... разнообразие сообщества детерминируется наличными ресурсами внешней среды, или ёмкостью экосистемы, которая, в свою очередь, обуславливает ту или иную структуру сообщества ... в условиях ограниченности ресурсов, предоставляемых экосистемой биотическим сообществам, и происходящим в связи с этим снижением количественного разнообразия, функциональная устойчивость сообществ поддерживается за счёт повышения качественного разнообразия (усложнения системы взаимодействий между компонентами сообщества)" [20, с. 57, 58].

Таким образом, накоплен определённый опыт и сделаны теоретические обобщения о взаимоотношении двух понятий "устойчивость" и "разнообразие". Теперь для того, чтобы оценить степень устойчивости биосистемы необходимо найти меру её разнообразия. В связи с этим рассмотрим некоторые подходы к её измерению. Они могут быть разными в зависимости от того, на каком иерархическом уровне (организменном, популяционном, биоценотическом или биосферном) проводятся исследования. На всех уровнях организации живого применим структурно-функциональный подход к изучению анализа разнообразия отдельных компонентов (структурный аспект) и механизмов его поддержания и изменения (функциональный аспект) [12]. Подробный анализ методологических и методических

подходов к измерению биоразнообразия можно найти в работе И.Г. Емельянова [20], поэтому обратим внимание только на информационные показатели, характеризующие разнообразие. Индекс К. Шеннона [39] — это показатель видового разнообразия, который через функцию двоичного логарифма измеряет информацию в битах, а также учитывает вероятность встречи того или иного вида по обилию:

$$H = -\sum_1^s P_i \log_2 P_i \quad \text{или} \quad H = -\sum_1^s \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N},$$

где  $P_i$  — доля  $i$ -го вида по обилию;  $S$  — число видов;  $n_i$  — численность (биомасса)  $i$ -го вида;  $N$  — общая численность (биомасса) всех видов сообщества.

Для интродукторов растений очень важно, что этот показатель применим и при анализе любых совокупностей организмов. С его помощью можно дать количественную характеристику устойчивости интродукционной популяции по её возрастным спектрам и количественно оценить устойчивость (пластичность) искусственного фитоценоза путём учёта разнообразия допустимых устойчивых состояний этой системы в пределах инварианта.

Однако этот показатель имеет весьма существенное ограничение его использования. Вероятно, индекс Шеннона "работает" только на надорганизменном уровне интеграции и не применим для оценки состояния (устойчивости) организма. Этот вывод можно сделать на основании мнения о том, что функция энтропии годится только для оценки комплекса слабозадействующих элементов [32]. К таким, по мнению А.Д. Арманда [3], относятся "слабые" системы надорганизменного уровня — популяции и биоценозы. Они реагируют на внешние воздействия структурными перестройками, тогда как "сильные" системы (организменный уровень) легко и в широких пределах меняют состояние своих подсистем и характер функционирования.

Перспективный подход к оценке информационно-энергетического состояния организмов, т. е. его устойчивости к внешним воздействиям, предлагает И.Г. Емельянов [20]. Он основан на необходимости учёта структурно-функциональной организации организмов и предполагает изучение характера корреляции отдельных органов и систем органов (признаков организма). В связи с этим вводятся индивидуальный корреляционный показатель (ICI) и показатель коррелятивной изменчивости (ECV). По изменению значений ICI можно судить об информационно-энергетическом состоянии системы и её способности к предотвращению роста энтропии. Показатель имеет методологическое обоснование и разработан для изучения состояния отдельных организмов, т. е. системы организменного уровня интеграции [21].

При изучении устойчивости биоценологического уровня организации наиболее широкое распространение получила оценка видового богатства (его не следует отождествлять с разнообразием сообществ, т. к. из двух одинаковых по числу видов сообществ одно может быть бедным, а второе — богатым благодаря разным условиям существования этих видов [20, 23]). Существует много разнообразных способов оценки видового разнообразия (индексы Маргалефа и Менхиника, Бриллюэна, Симпсона, Макинтоша), но лучшим из них, по мнению И.Г. Емельянова [20] является упомянутый выше индекс Шеннона. Он имеет много преимуществ, наиболее существенным из которых, вероятно, следует признать способность дифференцировать сообщества с одинаковым видовым богатством, но с разной структурой доминирования. Видовое разнообразие является частным случаем оценки таксономического разнообразия. Последний показатель, отражая таксономическую структуру сообщества, не позволяет количественно оценить обилие (числен-

ность) на разных таксономических уровнях. Этого недостатка лишена мультипликативная функция структурной сложности сообществ [20]:

$$C = (H_i \cdot \frac{1}{N} \sum_1^N H_i)^{\frac{1}{2}},$$

где  $H_i$  — показатель таксономического разнообразия;  $H_i$  — показатель видового разнообразия  $i$ -го таксономического уровня;  $N$  — число анализируемых уровней.

Этот интегральный показатель учитывает и таксономическую структуру сообщества, и их долевую представленность (обилие) на разных таксономических уровнях, достаточно широко апробирован в практике зоологических исследований и может найти достойное применение при моделировании устойчивых искусственных растительных сообществ и качественно-количественной оценке их организованности.

В ботанических садах и дендропарках перспективным является использование фенологических критериев устойчивости. Жизнедеятельность организмов в значительной степени проявляется в показателях их роста и развития, которые в интродукции растений используются в качестве оценки адаптационной возможности и устойчивости организмов в новых условиях. Эти процессы носят ярко выраженный ритмический характер, зависят от многих внутренних и внешних факторов и являются результатом приспособления растений к условиям существования. Фитофенологические наблюдения (визуальная регистрация сроков морфологических, а следовательно, и функциональных новообразований) имеют большое значение для познания ритма сезонных процессов растений. Они проводятся главным образом для изучения биогеографических закономерностей степени соответствия интродуцентов новым условиям среды. Смещение фенологических фаз является одним из наиболее наглядных примеров приведения в



соответствие ритму сезонных метеорологических процессов ритма сезонных явлений интродуцентов. Результаты фенонаблюдений могут быть представлены в самой разнообразной форме и являются одним из основных критериев успешности интродукции.

Соответствие эндогенных ритмов организма ритмике внешних условий достигается в результате адаптации растений. Сравнение фенологических спектров растений в условиях культуры и природных местообитаниях является наглядным показателем процесса и степени адаптации интродуцентов.

Исследование и анализ таких показателей, как смещение фенофаз, изменение их продолжительности, а также длительности всего вегетационного периода в интродукции растений связано с именем Н.А. Аврорина и его школой. Эколого-географический метод анализа итогов интродукции растений, у истоков которого стоял Полярно-альпийский ботанический сад, основан на простой и неоспоримой истине: "... успех интродукции зависит прежде всего от степени новизны для интродуцента совокупности условий среды интродукционного питомника по сравнению с его родиной, новизны её изменений в суточном и годовом цикле" [1, с. 104 – 105].

Для того, чтобы в полной мере оценить результаты адаптации растений в новых условиях необходимо установить факторы среды, к которым приспособляются растения. Этот специальный и достаточно сложный вопрос ещё не получил должного решения. Обычно для этих целей используется экспериментально-эмпирический подход, который отличается высокой трудоёмкостью и в некоторых случаях вообще не применим. Информацию о наиболее существенных экологических факторах воздействия на объект исследования, получаемую этим способом, затруднительно использовать в комплексных математических моделях прогноза. Однако основные понятия фенологии

(фенодаты и интервалы времени между ними) являются количественными. Не случайно французский естествоиспытатель Р. Реомюр в своих классических работах начала XVIII века применил математическое моделирование к биологическим сезонным явлениям [41]. Количественный характер ритмики сезонных процессов позволяет в графической форме отразить их основные закономерности в местах естественного обитания растений и районе интродукции. Например, в интродукции растений (чаще всего в целях прогнозирования успешности интродукции) получило распространение использование климатодиаграмм [10, 33] и графиков встречных кривых, характеризующих основные параметры вегетационного периода [7, 24]. Можно воспользоваться и методами математического моделирования, которые позволяют вычленить активно действующие на интродуцент факторы среды. Последнее направление получило развитие в трудах латвийских исследователей [4]. Различие основных эколого-географических особенностей района — донора интродукционного материала и места интродукции определяет характер приспособления растений к новым условиям, что очень отчётливо проявляется в смещении фенологических фаз.

Каждый ботанический сад располагает многолетними данными фенологических наблюдений за интродуцированными растениями. Однако эти результаты далеко не в полной мере востребованы и должным образом оценены. Статистическая их интерпретация чаще всего используется в практике декоративного озеленения, а в интродукции растений это направление получило развитие в работах Н.А. Аврорина и его учеников (эколого-статистические методы интродукции растений). Например, Т.В. Шулькина [40] предложила использовать в качестве критерия успеха интродукции устойчивость фенологических фаз растений; Б.Н. Головкин [14] оценивает амплитуду изменчивости ин-

тродуцентов в новых для них условиях с помощью показателя среднего квадратического отклонения от средних сроков наступления фенофаз ( $\sigma$ ). Показатель  $\sigma$  позволяет выявить степень консерватизма ритмики сезонных процессов у переселяемых растений и тем самым оценить устойчивость интродуцентов в новых условиях. Эти исследования выполнены на примере переселения травянистых многолетников на Полярный Север [14]. Впоследствии методика нашла использование и при интродукции древесно-кустарниковых растений на Крайний Север [2]. Её апробация осуществлена нами в рамках интродукционного эксперимента с травянистыми и древесно-кустарниковыми растениями природной флоры Средней Азии (виды родов *Allium* L., *Rosa* L., *Berberis* L., *Lonicera* L.). Имеются все основания полагать, что показатель  $\sigma$  является универсальным показателем устойчивости растений в новых условиях существования.

Выбор показателя среднего квадратического отклонения от средних сроков наступления фенофаз ( $\sigma$ ) определялся его возможностью сравнивать размах вариации фенодат у интродуцированных растений и таким образом оценивать амплитуду изменчивости их феноритмики (степень лабильности) в новых условиях. Вероятно, бóльшая стабильность наступления сроков отдельных фенофаз свидетельствует о бóльшем консерватизме растений и, следовательно, меньшей их интродукционной способности и устойчивости в новых условиях. Наименьшая погрешность допускается при определении сроков начала цветения растений. Как показывает опыт, это влияет на точность статистической обработки результатов [7, 13]. Поэтому в качестве критерия устойчивости растений в новых условиях целесообразно рассматривать среднее квадратическое отклонение от средних сроков начала цветения ( $\sigma$ ).

Наибольшая стабильность наступления сроков цветения характеризуется низкими

значениями показателя  $\sigma$ . Это консервативные по своей природе виды, характеризующиеся невысокой устойчивостью в новых условиях. Противоположная картина наблюдается при высоких значениях этого показателя. Показатель  $\sigma$  вычисляется по формуле:

$$\sigma = \frac{\sqrt{d}}{n-1}; \quad d = \sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n},$$

где  $\sum x$  — сумма дат начала цветения;  $n$  — число лет наблюдений [14].

В практике интродукционных исследований для характеристики устойчивости растений чаще всего используют разнообразные показатели "жизненности" организмов. Это одно из важнейших свойств растений, характеризующее интенсивность проявления жизненных процессов: роста, развития, размножения, устойчивости к неблагоприятным условиям и болезням. Дифференциация растений по жизненному состоянию рассматривается как одна из форм проявления биоразнообразия. Основы учения о жизненном состоянии видов в фитоценозах разработаны Т.А. Работновым, А.А. Урановым, Ю.А. Злобиным и их многочисленными учениками. Интродукционные аспекты этого понятия освещены в нашей работе [9], что позволяет, не останавливаясь на характеристике жизненности растений, в краткой форме изложить основные её критерии.

Понятие "жизненность" обычно рассматривается на организменном, популяционном и фитоценологическом уровнях организации живой материи и характеризует устойчивость и энергетическое состояние организмов. Критерии жизненности на разных иерархических уровнях организации принципиально отличаются, жизненное состояние особи и популяции не может оцениваться по одной универсальной шкале.

*Критерии жизненности особи (организменный уровень)* выражаются в виде разнообразных морфологических и вещественно-энергетических параметров мощности раз-





вития вегетативных и генеративных органов отдельных особей (прирост, площадь листовой поверхности, репродуктивное усилие и др.). По предложению А.А. Уранова [36], эти параметры дополнены ценотическими, роль которых играют показатели фитогенного поля особи.

*Критерии жизнестойкости популяций.* Разработанная А.А. Урановым [35, 36] система морфологических, вещественно-энергетических и ценотических параметров природных популяций и методы оценки их жизненного состояния (индекс жизнестойкости) прочно утвердились в практике интродукционных исследований. Жизнестойкость интродукционных популяций обычно определяется по соотношению ювенильных, прематурных, вегетативных, генеративных и сенильных групп особей популяции. В зависимости от этого выделяются инвазионные, нормальные и регрессивные популяции. Многочисленные исследования свидетельствуют о том, что эколого-ценотический оптимум вида наблюдается в случаях, когда интродукционная популяция характеризуется максимальным количеством генеративных особей и минимальным количеством имматурных (или ювенильных и имматурных особей вместе взятых). Это положение распространяется на растения разной эколого-биологической природы [9].

Следует отметить, что популяции — это сложные комплексы, характеризующиеся большим числом признаков. Поэтому существует большое разнообразие многочисленных критериев жизненного состояния популяций. Однако многие из них носят вторичный характер и отражают жизнестойкость лишь косвенно [25].

*Критерии жизнестойкости фитоценоза.* Основные критерии жизнестойкости популяции могут быть рассмотрены на фитоценотическом уровне. Например, возрастность фитоценоза можно оценить средневзвешенной возрастностью доминирующих популяций.

По аналогии с популяциями различают молодые, зрелые, стареющие и регрессивные фитоценозы. Такой подход очень перспективен при моделировании искусственных фитоценозов в ботанических садах и дендропарках.

На всех уровнях организации живой материи любые проявления жизнестойкости растений всегда отражают их энергетическое состояние. Уровень энергообмена определяет переход растений из одного возрастного состояния в другое. Поэтому интегральной мерой оценки устойчивости растений (независимо от уровня иерархии) может служить показатель энергетического обмена, адекватно реагирующий на изменения внешних условий. Достаточное представление о нем можно получить путем определения теплотворной способности растений калориметрическим методом, который точно отражает взаимоотношение организма и среды и может характеризовать жизненное состояние особи в популяции. Концептуальные и методические стороны изучения энергетических процессов в системе "организм — среда" подробно освещены в одной из наших работ [9] и представляют перспективное направление исследований в ботанических садах и дендропарках.

Подходы к поиску критериев оценки устойчивости растений могут быть самыми разнообразными. Их выбор определяется особенностями объектов исследования, уровнем их организации, полнотой сведений о лимитирующих жизнедеятельность организма внешних факторах, уровнем подготовки исследователя. Поиск оптимальных критериев устойчивости растений в конкретных условиях представляет собой актуальную задачу многих разделов ботанической науки. Это необходимо для достоверной оценки состояния организма во взаимодействии его со средой обитания и прогнозирования возможных его изменений.

1. *Аврорин Н.А.* Эколого-статистические методы в интродукции (по опыту Полярно-альпийского ботанического сада) // Успехи интродукции растений. — М.: Наука, 1973. — С. 102–113.
2. *Александрова Н.М., Головкин Б.Н.* Переселение деревьев и кустарников на Крайний Север. — Л.: Наука, 1978. — 116 с.
3. *Арманд А.Д.* Устойчивость (гомеостатичность) географических систем к различным типам внешних воздействий // Устойчивость геосистем. — М.: Наука, 1983. — С. 14–32.
4. *Базилевская Н.А., Мауринь А.М.* Интродукция растений, теория и практические приёмы. — Рига: Изд-во Латв. гос. ун-та, 1984. — 91 с.
5. *Бергер В.Я., Хлебович В.В.* Об абсолютном и относительном критериях устойчивости к абиотическим факторам среды // Журн. общ. биологии. — 1977. — 38, № 6. — С. 836–840.
6. *Боговин А.В.* Трансформация искусственных луговых фитоценозов и основные направления хозяйственного их использования // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. — Фрунзе: Илим, 1990. — С. 21–22.
7. *Булах П.Е.* Луки природной флоры Средней Азии и их культура в Украине. — К.: Наук. думка, 1994. — 124 с.
8. *Булах П.Е.* Устойчивость интродуцированных растений с позиции общей теории систем // Интродукція рослин. — 2000. — № 1. — С. 13–19.
9. *Булах П.Е.* Понятие "жизненность" в интродукции растений как отражение устойчивости и энергетического состояния организмов // Интродукція рослин. — 2001. — № 3–4. — С. 13–23.
10. *Вальтер Г.* Растительность земного шара/ Пер. с нем. — М.: Прогресс, 1974. — Т. 2. — 423 с.
11. *Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. — Л.: Наука, 1983. — 248 с.
12. *Васильев А.Г.* Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. — К., 1992. — 48 с. — (Препринт / АН Украины. Ин-т зоологии; 92.1).
13. *Головкин Б.Н.* Зависимость сроков фаз интродуцированных растений от метеорологических условий вегетационного периода // Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1972. — С. 73–89. — Деп. В ВИНТИ 1973, № 5494–73.
14. *Головкин Б.Н.* Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ. — Л.: Наука, 1973. — 266 с.
15. *Гордецкий А.В., Сытник К.М.* Теория разнообразия — устойчивости в экологии // VII съезд Укр. ботан. об-ва: Тез. докл. — К.: Наук. думка, 1982. — С. 438–439.
16. *Гриненко В.В., Поспелова Ю.С.* Методы определения устойчивости растений к обезвоживанию как признака приспособления к природным условиям // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. — Л.: Колос, 1976. — С. 115–122.
17. *Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М.* Краткий справочник по физиологии растений. — К.: Наук. думка, 1973. — 591 с.
18. *Гродзинский М.Д.* Устойчивость геосистем: теоретический подход к анализу и методы количественной оценки // Изв. АН СССР. Сер. географ. — 1987. — № 6. — С. 5–15.
19. *Гродзинський М.Д.* Основи ландшафтної екології. — К.: Либідь, 1993. — 224 с.
20. *Емельянов И.Г.* Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. — К., 1999. — 168 с.
21. *Емельянов И.Г., Межжерин В.А., Михалевич О.А.* Методы интегральной оценки организмов // Вестник зоологии. — 1986. — № 3. — С. 46–57.
22. *Жилиев Г.Г.* Разнообразие в популяционных системах как основа их стабильности // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. — Фрунзе: Илим, 1990. — С. 47.
23. *Загороднюк И.В., Емельянов И.Г., Хоменко В.Н.* Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // Доповіді НАН України. — 1995. — № 7. — С. 145–148.
24. *Зайцев Г.Н.* Фенология травянистых многолетников. — М.: Наука, 1978. — 150 с.
25. *Злобин Ю.А.* Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биологии. — 1981. — 42, № 4. — С. 492–505.
26. *Куркин К.А.* Критерии, факторы, типы и механизмы устойчивости фитоценозов // Ботан. журн. — 1994. — 79, № 1. — С. 3–13.
27. *Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды.* — Л.: Колос, 1976. — 318 с.



28. Минаева В.Г. Флаваноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. — Новосибирск: Наука, 1978. — 255 с.

29. Нестеров В.Г. Вопросы управления природой. — М.: Лесн. пром., 1981. — 262 с.

30. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.

31. Петрушенко В.В. Адаптивные реакции растения. Физико-химический аспект. — К.: Вища шк., 1981. — 182 с.

32. Пузаченко Ю.Г. Инвариантность геосистем и их компонентов // Устойчивость геосистем. — М.: Наука, 1983. — С. 32–41.

33. Сикура И.И. Переселение растений природной флоры Средней Азии на Украину. — К.: Наук. думка, 1982. — 207 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 фитопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. — 1975. — № 2 (134). — С. 7–34.

37. Урманцев Ю.А. Системный подход к проблеме устойчивости растений (на примере исследования зависимости содержания пигментов в листьях фасоли от одновременного действия на неё засухи и засоления) // Физиология растений. — 1979. — 26, вып. 4. — С. 762–777.

38. Шенников А.П. Введение в геоботанику. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. — 448 с.

39. Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. — М.: Изд-во иностр. лит., 1963. — 830 с.

40. Шулькина Т.В. Биология некоторых травянистых интродуцентов в Ленинграде // Тр. Бо-

тан. ин-та АН СССР. — 1970. — Сер. 6, вып. 10. — С. 131–161.

41. Шульц Г.Э. Общая фенология. — Л.: Наука, 1981. — 188 с.

42. MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // Ecology. — 1955. — 36, N 3. — P. 533–536.

43. May R.M. Stability and complexity in model ecosystems. — Princeton; New York: Princeton Univ. press, 1973. — 236 p.

## КРИТЕРІЇ СТІЙКОСТІ В ІНТРОДУКЦІЇ РОСЛИН

*П.Є. Булах*

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

На різних рівнях організації розглядаються різні критерії стійкості рослин. Аналізуються специфічні і неспецифічні (інтегральні) критерії оцінки стану організмів, показано можливість їхнього використання в інтродукції рослин.

## CRITERIA OF STABILITY IN INTRODUCTION OF PLANTS

*P.E. Bulakh*

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

At different levels of organization the various criteria of stability of plants are considered. The specific and not specific (integrated) criteria of estimate of a status organisms are analyzed, the opportunity of their use in introduction of plants is shown.