

УДК 581.14:581.522.4

П.Є. БУЛАХ

Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

ІНТЕНСИФІКАЦІЯ ЖИТТЄВИХ ПРОЦЕСІВ У РОСЛИН В УМОВАХ КУЛЬТУРИ ЯК РЕЗУЛЬТАТ ЇХ АДАПТАЦІЇ ДО НОВИХ ЧИННИКІВ СЕРЕДОВИЩА

Поняття «життєвість рослин» розглядається як характеристика інтенсивності вияву процесів їх росту і розвитку, розмноження, стійкості до екстремальних умов та хвороб тощо. На прикладі інтродукованих трав'янистих багатолітників і чагарників доведено, що в умовах культури відбувається інтенсифікація основних життєвих процесів. Це виявляється у збільшенні загальних розмірів рослин, їх вегетативних та генеративних органів, тенденції до зниження апікального домінування. Наслідком цього є прискорення процесів закладання і формування пазушних та додаткових бруньок. Спостерігається також посилення розгалуження пагонів у культивованих рослин, значне скорочення окремих вікових періодів і тривалості життя особин. Наведено приклади інтенсифікації життєвих процесів в умовах культури та в генеративній сфері рослин, які виявляються у збільшенні насіннєвої продуктивності та явищі вівіпарії. Показано, що інтенсифікація різних сторін життєдіяльності організмів завжди відображується в їх енергетичному потенціалі. З огляду на енергетичні принципи оптимального функціонування організмів та уявлення про енергозалежну природу стійкості рослин сформульовано важливе положення: показники енергетичного балансу організму, адекватно характеризуючи його стан, можуть бути використані як критерії його стійкості (критерії оптимального функціонування), причому найкращому за даних умов стану відповідає мінімальне значення показника. Тепловодна здатність рослин, визначена калориметричним методом, розглядається як інтегральна оцінка стійкості та продуктивності рослин на різних рівнях організації живої матерії. Наведено і проаналізовано в цьому контексті кількісні дані щодо енергоємності рослин, зібраних у природі та умовах культури.

Ключові слова: інтродукція рослин, життєвість, стійкість, інтенсифікація життєвих процесів, енергетичний потенціал, енергоємність рослин.

В інтродукційних дослідженнях для характеристики стійкості рослин використовують найрізноманітніші показники їх життєздатності (життєвості). Наприклад, В.П. Малеев [29], оцінюючи результати інтродукційного експерименту, перевагу віддає критеріям життєвості організмів. Підбиваючи підсумки інтродукції однорічних рослин на Полярну Північ, Г.Н. Андреев [2] бере до уваги «рівні життєвості». Показники життєвого стану інтродукованих рослин використовують В.Г. Собко і М.Б. Гапоненко [35]. Ми розглядаємо поняття «життєвість» як відображення стійкості та енергетичного стану рослин [12].

Поняття «життєвість» у ботанічних дисциплінах розглядають як характеристику інтенсивності вияву життєвих процесів (росту, роз-

витку, розмноження, стійкості до несприятливих умов і хвороб), при цьому застосовують систему матеріально-енергетичних параметрів оцінки стійкості рослин — «потужність», «приріст», «ступінь розвитку фотосинтетичної поверхні», «репродуктивне зусилля» тощо. В інтродукції рослин більшість адаптивних морфологічних і феноритмічних змін організмів пов'язані з прискоренням та інтенсифікацією життєвих процесів [12, 21]. Адаптивні перебудови інтродуцентів відображують основну тенденцію еволюційних перетворень у рослинному світі — інтенсифікацію всіх енергетичних процесів, які відбуваються в рослинах, і, зокрема, процесів, пов'язаних з морфогенезом [38].

За нашими спостереженнями, інтенсифікація життєвих процесів у трав'янистих багатолітників різного походження в умовах культури виявляється у збільшенні загального розміру

© П.Є. БУЛАХ, 2016

рослин, їх вегетативних та генеративних органів, а також у тенденції до зниження апікального домінування, внаслідок чого прискорюється процес закладання та формування пазушних і додаткових бруньок. Аналогічні процеси спостерігаються у чагарникових інтродуцентів. На прикладі видів родів *Lonicera* L., *Rosa* L. і *Berberis* L. зафіксовано посилення розгалуження рослин в умовах культури, що пояснюється ослабленням апікального домінування і підвищенням унаслідок цього ролі пазушних та додаткових бруньок.

Інтенсифікація життєвих процесів виявляється також у скороченні тривалості окремих вікових періодів. Для багатьох інтродукованих видів роду *Allium* L. секції *Rhiziridium* Donn характерна поява справжнього листка (одного чи двох) вже на першому році життя, на другому році повністю розвинені вегетативні органи, а у деяких видів (*A. schoenoprasum* L.) — також генеративні, тобто прискорюється проходження початкових етапів онтогенезу. У видів секції *Molium* Donn в умовах культури ювенільний період скорочується до 2—4 років [5, 16, 17]. Дані про скорочення тривалості ювенільного і віргінільного періодів в умовах культури наводить Н.А. Аврорін [1]. Прикладом граничного скорочення вікових періодів у інтродуцентів є явище неотенії [21]. Прискорення темпів розвитку інтродукованих рослин і скорочення тривалості життя особин у культурі відзначає Г.П. Семенова [34]. В умовах Києва сезонний цикл розвитку карпатських видів роду *Aconitum* L. відбувається в коротші терміни [40]. Багато прикладів трансформації трав'янистих багаторічників в однорічники в умовах культури наводить Б.М. Голівкін [21, 22].

Інтенсифікація життєвих процесів в умовах культури спостерігається і в генеративній сфері, що відбивається на насінній продуктивності рослин. Наприклад, у видів роду *Allium* в умовах культури кількість насінин на особину і на коробочку в більшості випадків збільшується порівняно з природними умовами [5], а явище вівіпарії (*A. caeruleum*) повністю або частково виключає фази зав'язування і дозрі-

вання насіння, що зумовлює прискорення темпів онтогенезу. Зменшення насінневої продуктивності рослин, що в умовах культури виявляється в рідкісних випадках, зазвичай пов'язане з різноманітними за формою тератологічними змінами квітки [4, 5, 26]. Це явище компенсується посиленням вегетативного розмноження рослин і збільшенням кількості листків на особину.

Наведені приклади свідчать про інтенсифікацію всіх енергетичних процесів у рослин у зв'язку з інтродукцією. Аналогічна закономірність виявляється і в процесі історичного розвитку рослин. А.П. Хохряков [38] наводить численні приклади інтенсифікації онтогенезу та процесів обміну речовин у рослин у філогенезі і вважає це явище характерним не лише для рослинного, а й для тваринного світу та біосфери в цілому. Відображенням цієї закономірності є зниження рівня ентропії та підвищення енергетичної потужності організмів [32, 36], вдосконалення ферментних систем і прискорення обміну речовин [3], інтенсифікація біогенної міграції в біосфері [18]. Інтенсифікація життєвих процесів у різних виявах властива широкому спектру явищ біологічної еволюції, окремим випадком (відображенням в інших масштабах часу) є прискорення та інтенсифікація багатьох процесів у інтродукованих рослин в онтогенезі в нових умовах існування.

Інтенсифікація різних сторін життєдіяльності організмів завжди відображується в їх енергетичному потенціалі. В зв'язку з цим доцільно згадати енергетичні принципи оптимального функціонування живих організмів. Одним з найбільш апробованих і добре розроблених є принцип економії енергії, менш відомим, але досить обґрунтованим, — принцип максимуму ентропії. Їх реалізація в інтродукційних дослідженнях розглядається в працях, присвячених обґрунтуванню та значенню інформаційно-енергетичної теорії інтродукції рослин [9, 13]. Існує багато прикладів порушення цих принципів, коли основні функції організму підпорядковуються іншому, більш потужному чиннику [20, 33]. Однак, визнаючи

всі обмеження, характерні для цих енергетичних принципів і неуніверсальний характер використання, не можна не відзначити їх позитивну роль у процесі вивчення природи стійкості живих організмів.

Одним з найчутливіших показників стану організмів щодо чинників середовища є енергетичний обмін. С.О. Гребінський [24, с. 187] зазначає, що «достовірним показником адаптації рослин є збереження здатності з найменшими витратами енергії синтезувати в несприятливих умовах основні компоненти плазми, тобто насамперед білки і ліпоїди, в кількостях, які забезпечують нормальну життєдіяльність». Пізніше Н.І. Калабухов [27] сформулював уявлення про енергетичний баланс і висловив ідею про те, що основою будь-якої адаптації є економія енерговитрат. Цю ж думку розвиває і Дж. Рігель [32], відзначаючи, що «процвітаючими» завжди є організми, які найбільш ефективно використовують джерело зовнішньої енергії, в таких випадках витрату енергії зведено до мінімуму. Інакше кажучи, «процвітаючий» організм працює «економно». Збільшення енергетичної «цінності» видів у несприятливих умовах можна розглядати як наслідок надмірного накопичення макроергетичних зв'язків у рослин. Аналіз сучасних уявлень свідчить про енергозалежну природу стійкості рослин до дії екстремальних чинників середовища. З енергетичної точки зору в умовах дії несприятливих чинників різної природи повинні істотно збільшуватися витрати енергії, зокрема, на репарацію пошкоджених структур [31, 39].

З урахуванням енергетичних принципів оптимального функціонування організмів і сучасних уявлень про енергозалежну природу стійкості можна сформулювати таке положення: показники енергетичного балансу організму, які адекватно оцінюють його стан, можуть бути використані як критерії його стійкості (критерії оптимального функціонування), причому найкращому за даних умов стану відповідає мінімальне значення показника.

В інтродукції рослин це положення, яке ґрунтується на екстремальних принципах із закладеною в них ідеєю оптимальності, має

важливе значення. В оптимальних умовах спостерігається мінімальний рівень енергетичного обміну інтродуцентів, що свідчить про збалансований стан метаболізму. Термін «оптимізація» в інтродукції рослин лише тоді набуває наукового сенсу, коли використовується як синонім понять «енергетична мінімалізація» і «максималізація ентропії». Використання ідей оптимальності для вирішення проблем переселення рослин дає змогу зрозуміти багато фактів і явищ, які не отримали пояснення в рамках існуючих теорій. У зв'язку з цим принцип оптимальності в точному розумінні (твердження про мінімум або максимум функціоналу або цільової функції) можна використовувати як ефективну наукову концепцію в інтродукції рослин [8, 10].

Якщо мінімум енергетичного обміну є «метаболічним орієнтиром», який допомагає організму обирати оптимальні умови існування [30], то завданням інтродукторів рослин є пошук відповідності між енергетичним обміном рослин та оточуючим їх середовищем. На цьому принципі можуть бути побудовані моделі штучних ценозів у ботанічних садах і дендропарках [7, 15] та сформульовані окремі положення організації охорони рідкісних і зникаючих рослин [6, 14].

Енергетичний підхід до вивчення організмів має два аспекти: екологічний і фізіологічний. Перший полягає у вивченні закономірностей споживання сонячної енергії рослинами і чинників, які їх визначають. Фізіологічний аспект передбачає вивчення механізмів трансформації енергії в організмі. Інтродукція рослин як еколого-географічна проблема припускає використання екологічного підходу.

В умовах культури, зазвичай далеких від оптимальних, енерговитрати зростають, частина з них використовується на підтримку процесів життєдіяльності ($E_{\text{ж}}$), а частина — на енергозабезпечення адаптації до несприятливих умов ($E_{\text{а}}$). Принцип енергетичного мінімуму в індивідуальному розвитку інтродуцентів має включати мінімізацію $E_{\text{а}}$, яка разом з $E_{\text{ж}}$ становить сумарні енерговитрати організму:

$$E_{\text{ж}} + E_{\text{а}} \rightarrow \min.$$

Можна стверджувати, що в умовах культури перевагу мають ті види, які певне функціональне завдання вирішують з найменшими витратами. Для рослин, які перебувають у межах норми

Таблиця 1. Енергоємність насіння, зібраного в природних умовах і культурі

Table 1. Power-consuming of the seed collected in the wild and culture

Вид	Енергоємність, кал/г абс. сух. речовини	
	Умови культури	Природні місцезнаходження
<i>Allium carolinianum</i>	4671	4598
<i>A. ramosum</i>	4520	4487
<i>A. nutans</i>	4327	4300
<i>A. caesium</i>	4723	4689
<i>A. caeruleum</i>	4797	4720
<i>A. altissimum</i>	4205	4190
<i>A. christophii</i>	4005	3976
<i>Lonicera korolkowii</i>	3796	3789
<i>L. tatarica</i>	3561	3508
<i>Rosa hissarica</i>	3695	3611
<i>R. kokanica</i>	3709	3698
<i>Berberis heteropoda</i>	4450	4393

Таблиця 2. Енергоємність інтродукованих рослин різного життєвого стану

Table 2. The power-consuming of introduced plants of different life status

Вид	Енергоємність, кал/г абс. сух. речовини	
	Високі показники життєвості	Низькі показники життєвості
<i>Allium altissimum</i>	4150	4217
<i>A. christophii</i>	3921	3986
<i>A. caesium</i>	4098	4170
<i>Lonicera tatarica</i>	3515	3590
<i>L. korolkowii</i>	3701	3782

П р и м і т к а: визначали енергоємність надземної частини рослин у фазі цвітіння (середня проба). Показники життєвості для видів роду *Allium* на рівні особини визначали візуально за показником потужності розвитку вегетативних та генеративних органів, на популяційному — за співвідношенням особин різного вікового стану. Життєвість видів роду *Lonicera* визначали за приростом пагонів рослин у період їх активного росту.

реакції на чинники зовнішнього середовища, функціональним завданням (цільовою функцією) є структуроутворення, спрямоване на збереження виду. За межами норми реакції цільовою функцією стає збереження стійкості структури як цілісної системи [11, 25]. Тому перспективною є розробка енергетичної шкали стійкості інтродукованих рослин.

Стійкість рослин безпосередньо пов'язана з їх продуктивністю. Взаємозалежність цих понять виявляється на різних ієрархічних рівнях. Продуктивність — еволюційно сформована ознака, яка характеризує взаємовідносини організму та умов зовнішнього середовища. Це положення, встановлене Ч. Дарвіном, дало підставу для висновку про те, що найголовніший результат боротьби за існування — не тільки і не стільки збереження життя окремо взятої особини, скільки її успіх у забезпеченні себе потомством. Ця гіпотеза знайшла відображення в еволюційному вченні, в якому адаптивна цінність особин розглядається за внеском у генофонд наступного покоління. Живий організм в біології — це складна функціональна енергетична система. Її біомаса визначається як у вагових, так і в енергетичних одиницях. Однак енергетичний показник використовують порівняно рідко [23, 28]. У літературі є дані про середній вміст калорій у рослинному матеріалі (4 ккал на 1 г абсолютно сухої маси). Цей енергетичний еквівалент широко застосовують при розрахунках потоків енергії між компонентами екосистем [37]. Аналіз літературних даних і власні результати багаторічного вимірювання енергоємності трав'янистих і деревно-чагарникових рослин у різних екологічних умовах дають підставу для сумніву в обґрунтованості використання цього «універсального» єдиного показника.

Таким чином, інтегральною мірою оцінки стійкості та продуктивності рослин на різних рівнях організації живої матерії може бути показник енергетичного обміну, який адекватно реагує на зміну зовнішніх умов. Достатнє уявлення про нього можна отримати шляхом визначення теплотворної здатності рослин калориметричним методом (фіксація енергії, яка

вивільняється при спалюванні (повному окисненні) рослинного матеріалу). Зазначений показник досить точно відображає взаємовідношення організму та середовища і може характеризувати життєвий стан особини в популяції або популяції у фітоценозі.

Наші дослідження енергоємності рослин (1993—1999; 2013—2014) проведено на рівні особин і природних та інтродукційних популяцій. Для аналізів залучено матеріал, зібраний у природних умовах (експедиції, делектуси, обмін насінням і посадковим матеріалом) та умовах культури (експозиційні ділянки відділу ландшафтного будівництва, ботаніко-географічна ділянка «Середня Азія і Казахстан»). Результати визначення теплотворної здатності рослин наведено в табл. 1 і 2.

Кількісні значення калорійності рослин у більшості випадків корелюють з вмістом у них органічних речовин. Якщо вищим є вміст органічних сполук, то більшим є значення калорійності рослин і навпаки. Цю залежність встановлено на прикладі планктонних організмів [19]. За нашими даними, вона має універсальний характер. Можна стверджувати, що існує лінійна залежність між вмістом органічних речовин у рослинах (X) та їх калорійністю (Y). Вона описується рівнянням: $Y = 0,0635X - 0,4332$, розрахованим за методом найменших квадратів. Це рівняння з урахуванням середньоквадратичного відхилення ($\sigma = \pm 0,27$) можна використовувати для приблизних розрахунків калорійності рослин. Наприклад, для *Allium christophii* Trautv. вміст загальних органічних речовин у насінні (X), розрахований за рівнянням (при значенні $Y = 4,005$ ккал/г) і визначений нами біохімічним методом, має майже однакове значення (близько 70 %).

Аналіз отриманих результатів та літературних джерел дає підставу зробити такі висновки:

1) один і той самий вид рослин, незалежно від умов зростання, акумулює певну кількість енергії. Рівень енергоємності є видоспецифічним показником і може знайти застосування в систематиці рослин. Він характеризується певним діапазоном або видовою нормою з верхньою і нижньою межами;

2) несприятливі зміни умов існування рослин у природних або інтродукційних популяціях спричиняють підвищення рівня їх енергоємності в межах видової особливості. Екстремальні впливи можуть призвести до перевищення порогу енергоємності видів, що є причиною їх зникнення зі складу ценозів;

3) показник енергоємності статистично значущо характеризує стійкість рослин на рівні особин та популяцій і може використовуватися при підбитті підсумків інтродукції для характеристики стану організмів у нових умовах. Мінімальне значення цього показника зазвичай відповідає еколого-фітоценотичному оптимуму виду;

4) очевидно, що стійкість штучного фітоценозу залежить від здатності його компонентів запасати певну кількість енергії. Зникнення видів з його складу спричинене низьким рівнем їх енергетичного потенціалу. Ці положення можуть бути використані для розробки принципів моделювання штучних фітоценозів і стратегії охорони рідкісних та зникаючих рослин у ботанічних садах і дендропарках;

5) для приблизних розрахунків калорійності рослин можуть бути використані дані про вміст у них органічних речовин.

1. Аврорин Н.А. Переселение растений на Полярный север. Эколого-географический анализ / Н.А. Аврорин. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 286 с.
2. Андреев Г.Н. Об уровнях жизнеспособности интродуцентов // Ботанические исследования в Субарктике / Г.Н. Андреев. — Апатиты, 1974. — С. 23—28.
3. Благоевещенский А.В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений / А.В. Благоевещенский. — М.: Изд-во АН СССР, 1950. — 271 с.
4. Булах П.Е. Тератогенез интродуцированных видов рода лук / П.Е. Булах // Рекомендации по размножению интродуцированных растений на основании изучения их биологии индивидуального развития. — К., 1988. — С. 27—28.
5. Булах П.Е. Луки природной флоры Средней Азии и их культура в Украине / П.Е. Булах. — К.: Наук. думка, 1994. — 124 с.
6. Булах П.Е. Энергетическая концепция сохранения генофонда редких и исчезающих видов в ботанических садах / П.Е. Булах // Охрана генофонду рослин в Україні: Тези доп. наук. конф. (Кривий Ріг, травень 1994). — Донецьк, 1994. — С. 111—112.

7. Булах П.Е. Искусственные фитоценозы в ботсадах в свете энергетической концепции / П.Е. Булах // Ботанические сады — центры сохранения биологического разнообразия мировой флоры: Тез. докл. сессии Совета ботан. садов Украины. — Ялта, 1995. — С. 23—24.
8. Булах П.Е. Методические аспекты оптимизации интродукционных исследований / П.Е. Булах // Интродукция растений. — 1999. — № 2. — С. 15—21.
9. Булах П.Е. Информационно-энергетическая теория интродукции растений / П.Е. Булах // Интродукция растений. — 1999. — № 3-4. — С. 22—29.
10. Булах П.Е. Принцип оптимальности как важнейшая парадигма интродукции растений / П.Е. Булах // Бюл. Никит. ботан. сада. — 1999. — Вып. 79. — С. 19—23.
11. Булах П.Е. Устойчивость интродуцированных растений с позиции общей теории систем / П.Е. Булах // Интродукция растений. — 2000. — № 1. — С. 13—19.
12. 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.
13. Булах П.Е. Значение информационно-энергетической теории и основные перспективы ее использования в интродукции растений / П.Е. Булах // Интродукция растений. — 2003. — № 1-2. — С. 55—64.
14. Булах П.Е. Сохранение фитогеофонда с позиций информационно-энергетической теории / П.Е. Булах // Охрана редких видов растений: проблемы и перспективы. Материалы Междунар. науч. конф. — Харьков, 2004. — С. 25—27.
15. Булах П.Е. Математическое моделирование как метод интродукционного прогнозирования / П.Е. Булах // Интродукция растений. — 2009. — № 4. — С. 3—10.
16. Булах П.Е. Изучение онтогенеза видов рода *Allium* флоры Средней Азии в культуре / П.Е. Булах, И.И. Сикура // Изучение онтогенеза интродуцированных видов природных флор в ботанических садах (Теоретические и методические аспекты, результаты изучения) — К., 1992. — С. 13—25.
17. Булах П.Е. Теория устойчивости в интродукции растений / П.Е. Булах, Н.И. Шумик. — К.: Наук. думка, 2013. — 151 с.
18. Вернадский В.И. Эволюция видов и живое вещество / В.И. Вернадский // Природа. — 1928. — № 3. — С. 39—85.
19. Владимирова К.С. Мелководья Кременчугского водохранилища / К.С. Владимирова, Л.Н. Зимбалевская, Н.В. Пикуш и др. — К.: Наук. думка, 1979. — 284 с.
20. Голицын Г.А. Гармония и алгебра живого / Г.А. Голицын, В.М. Петров. — М.: Знание, 1990. — 127 с.
21. Головкин Б.Н. Феноритмические и морфологические аспекты адаптации травянистых интродуцированных растений в процессе акклиматизации / Б.Н. Головкин // Экология. — 1978. — № 2. — С. 14—19.
22. Головкин Б.Н. Культурный ареал растений / Б.Н. Головкин. — М.: Наука, 1988. — 184 с.
23. Голубев В.Н. Опыт калориметрического изучения динамики продуктивности надземной части растительности Крымской яйлы / В.Н. Голубев, Л.В. Махаева, С.К. Кожевникова // Ботан. журн. — 1967. — Т. 52, № 9. — С. 1307—1320.
24. Гребинский С.О. Физиолого-биохимические особенности горных растений / С.О. Гребинский // Успехи современной биологии. — 1944. — Т. 18, вып. 2. — С. 165—193.
25. Заименко Н.В. Структурно-функциональные основы конструирования заменителей почвы / Н.В. Заименко. — К.: Б. и., 1998. — 216 с.
26. Иващенко Г.А. О тератологии некоторых видов рода лук в западном Тянь-Шане / Г.А. Иващенко, П.Е. Булах // Интродукция и акклиматизация растений. — 1984. — № 2. — С. 11—15.
27. Калабухов Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации / Н.И. Калабухов // Журн. общ. биол. — 1946. — Т. 7, № 6. — С. 417—434.
28. Коржинский Я.С. Калориметрические исследования фитомассы биогеоценозов Карпат / Я.С. Коржинский // Тез. докл. V делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. — К.: Изд-во АН УССР, 1973. — С. 265—266.
29. Малеев В.П. Теоретические основы акклиматизации растений: Приложение к Трудам по прикладной ботанике, генетике и селекции / В.П. Малеев. — Л.: Сельхозгиз, 1933. — 262 с.
30. 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.
31. Петрушенко В.В. Биоэнергетическое обоснование закономерностей ответных реакций растений при их интродукции в новые условия внешней среды / В.В. Петрушенко, Н.Я. Николаева // Интродукция растений на початку XXI ст., досягнення і перспективи: Матер. Міжнар. наук. конф. — К., 2005. — С. 49—51.
32. Ригель Дж. Энергия, жизнь и организм / Дж. Ригель. — М.: Мир, 1967. — 198 с.
33. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии / Р. Розен. — М.: Мир, 1969. — 216 с.
34. Семёнова Г.П. Интродукция редких растений как один из методов ускоренного изучения их онтогенеза / Г.П. Семёнова // Рекомендации: онтогенез высших цветковых растений. — К., 1989. — С. 117—122.
35. Собко В.Г. Интродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України / В.Г. Собко, М.Б. Гапоненко. — К.: Наук. думка, 1996. — 283 с.

36. Фокс Р. Энергия и эволюция жизни на Земле / Р. Фокс. — М.: Мир, 1992. — 216 с.
37. Фрей Т.А. Калорийность растительных компонентов еловой экосистемы на стационаре Вооромая (Эстония) / Т.А. Фрей // Тез. докл. V делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. — К.: Изд-во АН УССР, 1973. — С. 283—285.
38. Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений / А.П. Хохряков. — Новосибирск: Наука, 1975. — 202 с.
39. Энергетические аспекты устойчивости растений. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. — 138 с.
40. Юдин С.И. Сезонный ритм развития карпатских аконитов в условиях Киева / С.И. Юдин, П.Е. Булах // Рекомендации: онтогенез высших цветковых растений. — К., 1989. — С. 163.

REFERENCES

1. *Avrorin, N.A.* (1956), Pereselenie rastenij na Poljarnyj sever. Jekologo-geograficheskij analiz [The relocation of plants in the Arctic north. Ecological and geographical analysis]. М., L.: Izd-vo AN SSSR, 286 p.
2. *Andreev, G.N.* (1974), Ob urovnjah zhiznesposobnosti introducentov [The levels of viability of exotic species]. Botanicheskie issledovanija v Subarktike [Botanical research in Subarctic]. Apatity, pp. 23—28.
3. *Blagoveshenskij, A.V.* (1950), Biohimicheskie osnovy jevoljucionnogo processa u rastenij [Biochemical basis of the evolutionary process in plants]. М.: Izd-vo AN SSSR, 271 p.
4. *Bulah, P.E.* (1988), Teratogenez introducirovannyh vidov roda luk [Teratogenesis of introduced species of onion]. Rekomendacii po razmnozheniju introducirovannyh rastenij na osnovanii izuchenija ih biologii individual'nogo razvitija [Recommendations for breeding of introduced plants by studying their biology of individual development], К., pp. 27—28.
5. *Bulah, P.E.* (1994), Luki prirodnoj flori Srednej Azii i ih kultura v Ukraine [Onions natural flora of Central Asia and their culture in Ukraine]. К.: Nauk. dumka, 124 p.
6. *Bulah, P.E.* (1994), Jenergeticheskaja koncepcija sohranenija genofonda redkih i ischezajushhijh vidov v botanicheskijh sadah [Energy concept of genetic conservation of rare and endangered species in the botanical gardens]. Ohorona genofondu roslin v Ukraini. Tezi dop. nauk. konfer. (Krivij Rig, traven 1994) [Public gene pool of plants in Ukraine. Theses. Science. konfer. (Kryvyi Rih, May 1994)], Doneck, pp. 111—112.
7. *Bulah, P.E.* (1995), Iskusstvennye fitocenozy v botsadah v svete jenergeticheskoi koncepcii [Artificial plant communities in the gardens of the boat in the light of the synergetic concept]. Botanicheskie sady — centry sohranenija biologicheskogo raznoobrazija mirovoj flory. Tez. dokl. sessii Soveta botan. sadov Ukrainy [Botanical gardens — conservation of biological diversity centers of the world flora. Proc. session of the bot. gardens Ukraine]. Jalta, pp. 23—24.
8. *Bulah, P.E.* (1999), Metodicheskie aspekty optimizacii introdukcionnyh issledovanij [Methodological aspects of optimization studies of the introduction]. Introdukcija roslin [Plant Introduction], N 2, pp. 15—21.
9. *Bulah, P.E.* (1999), Informacionno-jenergeticheskaja teorija introdukcii rastenij [Information-energy theory of plant introduction]. Introdukcija roslin [Plants Introduction], N 3-4, pp. 22—29.
10. *Bulah, P.E.* (1999), Princip optimalnosti kak vazhnejshaja paradigma introdukcii rastenij [The principle of optimality as a major paradigm plant introduction]. Bjul. Nikit. botan. Sada [Bull. Nikita. Botan. Garden], vyp. 79, pp. 19—23.
11. *Bulah, P.E.* (2000), Ustojchivost' introducirovannyh rastenij s pozicii obshej teorii sistem [The stability of introduced plants from the perspective of general systems theory]. Introdukcija roslin [Plants Introduction], N 1, pp. 13-19.
12. *Bulah, P.E.* (2001), Ponjatje "zhiznennost" v introdukcii rastenij kak otrazhenie ustojchivosti i jenergeticheskogo sostojanija organizmov [The concept of "life" in the introduction of plants and as a reflection of the stability of the energy state of the organism]. Introdukcija roslin [Plants Introduction], N 3-4, pp. 13—23.
13. *Bulah, P.E.* (2003), Znachenie informacionno-energeticheskoi teorii i osnovnye perspektivy ejo ispolzovanija v introdukcii rastenij [The value of information-energy theory and the main prospects of its use in plant introduction]. Introdukcija roslin [Plants Introduction], N 1-2, pp. 55—64.
14. *Bulah, P.E.* (2004), Sohranenie fitogenofonda s pozicij informacionno-jenergeticheskoi teorii [Save web gene pool from the standpoint of information-energy theory]. Ohrana redkih vidov rastenij: problemy i perspektivy. Materialy Mezhdunar. nauch. Konferencii [Protection of rare species of plants: problems and prospects. Proceedings of the Intern. scientific. conference]. Kharkov, pp. 25—27.
15. *Bulah, P.E.* (2009), Matematicheskoe modelirovanie kak metod introdukcionnogo prognozirovannija [Mathematical modeling as a method of introduction prediction]. Introdukcija roslin [Plant Introduction], N 4, pp. 3—10.
16. *Bulah, P.E. and Sikura, I.I.* (1992), Izuchenie ontogeneza vidov roda Allium flory Srednej Azii v kulture [Study ontogeny of the species Allium the flora of Central Asia in the culture]. Izuchenie ontogeneza introducirovannyh vidov prirodnyh flor v botanicheskijh sadah (Teoreticheskie i metodicheskie aspekty, rezultaty izuchenija) [The study of ontogeny of introduced species of natural flora in the botanical gardens (Theoretical and methodological aspects, results of the study)]. К., pp. 13—25.

17. *Bulah, P.E. and Shumik, N.I.* (2013), Teorija ustojchivosti v introdukcii rastenij [Theory of stability in plant introduction]. K.: Nauk. dumka, 151 p.
18. *Vernadskij, V.I.* (1928), Jevoljucija vidov i zhivoe veshstvo [Evolution of species and living matter]. Priroda [Nature], N 3, pp. 39—85.
19. *Vladimirova, K.S., Zimbalevskaja, L.N., Pikush, N.V. i dr.* (1979), Melkovodja Kremenchugskogo vodohranishha [Shoal of Kremenchug reservoir]. K.: Nauk. dumka, 284 p.
20. *Golicyn, G.A. and Petrov, V.M.* (1990), Garmonija i algebra zhivogo [Harmony and algebra of live]. M.: Znanie, 127 p.
21. *Golovkin, B.N.* (1978), Fenoritmicheskie i morfologicheskie aspekty adaptacii travjanistykh introducentov v processe akklimatizacii [Phenology-rhythmical and morphological aspects of the adaptation of herbaceous plant introductions during acclimatization]. Jekologija [Ecology], N 2, pp. 14—19.
22. *Golovkin, B.N.* (1988), Kultigennyj areal rastenij [Kultigenny area of plant]. M.: Nauka, 184 p.
23. *Golubev, V.N., Mahaeva, L.V. and Kozhevnikova, S.K.* (1967), Opyt kalorimetriceskogo izuchenija dinamiki produktivnosti nadzemnoj chasti rastitelnosti Krymskoj jajly [Experience calorimetric study the dynamics of productivity of the aerial part of the vegetation of the Crimean plateau]. Botan. zhurn. [Botanical Journal], vol. 52, N 9, pp. 1307—1320.
24. *Grebinskij, S.O.* (1944), Fiziologo-biohimicheskie osobnosti gornyh rastenij [Physiological and biochemical characteristics of mountain plants]. Uspehi sovremennoj biologii [The successes of modern biology], vol. 18, vyp. 2, pp. 165—193.
25. *Zaimenko, N.V.* (1998), Strukturno-funkcionalnye osnovy konstruirovaniya zamenitelej pochvy [Structural and functional design principles of soil substitutes]. K.: B. i., 216 p.
26. *Ivashhenko, G.A. and Bulah, P.E.* (1984), O teratologii nekotorykh vidov roda luk v zapadnom Tjan-Shane [About teratology some species of onion in the Western Tien Shan]. Introdukcija i akklimatizacija rastenij [Introduction and acclimatization of plants], N 2, pp. 11—15.
27. *Kalabuhov, N.I.* (1946), Sohranenie jenergeticheskogo balansa organizma kak osnova processa adaptacii [Saving energy balance of the body as the basis of the adaptation process]. Zhurn. obshh. biologii [Journal of General Biology], vol. 7, N 6, pp. 417—434.
28. *Korzhinskij, Ja.S.* (1973), Kalorimetricheskie issledovanija fitomassy biogeocenozov Karpat [Calorimetric studies of a biomass biogeocenosis Carpathians]. Tez. dokl. V delegat. sezda Vsesojuz. botan. o-va [Abstracts of V delegate. All-Union Congress of Botany Society]. K.: Izd-vo AN USSR, pp. 265—266.
29. *Maleev, V.P.* (1933), Teoreticheskie osnovy akklimatizacii rastenij: Prilozhenie k Trudam po prikladnoj botanike, genetike i selekcii [Theoretical foundations of acclimatization of plants: Annex to the Bulletin of applied botany, genetics and breeding]. L.: Selhhozgis, 262 p.
30. *Ozernjuk, N.D.* (1988), Princip jenergeticheskogo minimuma v ontogeneze i ustojchivost' processov razvitiija [The principle of energy minimum in ontogeny and sustainability of development processes]. Zhurn. obshh. biologii [Journal of General Biology], vol. 49, N 4, pp. 552—562.
31. *Petrushenko, V.V. and Nikolaeva, N.Ja.* (2005), Biojenergeticheskoe obosnovanie zakonomernostej otvetnykh reakcij rastenij pri ih introdukcii v novye uslovija vneshnej sredy [Energy study patterns of responses of plants at their introduction to the new environmental conditions]. Introdukcija roslin na pochatku XXI st., dosjagnennja i perspektivi: Mater. Mizhnar. Nauk. konf. [Introduction plants at the beginning of the XXI century, Achievements and prospects: Mater. Intern. Science. Conf.]. K., pp. 49—51.
32. *Rigel, Dzh.* (1967), Jenergija, zhizn i organizm [Energy, life and organism]. M.: Mir, 198 p.
33. *Rozen, R.* (1969), Princip optimalnosti v biologii [The principle of optimality in biology]. M.: Mir, 216 p.
34. *Semjonova, G.P.* (1989), Introdukcija redkih rastenij kak odin iz metodov uskorennoho izuchenija ih ontogeneza [Introduction of rare plants as a method of accelerated learning their ontogeny]. Rekomendacii: ontogenez vysshih cvetkovyh rastenij [Recommendations: ontogeny of flowering plants.]. K., pp. 117—122.
35. *Sobko, V.G. and Gaponenko, M.B.* (1996), Introdukcija ridkisyh i znikajuchih roslin flori Ukrayini [Introduction of rare and endangered flora Ukraine flowering plants]. K.: Nauk. dumka, 283 p.
36. *Foks, R.* (1992), Jenergija i jevoljucija zhizni na Zemle [The energy and the evolution of life on Earth]. M.: Mir, 216 p.
37. *Frej, T.A.* (1973), Kalorijnost rastitelnykh komponentov elovoj jekosistemy na stacionare Vooromaa (Jestonija) [Calorie plant components business ecosystem at the hospital Vooromaa (Estonia)]. Tez. dokl. V delegat. sezda Vsesojuz. botan. o-va [Abstracts of V delegate. All-Union Congress of Botany Society]. K.: Izd-vo AN USSR, pp. 283—285.
38. *Khohrjakov, A.P.* (1975), Zakonomernosti jevoljucii rastenij [Patterns of plant evolution]. Novosibirsk: Nauka, 202 p.
39. *Jenergeticheskie aspekty ustojchivosti rastenij [Energy aspects of plant resistance] (1986).* Kazan: Izd-vo Kazanskogo un-ta, 138 p.
40. *Judin, S.I. and Bulah, P.E.* (1989), Sezonnij ritm razvitiija karpatskikh akonitov v uslovijah Kieva [The seasonal rhythm of the Carpathian aconite under Kiev]. Rekomendacii: ontogenez vysshih cvetkovyh rastenij [Recommendations: ontogeny of higher flowering plants], K., p. 163.

Рекомендував до друку С.І. Кузнецов
Надійшла до редакції 29.12.2015 р.

П.Е. Булах

Национальный ботанический сад
имени Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

**ИНТЕНСИФИКАЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ
ПРОЦЕССОВ У РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ
КУЛЬТУРЫ КАК РЕЗУЛЬТАТ ИХ АДАПТАЦИИ
К НОВЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ**

Понятие «жизненность растений» рассматривается как характеристика интенсивности проявления процессов их роста и развития, размножения, устойчивости к экстремальным условиям и болезням. На примере интродуцированных травянистых многолетников и кустарников доказано, что в условиях культуры происходит интенсификация основных жизненных процессов. Это проявляется в увеличении общих размеров растений, их вегетативных и генеративных органов, тенденции к снижению апикального доминирования. Следствием этого является ускорение процессов заложения и формирования пазушных и придаточных почек. Наблюдается также усиление ветвления побегов у культивируемых растений, значительное сокращение отдельных возрастных периодов и продолжительности жизни особей. Приведены примеры интенсификации жизненных процессов в условиях культуры и в генеративной сфере растений, которые проявляются в увеличении семенной продуктивности и явлении вивипарии. Показано, что интенсификация разных сторон жизнедеятельности организмов всегда находит отражение в их энергетическом потенциале. Принимая во внимание энергетические принципы оптимального функционирования организмов и представления об энергозависимой природе устойчивости растений, сформулировано важное положение: показатели энергетического баланса организма, адекватно характеризующие его состояние, могут использоваться как критерии его устойчивости (критерии оптимального функционирования), причем лучшему в данных условиях состоянию отвечает минимальное значение этого показателя. Теплотворная способность растений, определенная калориметрическим методом, рассматривается как интегральная оценка устойчивости и продуктивности растений на разных уровнях организации живой материи. Приведены и проанализированы в этом контексте количественные данные об энергоёмкости растений, собранных в природе и условиях культуры.

Ключевые слова: интродукция растений, жизненность, устойчивость, интенсификация жизненных процессов, энергетический потенциал, энергоёмкость растений.

P.E. Bulakh

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

**INTENSIFICATION OF LIFE
PROCESS IN PLANTS UNDER CULTURE
AS A RESULT OF THEIR ADAPTATION
TO NEW ENVIRONMENTAL FACTORS**

The concept of «vitality of plants» is seen as a characteristic intensity manifestation process of growth and development, reproduction, resistance to extreme conditions and diseases. The example introduced herbaceous perennials and shrubs proved that a culture is the intensification of basic life process. This is reflected in the increase of the overall size of the plants and their vegetative and generative organs downward trend apical dominance, resulting in the acceleration of foundation and formation of axillary and adventitious buds. There also enhance branching shoots of cultivated plants, a significant reduction in age-specific life stages and individuals. Examples intensification of vital process in terms of culture and generative sphere of plants which are shown to increase seed productivity and vivipariy phenomenon.

It is shown that the intensification of various aspects of life organisms always reflected in their energy potential. Whereas energy principles optimal functioning of organisms and understanding of the volatile nature of plant resistance, formulated the important provision: indicators of energy homeostasis, adequately describing his condition, can be used as a criterion for its sustainability (criterion optimal functioning), the best in these conditions the state is responsible at least this indicator. The heating value of the plants specified colorimetric method is considered as integral assessment of the stability and performance of plants at different levels of organization of living matter. Presented and analyzed in this context quantitative data power consumption of plants collected in nature and circumstances of culture.

Key words: introduction of plants, vitality, stability, intensification of life process, energy potential, power-consuming of plants.