

**ФУНКЦИОНАЛЬНОСТЬ  
АРХИТЕКТОНИКИ КРОНЫ  
ЗЕЛЕНОЙ ВОДОРОСЛИ БРИОПСИС  
(*Bryopsis hypnoides* Lamour),  
(ЧЕРНОЕ МОРЕ)**

*A.B. Празукин*

Институт биологии южных морей  
им. А. О. Ковалевского НАН Украины  
г. Севастополь, пр. Нахимова, 2  
*E-mail:prazukin@mail.ru*

*Рассмотрена архитектоника кроны полу-сферической формы куста слоевища бриопсиса гипнообразного (*Bryopsis hypnoides*) высотой 4 см. Основная масса растения (63%) сосредоточена вблизи верхней границы кронового пространства, т. е. в условиях наилучшего обеспечения ФАР, и здесь наблюдается не высокая плотность биомассы (0,39 – 1,03 мг(сух)/см<sup>3</sup>), в центре кроны – 4,04 мг(сух)/см<sup>3</sup>. С глубиной кроны снижается интенсивность фотосинтеза элементов растения с 6,9 до 0,82 мкгСм<sup>-2</sup>ч<sup>-1</sup>. Интенсивность потока углерода, рассчитанная относительно полусферической поверхности кроны составляет 4,41 мкгС см<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup> и мало меняется на протяжении одного сантиметра от границы кронового пространства. Обсуждается функциональность архитектоники кроны куста слоевища бриопсиса.*

**Введение.** Интерес к архитектонике наземных растений и фитоценозов главным образом сложился в связи с потребностью получения высоких и прогнозируемых урожаев сельскохозяйственных культур [1, 2]. Тогда как в силу специфики аквакультуры многоклеточных водорослей и особенностю использования их природных зарослей интерес к архитектонике водных растений [3 – 9] и их естественных ценозов не получил должного внимания.

Роль архитектоники растений рассматривается в основном в сомнутых ценозах, причем главным образом в отношении трансформации, приходящей к пологу радиации и ее распределению по вертикальному профилю, в зависимости от распределения фитоэлементов и их активности [1, 2]. Между тем, такая постановка вопроса вполне оправдана и для крон отдельно стоящих растений.

Цель данной работы – рассмотреть функциональность архитектоники (формы) кроны черноморской, зеленой водоросли бриопсис гипнообразного (*Bryopsis hypnoides* Lamour).

В нашем случае под «формой» растения понимается как та внешняя объемная фигура, в которую оно вписывается – крона, так и «внутренняя», образуемая поверхностью его структурных элементов.

**Материал и методы.** Слоевища бриопсиса гипнообразного (*Bryopsis hypnoides* Lamour) отбирали в августе 2006 г. с глубины 2 м в защищенном от волн участке побережья в районе радиобиологического корпуса ИнБЮМ, г. Севастополь<sup>1</sup>. Измеряли биометрические характеристики крон растений [4, 7, 9]. После суточной адаптации в условиях лаборатории одно слоевище бриопсиса (рис. 1 а) помещали в стеклянный аквариум с 5 л морской воды, в которой был растворен меченный по углероду бикарбонат натрия ( $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ ) (100 мкКи/л). pH морской воды за время эксперимента оставалась на уровне 8,2. Температура воды за время опыта изменялась с 25°C до 26°C. Величина мощности солнечного излучения над поверхностью воды в аквариуме колебалась в пределах 6,75 – 8,68 мВт см<sup>-2</sup>.

После окончания трехчасовой экспозиции (с 11 ч до 14 ч) отмытые от радиоактивного раствора (вначале морской, а затем дистиллированной водой, вода подкислялась) растение разделяли на крупные сложно разветвленные «побеги» (рис. 1 г) и на пучки из мало разветвленных «побегов» (рис. 1 б, в). После небольшого подсушивания «побеги», начиная с верхушки, расчленяли на отдельные горизонтальные участки с шагом (h) 2 – 5 мм (рис. 1 б – г) и далее высушивали (105°C) до постоянного веса и радиометрировали. Интенсивность видимого фотосинтеза рассчитывали на единицу массы ( $\mu_w$ , мкгС мг<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>).

**Результаты и обсуждение.** Для слоевища бриопсиса характерна как сферическая, так и полусферическая форма кронового пространства (рис. 1, [9]). В последнем случае боковая поверхность фигуры (кроны,  $S_{n+1}$ ) в два раза больше площади основания

<sup>1</sup> Автор выражает благодарность сотрудникам ИнБЮМ, к.б.н. И. К. Евстигнеевой за определение систематического положения изучаемого вида водорослей и к.б.н. С. А. Ковардакову за отбор материала.

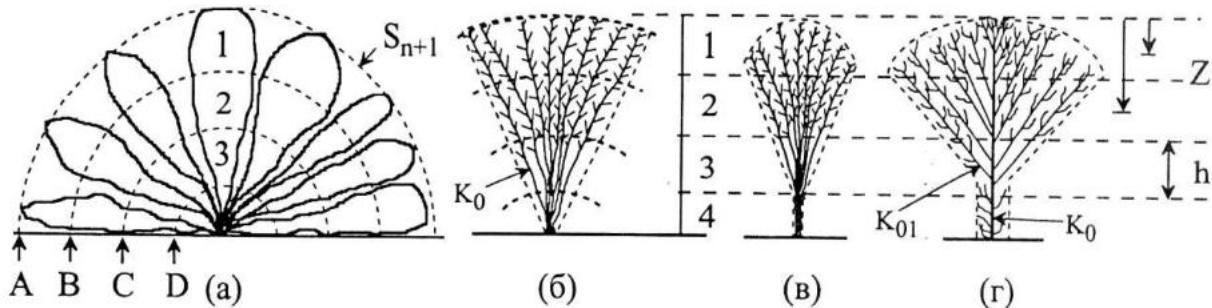


Рисунок 1 – Схемы структурной организации кронового пространства (а) бриопсиса гипнообразного (*Bryopsis hypnoides*) и субкроновых пространств, организованных пучками из мелких мало разветвленных «побегов» (б, в) или одним крупным сложно разветвленным «побегом» (г). Условные обозначения: 1 – 4 – концентрические слои (КС) кронового пространства,  $h$  – ширина КС;  $Z$  – расстояние от верхней границы кронового пространства или от верхушки «побега» до середины любой КС или до любого участка «побега»;  $S_{n+1}$  – внешняя поверхность кронового пространства;  $K_0$ ,  $K_{01}$  – осевые структуры нулевого и первого порядка. Остальные обозначения в тексте

( $S_0$ ), а значит, поступление ФАР больше по отношению к горизонтальной поверхности. Реально величина поглощенной ФАР зависит от величины поверхности растения ( $S_n/S_0$ ), от ее распределения по глубине кроны и от ее эффективности работы. Перечисленные характеристики напрямую связаны с формой и размером кронового пространства. Другими словами, между энергетикой растения и его архитектоникой существуют физически обоснованные взаимосвязи. Формально ( $V_{n+1}/S_{n+1}$ ) для полусфера с радиусом  $R$  4 см (форма и размеры изучаемой нами кроны бриопсиса,

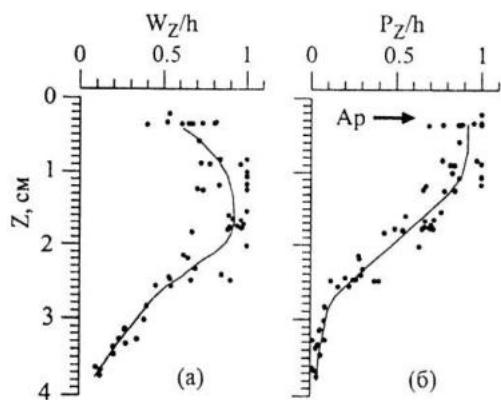


Рисунок 2 – Распределение фитомассы ( $W_z/h$ , а) и скорости фотосинтеза ( $P_z/h$ , б) по вертикальному профилю пучков «побегов» бриопсиса *B. hypnoides* от верхушки к основанию.  $W_z/h$  и  $P_z/h$  – нормированы по их максимальным величинам. Ап – положение верхушки пучка побега. Остальные обозначения на рис. 1

рис. 1) толщина активного поглощения ФАР составляет 1,3 см. Реально, как мы

увидим ниже, она немного больше.

Радиальное расположение «побегов» слоевища в объеме полусфера (рис. 1 а) позволяет растению оптимальным образом осваивать пространство. По вертикальному профилю отдельно взятого «побега» или пучка «побегов» масса растения ( $W_z/h$ ) изменяется неравномерно (рис. 2 а), максимум располагается примерно на расстоянии 1 – 2 см от верхушки. Верхняя и средняя части побегов формируются осевыми структурами с относительно высокими значениями удельной поверхности ( $S/V$ , 100 – 200  $\text{cm}^{-1}$ ), а значит с потенциально возможными высокими величинами интенсивности фотосинтеза. Тогда как нижняя часть побегов формируется структурами с относительно низкими значениями  $S/V$  ( $16 – 100 \text{ cm}^{-1}$ ).

Как следует из рисунка 3, максимальные величины интенсивности фотосинтеза ( $\mu_w$ ) наблюдаются в верхушечной части побега. С расстоянием от верхушки к основанию «побега», а значит с глубиной ( $Z$ , см) кроны,  $\mu_w$  не линейно снижается. Связь  $\mu_w$  с  $Z$  описывается уравнением:  $\mu_w = 8.675 * 0.554^Z$  ( $n = 82$ ; стандартная ошибка – 0.89; коэффициент корреляции – 0,89). На расстоянии 1.5 см от верхней границы кронового пространства интенсивность фотосинтеза снижается в 2 раза, а на глубине примерно в 3.3 см достигает минимальных величин ( $0,34 – 1,35 \text{ мкгC mg}^{-1} \text{ ч}^{-1}$ ), которые мало меняются с глубиной. В целом от верхушки к основанию «побега» на участке длиной в 3 – 3.7 см интенсивность фотосинтеза в среднем снижается в 9 раз, а в отдельных случаях в 20 раз.

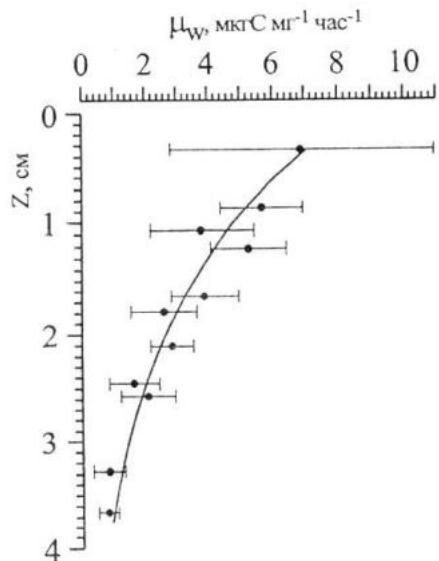


Рисунок 3 – Изменение интенсивности фотосинтеза ( $\mu_w$ ,  $\text{мкгC мг}^{-1} \text{ч}^{-1}$ ) по вертикальному профилю пучков «побегов» *B. hypnoides* от верхушки к основанию. Доверительные интервалы для доверительной вероятности –  $P = 0.95$ . Остальные обозначения на рис. 1

Снижается с «глубиной» и скорость фотосинтеза ( $P$ ,  $\text{мкгC ч}^{-1}$  (рис. 2 б)). Причем на участке в 1.3 см от верхушки побега  $P$  имеет максимальные значения и практически не изменяется, а ниже, до отметки в 3 см, быстро уменьшается и далее остается неизменной. Из всего количества ассимилированного «побегом» углерода 67 % приходится на его верхушечную (1.3 см) часть.

У другого вида бриописса (*B. plumosa*) [9] 88 % всей поверхности ветви первого порядка размещается в верхнем 1.7 см слое кроны (рис. 4 а). Причем поверхность растения на этом участке кронового пространства формируется преимущественно мелкоразмерными структурами ( $10^{-8} - 10^{-4} \text{ см}^3$ ) – «короткими» осями и осями четвертого порядка. Для них характерны высокие значения удельной поверхности ( $S/V$ ,  $302 - 455 \text{ см}^{-1}$ ). Как видно из рисунка 4 б, средняя удельная поверхность структурных элементов слоевища быстро снижается с продвижением в глубь кронового пространства.

По аналогии с наземными растениями [1, 2] можно предположить, что морфологическая структура отдельного побега бриописса гипнообразного и морфологическая структура отдельной ветви бриописса перистого формируются таким образом, чтобы большая часть их элементов находилась в режиме ФАР, соответствующей интен-

сивности радиации приспособления (ИРП), т.е. располагалась вблизи верхней границы кроны.

Известно [2], что архитектоника крон наземных растений может быть в оптимальном соответствии с потребностью максимального газообмена только при наличии гелиотропизма. В водной среде морфологическая структура водорослей в большей степени адаптирована к рассеянному свету, а это значит, что гелиотропизм не может быть определяющим в формировании оптимальной архитектоники крон водорослей с осевой структурой таллома. Считается [2], что из всевозможных форм кроновых систем ближе к оптимальной будет та, которая обеспечивает линейное распределение ФАР внутри кроны.

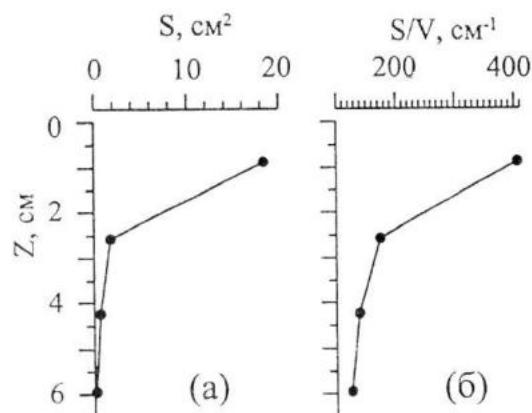


Рисунок 4 – распределение общей (а) и удельной (б) поверхности на отдельных участках ( $h = 1.7 \text{ см}$ ) ветви бриописса перистого (*B. plumosa*) вдоль ее вертикальной составляющей от верхушки к основанию

Используя данные, полученные в эксперименте по фотосинтезу и данные по распределению фитомассы по длине «побегов», проведем модельные расчеты, позволяющие рассмотреть структуру кронового пространства в целом. Для этого всё полусферическое пространство кроны условно разделим на четыре равных по толщине ( $h = 1 \text{ см}$ ) полуконцентрических слоя (рис. 1 а), отличающиеся по размерам, структуре и функциональной активности.

В соответствии с геометрией полусфера объем слоя ( $V_{\text{слой}}$ ) уменьшается с продвижением к её центру (рис. 5 а). При радиусе кроны в 4 см на два верхних слоя приходится 87% объема кроны и в этих

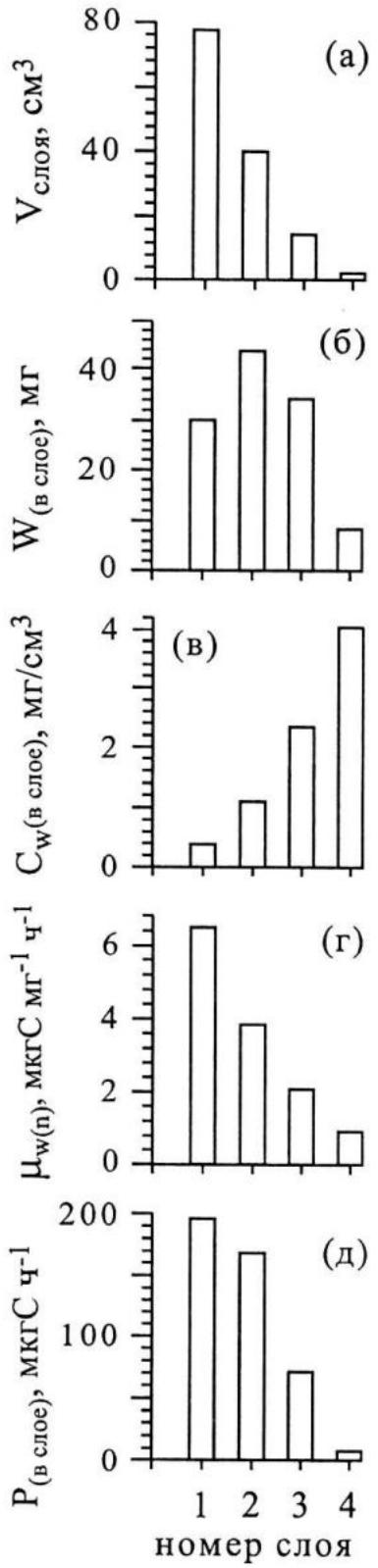


Рисунок 5 – Структурные и функциональные характеристики концентрических слоёв (1–4) полусферической кроны *B. hypnoides*. Объём слоя (а), количество сухой массы растений в объёме слоя (б) и её объёмная концентрация (в), интенсивность (г) и скорость (д) фотосинтеза элементов слоевища в границах слоя

двух слоях располагается 63% всей массы растения. Причем во втором слое, сверху, количество массы растения ( $W$ , мг) больше, чем в первом (рис. 5 б). С глубиной кроны увеличивается объемная концентрация сухой массы ( $W/V_{\text{слоя}} = C_w$ ,  $\text{мг(сух)}\text{cm}^{-3}$ , рис. 5 в). Следовательно, фитомасса в объеме кроны распределяется таким образом, что основная масса растения сосредоточена вблизи верхней границы кронового пространства, т. е. в условиях наилучшего обеспечения ФАР, и при этом здесь наблюдается невысокая плотность биомассы ( $C_w$ ), что позволяет ФАР с большим успехом поступать в глубь кроны. Немаловажно и то, что в структуре слоевища первого и второго слоя кроны преобладают структуры небольших размеров с высокой удельной поверхностью, что делает этот участок кроны потенциально функционально активным. Как показывают расчеты, максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдается в самом верхнем слое кроны, а в нижележащих слоях она быстро снижается (рис. 5 г). Обратим внимание, что первый и второй слои мало отличаются по величине входного потока углерода (рис. 5 д), другими словами они выполняют примерно одинаковую работу по переносу углерода, будучи структурно и функционально различными. Верхний слой проигрывает нижнему по биомассе, но выигрывает в интенсивности фотосинтеза. Если рассчитать интенсивность потока углерода относительно сферических поверхностей «А» и «В» (рис. 1 а), то оказывается, что их величины практически одинаковы (соответственно 4,41 и 4,37  $\mu\text{gC cm}^{-1}\text{ч}^{-1}$ ). Это значит, что на протяжении одного сантиметра от границы кронового пространства интенсивность переноса углерода удерживается неизменно высокой. На расстоянии двух сантиметров и ниже, для сферических поверхностей «С» и «Д», интенсивность потока снижается соответственно до величин 3,14 и 1,24  $\mu\text{gC cm}^{-1}\text{ч}^{-1}$ .

На рисунке 6 представлены результаты модельных расчетов изменения интенсивности потока углерода, рассчитанного на единицу поверхности проекции ( $\mu_{S_0}$ ) и объема ( $\mu_V$ ) кроны *B. hypnoides* и изменения доли ассимилированного углерода растением верхним двухсантиметровым слоем кроны ( $P$ ) с увеличением объема

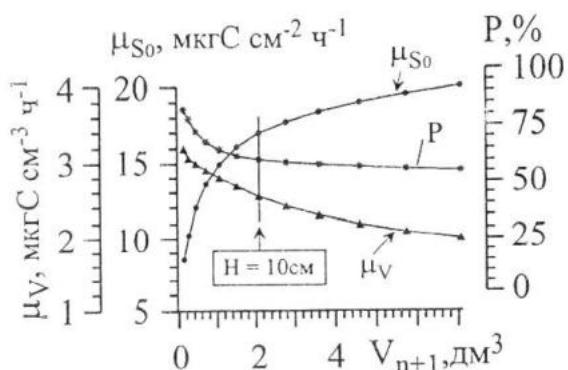


Рисунок 6 – Изменение параметров входного потока углерода кроны *B. hypnoides* с увеличением её объёма. Обозначения в тексте

( $V_{n+1}$ ) кронового пространства. За точку отсчета принято растение высотой ( $H$ ) 4 см. Максимально встречающаяся высота кроны *B. hypnoides* - 10 см [10]. На рис. 6 значения обсуждаемых параметров характерных для растения высотой 10 см отмечены вертикальной линией.

Как следует из рисунка 6, с увеличением объема кроны доля ассимилированного углерода верхним двухсантиметровым слоем кроны быстро снижается с 82% до 60% при объеме кроны 2  $\text{dm}^3$  и далее мало изменяется. Другими словами, увеличивается доля элементов растения находящихся в условиях пониженного обеспечения ФАР, что в целом ведет к снижению  $\mu_V$ . В свою очередь  $\mu_{S_0}$  с увеличением объема кроны возрастает с насыщением. Как показывают модельные расчеты увеличение размеров кронового пространства негативно сказывается на обменный баланс растения. В плане внешнего обмена веществ, растения с малыми размерами кронового пространства находятся в более выигрышном положении, чем растения с большими объемами кроны. Это может быть одной из многих причин эволюционной трансформации жизненных форм цветковых растений при переходе от деревьев к кустарникам и далее к травам [2, 11].

В заключение отметим, что функциональность архитектоники кроны зеленой водоросли бриопсис (*B. hypnoides*) определяется двумя особенностями: 1) Максимальное количество массы и поверхности структурных элементов слоевища сосредоточено вблизи верхней границы кронового пространства, где, предположительно поглощенная ими ФАР близка ИРП, и где осуществляется основное поглощение углерода растением; 2) При полусферической форме кронового пространства растение

имеет возможность формировать большую поглощающую поверхность вблизи границ кронового пространства и при этом не увеличивать, а даже снижать объемную плотность её биомассы, что делает возможным без сильных потерь проходить ФАР в нижележащие слои кронового пространства. У бриопсиса гипнообразного при полусферической форме кронового пространства и высоте 4 см толщина активного слоя поглощения углерода не превышает 1.5 см.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ю.К. Росс Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. – Л.: Гидрометеоиздат, 1975. – 342 с.
2. Х.Г. Тооминг Солнечная радиация и формирование урожая. – Л.: Гидрометеоиздат, 1977. – 200 с.
3. К.М. Хайлов, А. В. Празукин, С. А. Ковардаков, В. Е. Рыгалов Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1992. – 280с.
4. А.В. Празукин Структура кронового пространства слоевища черноморской буровой водоросли цистозиры (*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory) // Альгология. – 2000. – 10, № 2. – С. 119 – 130.
5. К.М. Хайлов Что такое жизнь на Земле? – Одесса: Друк, 2001. – 238 с.
6. А.В. Празукин Структурное подобие биокосных фитосистем разного уровня организации // Вісник Одеського національного університету. – 2003. – 8, Вип. 6. – С. 55 – 60.
7. А.В. Празукин Иерархическое членение обитаемого пространства и его заполнение биоорганическим веществом на примере черноморской водоросли цистозиры (*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory) // Морской экологический журнал. – 2005. – 4, № 3. – С. 15 – 36.
8. К.М. Хайлов, Ю. Ю. Юрченко, С.М. Снигирёв От Растения к Биосфере: Антиучебник – Одесса: Друк, 2005. – 272 с.
9. А.В. Празукин Различные приемы описания фитосистем разного уровня организации на примере зеленой водоросли бриопсис (*Bryopsis Lamouroux*) Черного моря. // Морской экологический журнал. – 2007. – 6, № 1. – С. 66 – 87.
10. А.Д. Зинова Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Л. – М.: Наука, 1967. – 398 с.
11. А.П. Хохряков Эволюция биоморф растений. – М.: Наука, 1981. – 168 с.