

УДК 582.26\27:581.4(262.5)

**А. В. Празукин**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины,  
пр. Нахимова, 2, Севастополь, 99011, Украина**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КРОНОВОГО  
ПРОСТРАНСТВА ЗЕЛеной ВОДОРосЛИ БРИОПСИС (BRYOPSIS  
HYPNOIDES LAMOUR), ЧЕРНОЕ МОРЕ**

Рассмотрена структурно-функциональная организация «кроны» слоевища бриопсиса гипнообразного (*Bryopsis hypnoides*). Основная масса растения (63%) сосредоточена вблизи верхней границы кронового пространства, т. е. в условиях наилучшего обеспечения фотосинтетически активной радиации. С глубиной «кроны» интенсивность фотосинтеза элементов растения снижается по экспоненциальному закону.

**Ключевые слова:** фотосинтез, водоросли, архитектура растения.

Крона растения своим расположением в пространстве «захватывает» определенную часть пространства, формируя тем самым кроновое, в границах которого различаются два типа пространств [1–6] и соответственно объемов: телесное (ткани и органы растения) и надтелесное (ближайшее, функциональное пространство, БФП). В БФП размещается вода с растворенными и взвешенными в ней веществами (у водных растений) или воздух (у наземных).

Интерес к структурно-функциональной организации кроновых пространств растений имеет как сугубо академический, так и прикладной характер. Прикладной интерес исследователей к экофизиологии наземных растений реализуется в разностороннем изучении вопроса об управлении фотосинтетической деятельностью растений через геометрическую структуру и оптические свойства посевов и крон растений [7–9]. Эти же принципы управления используются и в аквакультуре при выращивании водорослей на искусственных рифовых конструкциях (ИРК) [10–13]. Однако на фоне ведущихся физиологических и экологических исследований наземных растений почти не изученным остается пространственная организация кроновых систем водных растений и, в частности, водорослей со сложно разветвленной структурой слоевища.

Цель настоящей работы – рассмотреть структурно-функциональную организацию кронового пространства зеленой водоросли бриопсис гипнообразный (*Bryopsis hypnoides* Lamour). Одним из аспектов рассмотрения является вопрос пространственного изменения параметров фотосинтеза в границах кронового пространства.

**Материалы 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 биомет-

<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.

рические характеристики крон растений [1, 3–6]. 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 меченый по углероду бикарбонат натрия ( $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ ) (100 мкКи/л). рН 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 инкубации (с 11 ч до 14 ч) отмытые от радиоактивного раствора (вначале морской, а затем дистиллированной водой, вода подкислялась) растение разделяли на три группы элементов (зоны кронового пространства: *a*, *b*, *c*, рис. 1 а, в) в зависимости от их расположения в кроновом пространстве слоевища. Далее элементы каждой группы разделяли на крупные сложно разветвленные «побеги» и на пучки из мало разветвленных «побегов» (рис. 1 б).

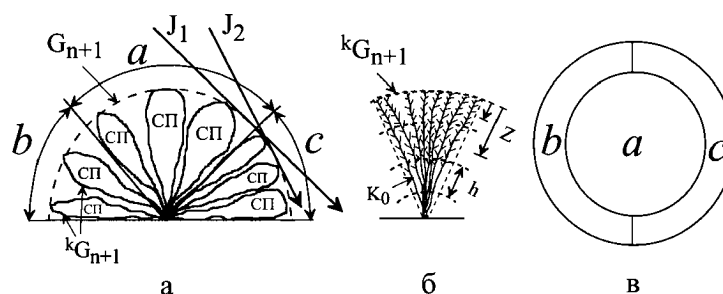


Рис. 1. Схемы структурной организации кронового пространства (вид сбоку (а) и сверху (в)) бриопсиса гипнообразного (*Bryopsis hypnoides* Lamour) и субкроновых пространств (СП), организованных пучками из мелких мало разветвленных «побегов» (б)

Условные обозначения: *a*, *b*, *c* – зоны кронового пространства; *Z* – расстояние от верхней границы кронового пространства ( $G_{n+1}$ ) или от верхушки «побега» до середины любого концентрического слоя (КС) или до середины любого участка «побега»; *h* – ширина КС или участка побега;  $kG_{n+1}$  – внешняя граница субкронового пространства;  $K_0$  – осевые структуры нулевого порядка;  $J_1$ ,  $J_2$  – примерное направление прямых лучей солнца в начале и в конце опыта.

После небольшого подсушивания «побегов», начиная с верхушки, расчленили на отдельные горизонтальные участки с шагом (*h*) 2–5 мм (рис. 1 б) и далее высушивали (105°C) до постоянного веса и радиометрировали.

### Результаты исследований и их анализ

Модели сферической и полусферической формы кронового пространства (рис. 1) хорошо отражают генетически обусловленные признаки габитуса *B. hypnoides* и наиболее типичные изменения архитектоники растения, которые обусловлены местом его произрастания и условиями внешней среды [5, 6]. Морфологическая организация отдельно взятого побега или пучка побегов бриопсиса формируется с учетом их оптимального размещения и густоты заполнения кронового пространства соответствующей формы (рис. 1 а, б). Наибольшая часть массы побега или пучка побегов формируется в его верхней половине с максимумом на расстоянии 1–2 см от верхушки (рис. 2 а–в), т. е. вблизи внешней границы кронового пространства. Причём верхняя и средняя части побе-

гов складываются осевыми структурами с относительно высокими значениями удельной поверхности [5, 6], а, значит, с потенциально высокими возможностями в интенсивности фотосинтеза. Как следует из рис. 2 а – в, нет явных различий в распределении  $W_z/h$  побегов, располагающихся в центральной (а) и боковых (б, в) частях кронового пространства. Отметим, что по внешнему виду кривые  $W_z/h$  (Z) для побегов *B. hypnoides* напоминают соответствующие кривые распределения площади листьев в кронах молодых деревьев ели [8], растений кукурузы [8] и распределение массы диатомовых водорослей при их обрастании опорных структур рифовых конструкций [11, 13].

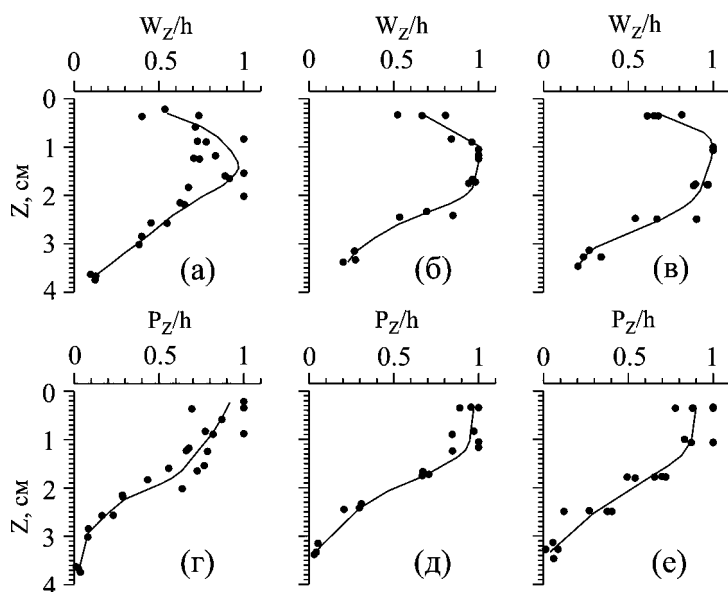


Рис. 2. Распределение фитомассы ( $W_z/h$ , а – в) и скорости фотосинтеза ( $P_z/h$ , г – е) по вертикальному профилю (Z) пучков «побегов» бриопсиса (*B. hypnoides*) от верхушки к основанию на разных участках кронового пространства (а – а, г; б – б, д; в – в, е).  $W_z/h$  и  $P_z/h$  – нормированы по их максимальным величинам

По условиям эксперимента зона «с» кронового пространства получает меньше солнечной энергии, чем противоположная ей («b») и центральная («a») зоны (рис. 1 а), и, как следствие этого, данный участок кроны отличается более низкими значениями интенсивности фотосинтеза ( $\mu_w$ , мкгС/мг сух. в./ час, рис. 3). Независимо от положения побегов в кроновом пространстве снижение интенсивности фотосинтеза от их верхушки к основанию происходит по экспоненциальной зависимости, причем на расстоянии примерно 1 см (это четвертая часть всего расстояния) от верхней границы кронового пространства  $\mu_w$  снижается в 2 раза. Возможно, такой характер её изменения можно связать в первую очередь с ослаблением в кроне интенсивности света и возможностью обменных процессов между растением и окружающей его средой. Как показывают исследования [8], в кронах древесных растений интенсивность солнечной радиации снижается экспоненциально.

Как видно из рис. 2 г–е, примерно 67% от всего количества ассимилированного «побегом» углерода приходится на его верхушечную (1,3–1,5 см) часть.

Другими словами, основной фотосинтез растения осуществляется вблизи верхней границы кронового пространства в условиях наилучшего обмена веществ. Таким образом, в границах кронового пространства структура отдельного побега *B. hypnoides* формируется таким образом, чтобы его основная масса и фотосинтезирующая поверхность размещались в наиболее выгодных условиях для обмена веществ. Известно [7–9], что в пологах наземных растений максимальное количество листьев сосредоточено в верхнем ярусе, где поглощенная листьями фотосинтетически активная радиация (ФАР) близка интенсивности радиации приспособления и КПД газообмена максимальна.

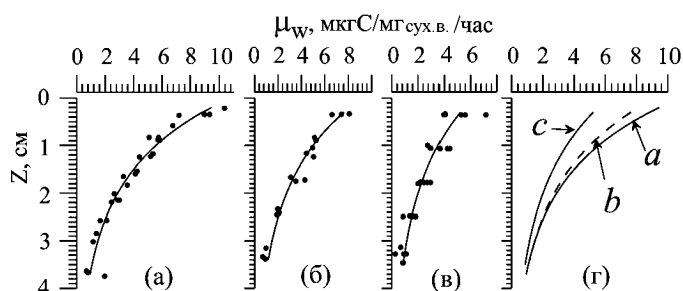


Рис. 3. Изменение интенсивности фотосинтеза ( $\mu_w$ ,  $\text{мкгС м}^{-1} \text{ч}^{-1}$ ) по вертикальному профилю ( $Z$ , см) пучков «побегов» *B. hypnoides* от верхушки к основанию на разных участках кроны: **a** (а), **b** (б) и **c** (в). Параметры уравнений вида  $\mu_w = ae^{bz}$  представлены в таблице

Таблица

Параметры уравнений вида  $\mu_w = ae^{bz}$   
( $R$  – коэффициент корреляции,  $Z$  изменяется от 0,3 до 4 см)

Участок кронового пространства	Объём выборки	Коэффициенты уравнения		R
		a	b	
a	35	10,778	-0,658	0,98
b	32	6,181	-0,560	0,92
c	31	9,156	-0,605	0,98

Используя данные, полученные в эксперименте по фотосинтезу, и данные по распределению фитомассы по длине «побегов», проведем расчеты, позволяющие рассмотреть структуру кронового пространства в целом. Всё полусферическое пространство кроны (полусфера с радиусом 4 см) условно можно разделить на четыре равных по толщине ( $h = 1$  см) полусферических слоя (рис. 4 а). Результаты расчетов представлены на рис. 4 б. Следует подчеркнуть, что объёмная концентрация биомассы ( $C_{w, n+1}$ ) увеличивается с расстоянием от верхней границы кронового пространства к центру кроны, а это значит, что прозрачность слоёв в этом направлении снижается. С глубиной кроны снижается интенсивность фотосинтеза, рассчитанная на единицу массы ( $\mu_w$ ), и интенсивность потока углерода, рассчитанная на единицу сферических поверхностей «А», «В», «С» и «D» ( $\mu_{s, n+1}$ ). Заслуживает внимания следующее: 1) величины интенсивности потока углерода, рассчитанные относительно сферических поверхностей «А» и «В», практически одинаковы (рис. 4 б). Это означает, что на протяжении одного сантиметра от границы кронового пространства интенсивность переноса углерода удерживается неизменно высокой; 2) входной поток карбонатного углерода растения на 82% определяется структурными элементами двух верхних

слоев кроны (на первый и второй соответственно приходится 44 и 38%); 3) в этих же двух слоях кронового пространства располагается 63% всей массы растения. Следовательно, можно сказать, что структура кроны бриопсиса максимальным образом ориентирована (адаптирована) на максимально возможный газообмен в соответствующих условиях среды [9].

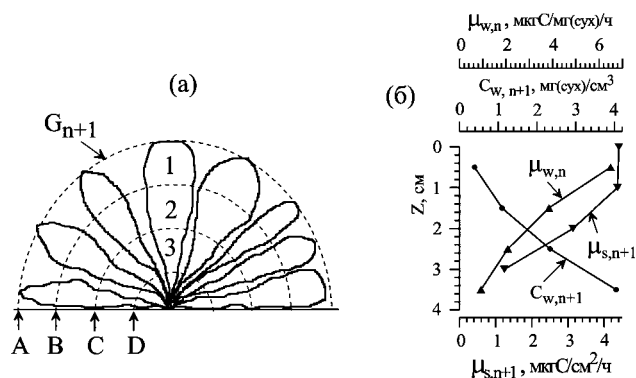


Рис. 4. а - Схема структурной организации кронового пространства бриопсиса гипнообразного (*Bryopsis hypnoides*). Пунктирной линией показаны границы полусферических слоев кронового пространства. Остальные обозначения в тексте и в подписях к рис. 1. б - Послойное изменение объемной концентрации сухой массы ( $C_w(Z)$ ) и интенсивности фотосинтеза, рассчитанной на единицу массы ( $\mu_w(Z)$ ,  $\text{мкгС мг}^{-1} \text{ч}^{-1}$ ) и на единицу сферической поверхности ( $\mu_{s,n+1}(Z)$ ,  $\text{мкгС см}^{-1} \text{ч}^{-1}$ ).  $Z$  - расстояние от верхней границы кронового пространства до середины любого полусферического слоя

Таким образом, можно отметить, что пространственная организация «кроны» *Bryopsis hypnoides* максимально адаптирована к условиям распределения веществ и солнечной энергии в границах кронового пространства. Максимальное количество массы и поверхности структурных элементов слоевища сосредоточено вблизи верхней границы кронового пространства, где предположительно поглощенная ими ФАР близка интенсивности радиации приспособления, и где осуществляется основное поглощение углерода растением. Максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдается у верхней границы кронового пространства и снижается с глубиной по экспоненциальному закону.

## Литература

1. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей / К. М. Хайлов, А. В. Празукин, С. А. Ковардаков, В. Е. Рыгалов. - К.: Наук. думка, 1992. - 280 с.
2. Хайлов К. М., Празукин А. В., Губанов В. В. Сравнительная оценка концентрации фитомассы в обитаемом пространстве наземных и водных биокосных фотосистем // Экология. - 1996. - № 4. - С. 243- 248
3. Празукин А. В. Структура кронового пространства слоевища черноморской бурой водоросли цистозирры (*Cystoseira crinita* (Desf.) Vory) // Альгология. - 2000. - Т. 10, № 2. - С. 119- 130.
4. Празукин А. В. Иерархическое членение обитаемого пространства и его заполнение биоорганическим веществом на примере черноморской водоросли цистозирры (*Cystoseira crinita* (Desf.) Vory) // Морской экологический журнал. - 2005. - Т. 4, № 3. - С. 15- 36.
5. Празукин А. В. Различные приемы описания фотосистем разного уровня организации на примере зеленой водоросли бриопсис (*Bryopsis Lamouroux*) Черного моря // Морской экологический журнал. - 2007. - Т. 6, № 1. - С. 66- 87.

6. Празукин А. В. Функциональность архитектоники кроны зеленой водоросли бриопсис (*Bryopsis hypnoides* Lamour) Черное море / Системы контроля окружающей среды: Сб. науч. тр. / НАН Украины. МГИ: - Севастополь, 2007. - С. 342- 346.
7. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. - Л.: Гидрометеиздат, 1975. - 342 с.
8. Нильсон Т., Росс В., Росс Ю. Некоторые вопросы архитектоники растений и растительного покрова. / Пропускание солнечной радиации растительным покровом. - Тарту: Ин-т астрофиз. и физики атмосферы АН ЭстССР, 1977. - С. 71- 144.
9. Тооминг Х. Т. Экологические принципы максимальной продуктивности посе вов. - Л. Гидрометеиздат, 1984. - 263 с.
10. Связь биологических параметров фитообрастания с физическими параметрами экспериментальных "рифовых" конструкций в евтрофируемой морской акватории / К. М. Хайлов, А. В. Празукин, М. А. Рабинович, В. А. Чепурнов // Водные ресурсы. - 1994. - Т. 21, № 2. - С. 166- 175.
11. Празукин А. В., Хайлов К. М. Пространственная организация полога диатомового обрастания на экспериментальных конструкциях в сравнении с другими фитосистемами // Гидробиол. журн. - 1998. - Т. 34, № 5. - С. 38- 48.
12. Геометрические условия заполнения гидробионтами пространств и поверхностей искусственных жилищ / К. М. Хайлов, Ю. Ю. Юрченко, Д. М. Смолев, А. В. Празукин // Успехи соврем. биологии. - 1998. - Т. 118, вып. 5. - С. 585- 596.
13. Празукин А. В. Формирование фитообрастаний на искусственных рифовых конструкциях // Альгология, 2001. - Т. 11. - № 1. - С. 57- 69.

### О. В. Празукин

Институт біології південних морів ім. О. О. Ковалевського НАН України,  
пр. Нахімова, 2, Севастополь, 99011, Україна

#### СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ КРОНОВОГО ПРОСТОРУ ЗЕЛЕНОЇ ВОДОРОСТІ БРІОПСИСУ (*BRYOPSIS HYPNOIDES* LAMOUR), ЧОРНЕ МОРЕ

##### Резюме

Розглянута структурно-функціональна організація крони слані бриопсису гіпноподібного (*Bryopsis hypnoides* Lamour). Основна маса рослини (63%) зосереджена поблизу верхньої межі кронного простору, тобто в умовах найкращого забезпечення ФАР. З глибиною крони інтенсивність фотосинтезу елементів рослини падає експоненціально.

**Ключові слова:** фотосинтез, водорості, архітектоніка рослини

### A. V. Prazukin

Institute of Biology of the Southern Seas after A. O. Kovalevsky, NAS of Ukraine  
Nakhimov Prosp., 2, Sevastopol, 99011, Ukraine

#### STRUCTURALLY FUNCTIONAL ORGANIZATION OF CROWN SPACE OF GREEN ALGA *BRYOPSIS HYPNOIDES* LAMOUR, THE BLACK SEA

##### Summary

The structurally functional crowns organization of thallus *Bryopsis hypnoides* has been researched. The general mass of plant (63 %) is near to the upper bound of crown space, in conditions of the best support of photosynthetically active radiation. The intensity of photosynthesis of plant units of is exponentially reduced with depth of crowns.

**Keywords:** photosynthesis, alga, architecture of a plant.