



УДК 582.26/.27:581.4(262.5)

А. В. Празукин, к. б. н., ст. н. с.,

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

**АРХИТЕКТОНИКА И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ
КРАСНОЙ ВОДОРОСЛИ КАЛЛИТАМНИОНА ЩИТКОВИДНОГО
(*CALLITHAMNION CORYMBOSUM*)**

Рассмотрена архитектура крон слоевищ каллитамниона щитковидного (*Callithamnion corymbosum* (J. E. Smith) Lyngb.) высотой 3.1 и 6.5 см. Основная масса растения создается за счёт относительно небольшого числа крупных ветвей первого порядка, берущих начало от самой нижней части оси нулевого порядка. В структуре крон выделяется верхняя граничная зона, характеризующаяся высокими значениями интенсивности фотосинтеза (4.6 – 5 мкгС/мг/ч) и невысокой плотностью биомассы (0.05 – 0.6 мг(сух)/см³), по толщине совпадающая с длиной метаболического пути (в соответствии с размерами крон 0.97 и 2.3 см). Верхняя зона занимает большую часть кронового пространства (в соответствии с размерами крон 80 и 72 %), где размещается 57 и 32 % всей массы растения и где включается 71 и 54 % фиксируемого растением карбонатного углерода. С глубиной кроны, особенно в нижней зоне кронового пространства, интенсивность фотосинтеза снижается по экспоненциальному закону. Индекс листовой поверхности в кроновых системах полусферической формы высотой 6.5 см достигает – 7.36. Показано, что увеличение потока углерода на единицу горизонтальной поверхности, занятой популяцией растений может достигаться за счёт увеличения суммарной площади кроновых пространств, что может осуществляться за счёт снижения высоты кроновых пространств с одновременным увеличением их числа на той же площади горизонтальной поверхности.

Ключевые слова: многоклеточные водоросли, морфология водорослей, обитаемое пространство, концентрация сухого вещества, фотосинтез, индекс листовой поверхности.

Хорошо известно, что продуктивность растения во многом связана с размерами фотосинтетического аппарата и его размещением в пространстве, т.е. с его архитектурой [6, 7, 15 – 17, 20, 21, 31, 34, 35, 37, 39, 41]. Размер фотосинтетического аппарата чаще всего характеризуется индексом листовой поверхности (Leaf area index, LAI [36, 42]), который в зависимости от расположения фотосинтезирующих элементов в пространстве изменяется в широких пределах, от 1 до 8 [5, 16].

Исторически сложилось так, что проблеме архитектуры наземных растений (растительных покровов, кроновых систем) уделялось и уделяется значительно больше внимания [5, 35, 38 – 41, 43], чем водных. В последнем случае основной акцент делается на изуче-

ние вертикальной структуры покровов макрофитных сообществ [1, 32, 33, 40]. Вопросы, связанные с функциональной морфологией многоклеточных водорослей [24, 29], и вопросы конструирования искусственных рифов [12, 24, 27] заставили обратить внимание на архитектуру крон многоклеточных водорослей [9 – 12, 25, 28].

Цель данной работы – рассмотреть архитектуру кроны многоклеточной водоросли каллитамниона щитковидного (*Callithamnion corymbosum* (J. E. Smith) Lyngb.), связав её с фотосинтетической деятельностью растения.

Материал и методы. Пять кустиков слоевищ каллитамниона щитковидного (*Callithamnion corymbosum* (J. E. Smith) Lyngb.) отбирали 6 июля 2009 г. с горизонтальной

поверхности камня на глубине 12 – 15 см в защищённом от волн участке побережья г. Севастополь. Измеряли и рассчитывали биометрические характеристики крон растений [5, 8, 10] (табл. 1). Четыре слоевища (под номерами 1 – 4) имели одинаковую форму кронового пространства*, описываемого, комбинацией из двух фигур: плоским цилиндром и полусферой (рис. 1 в – д). Кроновое пространство слоевища под номером 5 имело форму полусферы (рис. 1 ж). Без предварительной адаптации слоевища помещали в кристаллизатор с 2 л морской воды, в которой был растворён меченый по углероду бикарбонат натрия ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$) (156 мкКи/л). Кусты растений закреплялись на дне кристаллизатора таким образом, чтобы они сохраняли естественную форму кронового пространства. Кристаллизатор с растениями помещали в ёмкость с водой большего размера, что позволяло избежать сильного изменения температуры воды в течение опыта (с 24°C до 25°C). Освещённость над поверхностью воды колебалась в пределах 15 – 17 клк. рН морской воды за время эксперимента оставался на уровне 8.2.

* Придерживаемся общепринятого определения понятия «кроны растения» [18]. Это определение справедливо как для наземных, так и для водных растений. В этом случае телесное пространство (V_n , рис. 1 а) это пространство ограниченное физической поверхностью тела растения (S_n) и оно соответствует объёму тела растения. Это может быть как пространство в границах отдельной части растения, так и в границе (G_n) всей кроны. В свою очередь тело растения (крона), своим расположением выделяет (охватывает) собственное надтелесное ближайшее функциональное пространство (БФП), внешняя граница (G_{n+1}) которого проходит по внешнему контуру окончаний структурных элементов растения (рис. 1 б), она же и внешняя граница кронового пространства, определяющая его объём (V_{n+1}). В случае с водными растениями, в границах кронового пространства (V_{n+1}) размещается телесная масса (W_n) растения соответствующего объёма (V_n) и вода, с растворёнными и взвешенными в ней веществами, заполняющая весь объём БФП ($V_{\text{БФП}}$): $V_{n+1} = W_n + V_{\text{БФП}}$.

После окончания 2-часовой экспозиции (с 12 до 14 ч) отмытые от радиоактивного раствора (вначале морской, а затем дистиллированной водой, вода подкислялась) слоевища трёх кустов (под номерами 1, 2 и 3) произвольно разделяли на «пучки», каждый из которых рассекался поперек на отдельные участки (h) одинаковой ширины. Ширина участков «пучков» была неодинаковой для всех пучков элементов слоевища и варьировала в зависимости от оптимальности выбора толщины шага ($h = 0.4, 0.5, 1$ см, рис. 1 е). При расчленении кустов на отдельные пучки мы не придерживались их морфологической идентичности. Пучок мог быть представлен как крупным отдельным растением с чёткой иерархической последовательностью осевых структур, так и группой небольших растений, имеющих общее основание для прикрепления, а также крупной ветвью первого порядка, берущей начало в нижней части оси нулевого порядка. Слоевища четвёртого и пятого кустов рассекали на концентрические слои толщиной равной h ($h = 0.51$ см для слоевища под номером 4; $h = 0.57$ см для слоевища под номером 5) (рис. 1 в, ж).

В этом случае растение размещали на горизонтальной поверхности и с помощью препаровальной иглы элементы слоевища равномерно распределяли по обе стороны центральной оси (bb^*) в заранее отмеченных границах боковой проекции кронового пространства слоевища, соблюдая их естественное направление в пространстве (рис. 1 в, ж).

Далее элементы слоевищ высушивали (105°C) до постоянного веса и радиометрировали. Интенсивность видимого фотосинтеза рассчитывали на единицу сухой массы ($\mu_{W(n)}$, мкгС мг^{-1} ч $^{-1}$).

Результаты и обсуждение. Как следует из наших исследований, для слоевищ каллитамниона, заселяющих горизонтальные поверхности дна, характерна сферическая, полусферическая (рис. 1 ж) формы кронового пространства и форма, описываемая

Табл. 1 Биометрические характеристики кронных систем каллитамниона щитковидного (*C. corymbosum*)
 Table 1 Biometrical descriptions of the crown *Callithamnion corymbosum*

| Параметры и их обозначения | | Куст – 4 | Куст – 5 |
|---|--|----------|----------|
| Высота кронного пространства, см | H | 3.1 | 6.5 |
| Объём кронного пространства, см ³ | V _{n+1} | 29.67 | 566 |
| Площадь поверхности кронного пространства, см ² | S _{n+1} | 39.2 | 262.6 |
| Площадь горизонтальной проекции кронного пространства, см ² | S _o | 10.03 | 131.31 |
| Длина метаболического пути в границах кронного пространства, см | L _{n+1} =V _{n+1} /S _{n+1} | 0.76 | 2.16 |
| Сухая масса растения в границах кронного пространства, см | W _{сух} | 38 | 264 |
| Площадь поверхности растения в границах кронного пространства, см ² | S _n | – | 967 |
| Площадь поверхности растения в границах верхней зоны (ВЗ) кронного пространства, см ² | S _{n(ВЗ)} | – | 405.4 |
| Соотношение площади поверхности кронного пространства (S _{n+1} , см ²) к площади поверхности его горизонтальной проекции (S _o , см ²) | S _{n+1} /S _o | 3.91 | 2.00 |
| Соотношение площади поверхности тела растения (S _n , см ²) к площади поверхности кронного пространства (S _{n+1} , см ²) | S _n /S _{n+1} | – | 3.68 |
| Соотношение площади поверхности тела растения в границах верхней зоны кронного пространства (S _{n(ВЗ)} , см ²) к площади поверхности кронного пространства (S _{n+1} , см ²) | S _{n(ВЗ)} /S _{n+1} | – | 1.54 |
| Концентрация сухой массы в границах кронного пространства, мг/см ³ | C _w | 0.96 | 0.47 |
| Концентрация площади поверхности растения в границах кронного пространства, см ⁻¹ | C _s | – | 1.71 |
| Индекс листовой поверхности | LAI, S _n /S _o | – | 7.36 |
| Общий поток карбонатного углерода для растения в целом, мкгС/ч | P = μ _w * W _{сух} | 126 | 707.10 |
| Интенсивность потока углерода на единицу массы растения, мкгС/мг/ч | μ _w | 3.36 | 2.68 |
| Интенсивность потока углерода на единицу площади поверхности кронного пространства, мкгС /см ² /ч | μ _{S(n+1)} =P/ S _{n+1} | 3.22 | 2.69 |
| Интенсивность потока углерода на единицу объема кронного пространства, мкгС /см ³ /ч | μ _{V(n+1)} = P/ V _{n+1} | 4.25 | 1.25 |
| Интенсивность потока углерода на единицу площади поверхности проекции кронного пространства, мкгС /см ² /ч | μ _{So} = P/ S _o | 12.57 | 5.39 |

комбинацией из двух фигур – плоского цилиндра и полусферы (рис. 1 в – д) или конуса и полусферы. Крона растения, как правило, формируется одним или несколькими вертикальными «побегами». В нашем случае кроны растений под номерами 1 – 4 формировались одним «побегом», а крона под номером 5 – двумя. В последнем случае от общей «пяточки» берут начало два стволика (оси нулевого порядка, K₀, рис. 1 ж), от которых отходят оси первого порядка (K₀₁), формирующие ветви одноименного порядка (K₁). Особенностью

структуры слоевища каллитамниона щитковидного является то, что основная масса растения создается за счёт относительно небольшого числа крупных ветвей* первого порядка, берущих начало от самой нижней части оси нулевого порядка.

* Ветвь – сложноразветвлённый элемент слоевища, обладающий собственной морфофункциональной структурой, закономерно меняющейся во времени [2, 3, 8, 9, 22, 23, 29]. Морфологическая структура ветви формируется из осевых структур разных порядков.

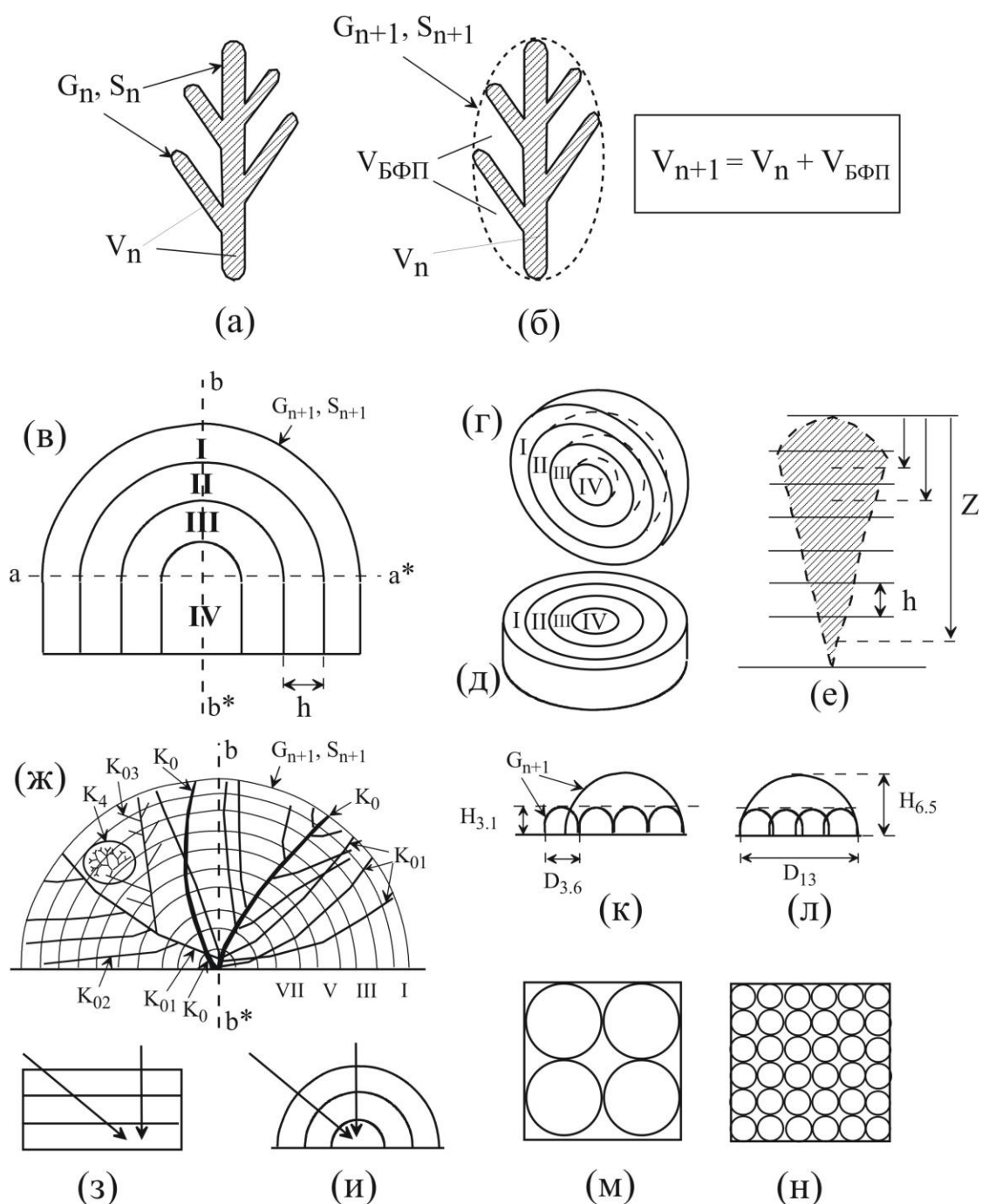


Рис. 1. Схемы кроновых пространств кустов слоевищ каллитамниона щитковидного (*Callithamnion corymbosum*). Модели телесной (а) и надтелесной (крона отдельного растения (б)) биокосных фитосистем. Послойное деление кроновых пространств каллитамниона высотой 3.1 (в – д) и 6.5 (ж) см и их проекций (к – н). е – отдельный пучок элементов слоевища. Схемы расположения слоев элементов слоевища в горизонтальном полого слоевища (з) и при полусферической форме кронового пространства (и), стрелками обозначены направление лучей света, проходящих через слои. Условные обозначения: Внешняя граница кронового пространства (G_{n+1}) и площадь его поверхности (S_{n+1}); высота ($H_{3.1}$, $H_{6.5}$) и диаметр ($D_{3.6}$, D_{13}) кроновых систем разного размера; римскими цифрами обозначены концентрические слои (КС) кроновых пространств, h – ширина КС; Z – расстояние от верхней границы кронового пространства или от верхушки пучка элементов слоевища до середины любого КС; K_0 , K_{01} – K_{03} – осевые структуры нулевого, первого – третьего порядка, K_4 – ветвь четвертого порядка

Fig. 1. Charts of crown spaces of bushes *Callithamnion corymbosum*. Models corporal (a) and overcorporals (crown of separate plant (б) phytosystems.

Layer division of crown spaces in 3.1 (в – д) high and 6.5 (ж) and their projections (к – н). e - is a separate bunch of elements of thallus. Layout of layers of elements thallus in horizontal canopy thallus. (з) and at the hemispheric form of crown space (и), marked pointers direction of light rays. Notes: External border of crown space (G_{n+1}) and area of its surface (S_{n+1}); height ($H_{3,1}$, $H_{6,5}$) and diameter ($D_{3,6}$, D_{13}) of the crown systems of different size; the Roman numerals are marked the concentric layers (KC) of crown spaces, h is a width of KC; Z is a distance from the high bound of crown space or from the apex of bunch of thallus elements to the middle of any KC; K_0 , K_{01} – K_{03} are axial structures of a zero, first – third order, K_4 is a branch of fourth order

Первоначально остановимся на рассмотрении распределения структурно-функциональных характеристик по длине отдельно взятой ветви первого порядка или пучка ветвей (рис. 1 е). Масса растения (W_z/h) по длине ветви или пучка ветвей изменяется неравномерно и чаще максимум располагается на расстоянии не более одного сантиметра от верхушки (рис. 2 а – в). Наблюдаемые формы кривых распределения (рис. 2 а – в) подобны кривым распределения массы и ассимиляционной поверхности в кронах водных [10, 11] и

наземных [7, 17, 31] растений и в естественных [16, 19, 21] и искусственно создаваемых [12, 13] растительных пологгах. Верхняя часть ветви K_1 формируется преимущественно осевыми структурами с относительно высокими значениями удельной поверхности (S/V , $1500 - 2800 \text{ см}^{-1}$), и, следовательно, с потенциально возможными высокими величинами интенсивности фотосинтеза; нижняя часть ветви – структурами с относительно низкими значениями S/V ($290 - 900 \text{ см}^{-1}$).

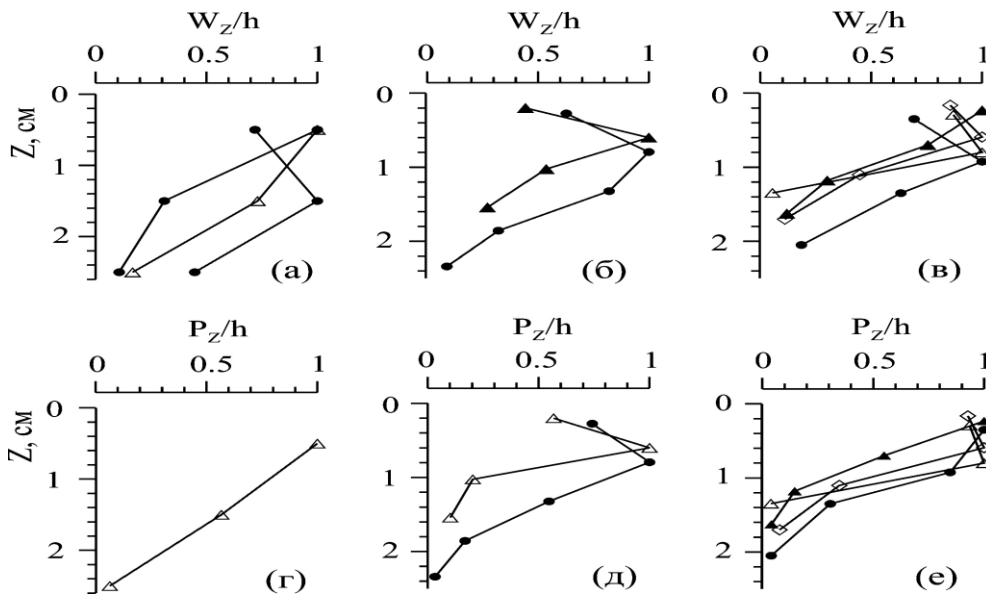


Рис. 2 Распределение массы (W_z/h , а – в) и скорости фотосинтеза (P_z/h , г – е) по вертикальному профилю пучков структурных элементов слоевищ трёх кустов каллитамниона щитковидного (*C. corymbosum*) от их верхушки к основанию. W_z/h и P_z/h – нормированы по их максимальным величинам. Кусты: 1 – а, г; 2 – б, д; 3 – в, е

Fig. 2 Distributing of mass (W_z/h , а – в) and speed of photosynthesis (P_z/h , г – е) on the vertical type of structural elements of thallus of three bushes of *C. corymbosum* from their apex to basis. W_z/h and P_z/h – rationed on their maximal sizes. Bushes: 1 – а, г; 2 – б, д; 3 – в, е

В верхушечной части ветви располагаются и максимум интенсивности фотосинтеза (μ_w , рис. 3), при этом значения максимумов у разных ветвей с одного и того же растения сильно различаются (рис. 3, в), и причиной тому, возможно, разное положение ветвей в кроновом пространстве [10]. Этим же объясняется различие кривых распределения значений ин-

тенсивности фотосинтеза у разных ветвей с расстоянием от верхушки ветви к её основанию, а значит с глубиной (Z) кроны. В одном случае μ_w снижается в 7 раз, а в другом – в 1.5. Распределение скорости фотосинтеза по длине ветви (рис. 2 г – е) во многом следует распределению массы по участкам ветви (рис. 2 а – в).

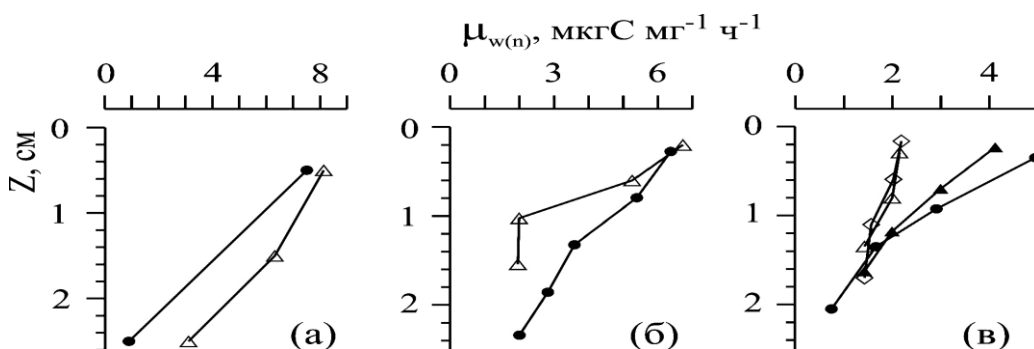


Рис. 3 Изменение интенсивности фотосинтеза ($\mu_{w(n)}$, $\text{мкгС мг}^{-1} \text{ч}^{-1}$) по вертикальному профилю пучков структурных элементов слоевищ трёх кустов *Callithamnion corymbosum* от их верхушки к основанию. Кусты: 1 – а; 2 – б; 3 – в.

Fig. 3 Change intensity of photosynthesis ($\mu_{w(n)}$, $\text{мкгС мг}^{-1} \text{ч}^{-1}$) on the vertical type of bunches of structural elements of thallus of three bushes of *C. corymbosum* from their apex to basis. Bushes: 1 – а; 2 – б; 3 – в.

Таким образом, основная величина потока углерода ветви ($P = \mu_w * W_{\text{сyx}}$) приходится на её верхнюю половину.

Перейдём к рассмотрению структуры кроны и кронового пространства в целом. На рис. 1 з, ж показаны два модельных варианта расположения монослоёв элементов растения: в горизонтальном пологе растений и при полусферической форме кронового пространства. В первом случае площадь верхней поверхности фигуры равна площади её проекции на горизонтальную поверхность ($S_{n+1} = S_0$), во втором – боковая поверхность фигуры (кроны, S_{n+1}) в два раза больше площади основания (S_0); следовательно, поступление ФАР больше по отношению к горизонтальной поверхности. Иными словами, приход ФАР определяется величиной S_{n+1} , равной величине монослоя слоевища, имеющего ту же площадь ($S_{n+1} = S_n$ (слоя)), т. е.

как бы заполняющих однослойно поверхность данной фигуры. В этом случае увеличение размеров кроны невыгодно с точки зрения обмена веществ, и в частности, объёмная интенсивность фотосинтеза в этом случае снижается. Реально величина поглощённой ФАР зависит от величины поверхности растения (S_n/S_0), от её распределения по глубине кроны и от эффективности её работы; в наших моделях – от числа и ширины монослоёв. Формально толщина активного поглощения ФАР определяется отношением $V_{n+1}/S_{n+1} = L$, длиной метаболического пути [9, 14, 25 – 28].

Особенностью полусферической формы кронового пространства, выгодно отличающей её от горизонтальной, является то, что лучи солнца, независимо от их угла падения, проходят одно и то же расстояние от верхней границы кроны до её середины (рис. 1 з).

Отметим, что для большинства водных макрофитов характерны сферические и полусферические и близкие к ним формы кроновых систем. Внешняя сферичность или полусферичность характерна и кронам многих наземных растений.

Из геометрии полусферической формы кронового пространства вытекает правило: объём любого нижележащего полусферического слоя меньше вышележащего (рис. 4 а, е). Другими словами, чем дальше от центра, тем больше растение охватывает пространство, а, значит, потенциально может разместить там больше своей массы и фотосинтезирующей поверхности.

В соответствии с характером изменения интенсивности фотосинтеза в радиальном направлении кронового пространства в структуре последнего условно можно выделить две зоны: верхнюю (ВЗ) и нижнюю (рис. 4). Верхняя зона характеризуется высокими значениями интенсивности фотосинтеза ($\mu_{W(n)}$). На рис. 4 она показана заштрихованными столбиками. Её толщина совпадает с длиной метаболического пути ($L = V_{n+1}/S_{n+1}$). У слоевищ каллитамниона при высоте кронового пространства 3.1 см и $L = 0.76$ см толщина фотосинтетически активной зоны равна 0.97 см. При высоте кроны в 6.5 см толщина верхней зоны (2.3 см) практически совпадает с длиной метаболического пути ($L = 2.2$ см).

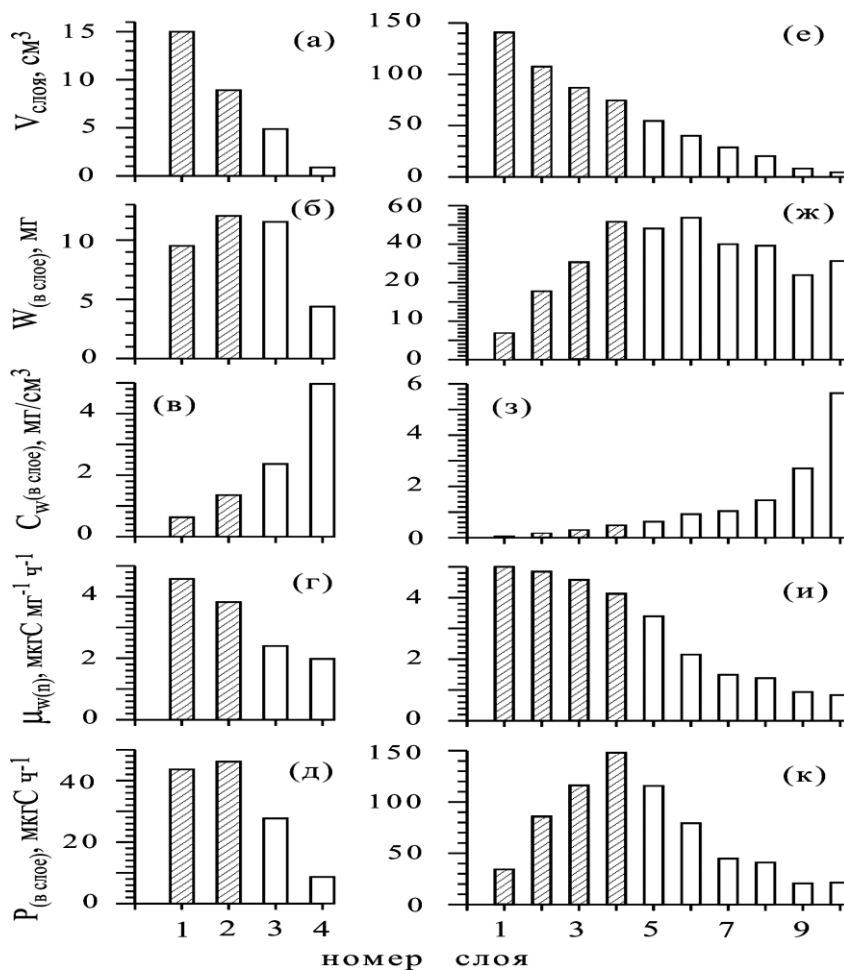


Рис. 4 Структурные и функциональные характеристики кроновых систем двух кустов каллитамниона щитковидного (*C. corymbosum*) высотой 3.1 (куст 4, а – д) и 6.5, (куст 5, е – к) см. Объём слоя (а, е), количество сухой массы растений в объёме слоя (б, ж) и объёмная концентрация сухой массы (в, з), интенсивность (г, и) и скорость (д, к) фотосинтеза элементов слоевища в границах слоя

Fig. 4 Structural and functional descriptions of crown systems of two bushes (*C. corymbosum*) in 3.1 (bush 4, a – d) high and 6.5, (bush 5, e – k) cm. Volume of layer (a, e), the amount of dry mass of plants in a volume of layer (б, ж). Concentration of dry mass (в, з), intensity (г, и) and speed (д, к) of photosynthesis of structural elements of thallus within bounds of layer

Аналогичная ситуация наблюдается и в кроновых системах другого водного макрофита – бриопсиса гипнообразного (*Bryopsis hypnoides*) [10].

Верхняя зона занимает (охватывает) большую часть объема кронового пространства: 80 % у растений с высотой кроны 3.1 см и 72 % у растений с высотой кроны 6.5 см (рис. 4 а, е), где соответственно размещается 57 и 32 % всей массы растения (рис. 4 б, ж) и где соответственно включается 71 и 54 % фиксируемого растением карбонатного углерода (рис. 4 д, к).

Как следует из выше приведённых данных, с увеличением размеров кронового пространства ширина фотосинтетически активной зоны увеличивается с 1 см у слоевища под номером 4 до 2.3 см у слоевища под номером 5, но при этом доля массы растения, размещаемая в ней и доля фиксируемого здесь карбонатного углерода, снижаются.

При высоте кроны 6.5 см элементы растения верхней и нижней зон фиксируют при-

мерно одинаковое количество бикарбонатного углерода (рис. 4 к), т.е. структура кроны организована таким образом, что элементы растения нижней зоны способны вносить существенный вклад в продукционный процесс растения.

Обратим внимание на то, что в средней части кронового пространства количество массы на каждом из рассматриваемых слоёв примерно одинаково (рис. 4 ж), тогда как объём концентрического слоя с приближением к центру кроны уменьшается (рис. 4 е).

Известно [20], что из всевозможных форм кроновых систем ближе к оптимальной будет та, которая обеспечивает линейное распределение ФАР внутри кроны. Линейность в распределении ФАР достигается в том случае, если вышележащие слои кроны минимальным образом затеняют нижележащие, позволяя тем ФАР самым глубоко проходить в нижние слои кронового пространства.

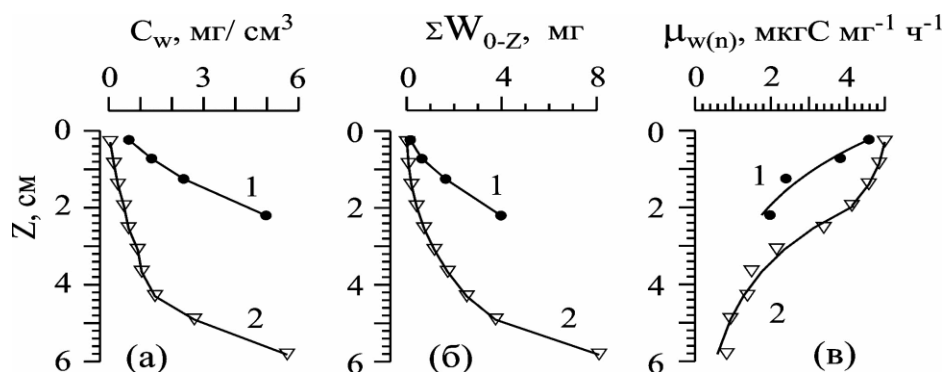


Рис. 5 Послойное изменение объёмной концентрации сухой массы (C_w , а), кумулятивной сухой массы (ΣW_{0-z} , б) от верхней границы кроны до середины любого слоя на расстоянии Z по ходу прохождения лучей солнца при площади сечения 1 см^2 и интенсивности фотосинтеза ($\mu_{w(n)}$, в) в кроновых пространствах кустов каллитамниона щитковидного (*C. corymbosum*) высотой 3.1 (1) и 6.5 (2) см

Fig. 5 Layer change the by volume concentration of dry mass (C_w , а), cumulative dry the masses (ΣW_{0-z} , б) from the high bound of crown to the middle of any layer in the distance Z on motion passing of rays of a sun at an area section of 1 cm^2 and intensities of photosynthesis ($\mu_{w(n)}$, в) in crown spaces of bushes *C. corymbosum* in 3.1 (1) high and 6.5 (2) cm

Как следует из рис. 4 (в, ж) и рис. 5 (а), при небольших размерах кронового пространства (3.1 см) каллитамниона щитковидного (куст 4) объёмная концентрация сухого вещества (C_w) с продвижением к центру кроны линейно увеличивается и описывается уравнением: $C_w = -0.128 + 2.232 Z$ (стандартная ошибка, $s = 0.31$, $R = 0.99$). Увеличение размеров кронового пространства автоматически ведёт к удлинению светового пути и усилению затеняющего эффекта. При высоте кроны 6.5 см (куст 5) объёмная концентрация сухой массы по всей глубине кронового пространства изменяется нелинейно (рис. 5 а). В начале до глубины 4.3 см она увеличивается медленно ($C_w = -0.146 + 0.342 Z$, $s = 0.08$, $R = 0.99$) до значений 1.04 мг/см^3 , а дальше быстро ($C_w = -10.72 + 2.792 Z$, $s = 0.34$, $R = 0.99$) и в основании кроны достигает максимальной величины, 5.64 мг/см^3 .

Таким образом, кроновая система большого размера (куст 5) формируется так, что на большей части её глубины объёмная концентрация массы поддерживается на относительно небольшом уровне, а это значит, что экранирующий эффект, вызванный увеличением плотности растительной массы, нарастает медленно. Как следует из рис. 5 б, куммулятивная масса (ΣW_{0-z}), экранирующая проходящий свет, также нарастает медленно, и на расстоянии 5 см от верхней границы кроны достигает такой же величины, как и у растений малого размера (куст 4) на глубине кроны в 2 см.

Следовательно, растение, увеличивая размеры кронового пространства, структурирует его таким образом, что вышележащие слои минимальным образом экранируют нижележащие. Другими словами, создаются оптимальные условия для прохождения ФАР в нижние слои кронового пространства.

В свою очередь интенсивность фотосинтеза ($\mu_{w(n)}$) с глубиной кроны снижается нелинейно (рис. 5 в). Причём в кронах небольшого размера изменения начинаются сразу вблизи границы кронового пространства ($\mu_w = 5.145e^{-4.89Z}$, $s = 0.352$, $R = 0.97$), тогда как в кро-

нах большого размера экспоненциальное снижение ($\mu_w = 11.286e^{-0.506Z}$, $s = 0.225$, $R = 0.99$) наблюдается в более глубоких слоях. В верхнем слое кроны толщиной в 2.3 см $\mu_w(n)$ удерживается на относительно постоянном уровне. Обратим внимание на близость значений ко-эфицента b в уравнениях, описывающих связь $\mu_{w(n)}$ с Z в кронах разного размера. Это говорит о том, что в кроновых пространствах растений разного размера на данных участках светового пути создаются сходные условия в изменении прохождения солнечной радиации и обеспеченности растений карбонатным углеродом. Другими словами, структуры растения верхней зоны кронового пространства не являются существенной преградой для прохождения солнечной радиации в нижележащие слои. Растение при полусферической форме кронового пространства может существенным образом увеличить размеры своей индивидуальной массы за счёт структур верхнего яруса и при этом оставаться в хороших условиях по обеспеченности ФАР.

На примере отдельно растущего куста каллитамнион (куст 5) рассмотрим (табл. 1) как соотносятся между собой поверхность геометрической фигуры (полусферы) кроны (S_{n+1}) и поверхность тела растения (слоевища, S_n). Площадь поверхности геометрической фигуры кроны каллитамниона равна 262.6 см^2 , следовательно, под одним сантиметром площади геометрической поверхности кроны каллитамниона располагается 3.7 см^2 фотосинтезирующей поверхности (S_n/S_{n+1}). Если площадь поверхности геометрической фигуры кроны каллитамниона сопоставить с площадью поверхности элементов растения верхней зоны кронового пространства ($S_{n(BZ)}/S_{n+1}$), то получается величина 1.54. Таким образом, в структуре кронового пространства выделяется один монослой с активно фотосинтезирующими элементами по площади поверхности, который превосходит геометрическую поверхность кроны примерно в полтора раза.

Теперь для того же куста каллитамниона рассчитаем соотношение поверхности тела слоевища к площади горизонтальной проекции кронового пространства (S_n/S_0 , LAI). Величина этого соотношения равна 7.4, что в 3.7 раза больше, чем показатель S_{n+1}/S_0 у этого же растения (табл. 1).

Величина индекса листовой поверхности, рассчитанная для отдельного куста каллитамниона (7.36, табл. 1), укладывается в узкий диапазон значений LAI (6 – 8) посевов высокопродуктивных сортов риса, пшеницы, райграса [6, 17] и примерно в 2 раза ниже величин LAI, наблюдаемых в прибрежных фитоценозах Чёрного моря (13.95 – 17.4, [4]).

Сравним между собой значения поточных характеристик двух кроновых систем каллитамниона, различающихся размерами (кусты под номерами 4 и 5). Все удельные характеристики, рассчитанные по отношению к телу растения и к кроновому пространству, выше у растений с малыми размерами кронового пространства. Незначительно отличаются величины интенсивности, рассчитанные на единицу массы растения, и значительно, в 3.4 раза, рассчитанные на единицу объёма кронового пространства. Последнее объясняется различием в вертикальном распределении потока карбонатного углерода в кроновом пространстве растений (рис. 4 д, к). Иными словами, доля пространства, заполненного активно фотосинтезирующим веществом в кронах с малыми размерами больше, чем в кронах с большими размерами.

Естественно, что растению большего размера соответствует и большая величина потока углерода (P , мкгС/ч), но если эту величину отнести к площади поверхности основания кроны (S_0), то получается (табл. 1), что интенсивность потока карбонатного углерода, рассчитанная на единицу горизонтальной поверхности (μ_{s0}), будет 2.3 раза меньше, чем у растения с малыми размерами кронового пространства.

Можно предположить, что растительный полог, сформированный из низкорослых растений, будет более эффективно участвовать в переносе бикарбонатного углерода на единицу горизонтальной поверхности по сравнению с пологом из высокорослых растений.

Проведём численный эксперимент. На горизонтальной поверхности площадью $S_0 = 1.67 \text{ м}^2$ (данный размер площади позволяет расположить заведомо большое число целых объектов) разместим кроновые системы кустов каллитамниона под № 5 так, чтобы их круговые площади основания соприкасались, не перекрывая друг друга (вариант 1, рис. 1 м). Поступим так же и с кроновыми системами кустов каллитамниона под № 4 (вариант 2, рис. 1 н). В третьем варианте кроновые системы под № 4 частично (1/4 проекции) перекрывают друг друга, и в результате образуется сплошной растительный полог высотой в 3.1 см (рис. 1 л). В первом случае максимально возможное число (n) объектов равно 100, во втором – 1308.

Рассчитаем для каждого из случаев соотношение суммарной площади кроновых пространств (ΣS_{n+1}) к площади заселяемой ими поверхности (S_0), интенсивность потока углерода на единицу площади горизонтальной поверхности (μ_{s0}) и на единицу объёма обитаемого пространства (μ_v). Объём обитаемого пространства рассчитывается как произведение S_0 на H , где H – высота кроны.

Как следует из рис. 6, растительный полог высотой 3.1 см (вариант 2), сформированный из кроновых систем, не перекрывающих друг друга, по всем выше названным характеристикам превосходит все другие сравниваемые случаи.

Фитосистема, организованная из крупных слоевищ (вариант 1), проигрывает фитосистемам второго варианта по суммарной площади кроновых пространств (рис. 6 а) и по заполняемости растениями обитаемого пространства, и вследствие этих причин – в показателях интенсивности фотосинтеза (рис. 6 б, в).

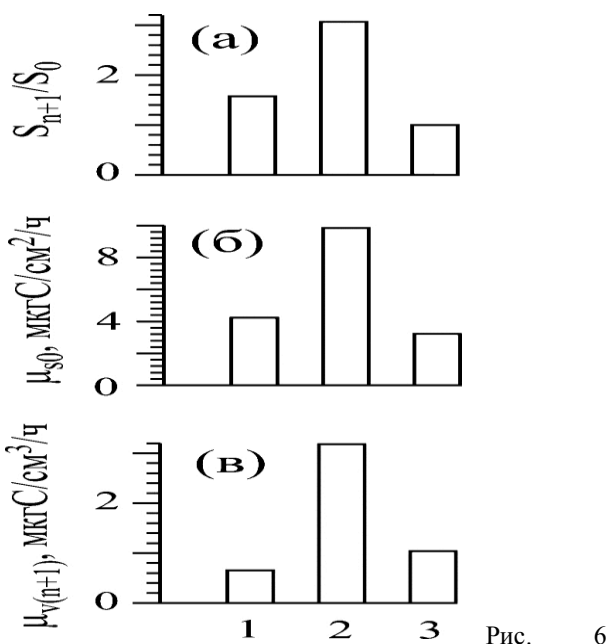


Рис. 6
 Результаты численных экспериментов: 1, 2, 3 (объяснение в тексте)
 Fig. 6 Results of numeral experiments: 1, 2, 3 (explanation is in a text)

В свою очередь, сомкнутый полог растений высотой 3.1 см сильно проигрывает двум другим фитосистемам в ΣS_{n+1} , и одновременно в нём наибольшим образом проявляется ценотическое взаимодействие растений. Одно из его составляющих – взаимное «затенение», как по ФАР, так и по веществу, и как следствие – низкие величины μ_{S_0} , μ_v . Тем не менее, по интенсивности потока углерода на единицу объёма обитаемого пространства сомкнутый полог растений превосходит в 1.6 раза фитосистему, сформированную из кроновых систем высотой в 6.5 см.

Таким образом, можно заключить, что увеличение потока углерода на единицу горизонтальной поверхности (μ_{S_0}), занятой растениями, может достигаться за счёт увеличения суммарной площади кроновых пространств (ΣS_{n+1}). Более выгодно может осуществляться за счёт снижения высоты кроновых пространств (H) с одновременным увеличением их числа на той же площади горизонтальной поверхности (n/S_0 , рис. 1 к, л). По мнению многих авторов [18, 26, 27], увеличение общей поверх-

ности (ΣS_{n+1}) за счёт уменьшения размеров растения с одновременным увеличением их численности может быть одной из многих причин эволюционной трансформации жизненных форм (в пределах цветковых растений) при переходе от деревьев к кустарникам и далее к травам.

Возвращаясь к задаче, поставленной в начале статьи, отметим следующее: **1.** Особенность морфологической структуры слоевища *C. corymbosum*: основная масса растения создается за счёт относительно небольшого числа крупных ветвей первого порядка, берущих начало от самой нижней части осинулевого порядка, что позволяет растению формировать полусферическую форму кронового пространства. **2.** В структуре кроны *C. corymbosum* выделяется верхняя граничная зона, характеризующаяся высокими значениями интенсивности фотосинтеза ($\mu_{W(n)}$), по толщине совпадающая с длиной метаболического пути. Она занимает большую часть кронового пространства соответственно у растений высотой 3.1 и 6.5 см – 80 и 72 %, где размещается соответственно 57 и 32 % всей массы растения и где включается 71 и 54 % фиксируемого растением карбоната углерода. **3.** С глубиной кроны, особенно в нижней зоне кронового пространства, интенсивность фотосинтеза снижается по экспоненциальному закону. **4.** При полусферичной форме кронового пространства растение имеет возможность формировать большую поглощающую поверхность вблизи границ кронового пространства и при этом не увеличивать, а даже снижать объёмную плотность биомассы, что делает возможным без сильных потерь проходить ФАР в нижележащие слои кронового пространства. **5.** Численные эксперименты на кроновых системах *C. corymbosum* показали, что увеличение потока углерода на единицу горизонтальной поверхности, занятой растениями, может достигаться за счёт увеличения суммарной площади кроновых пространств. В свою очередь, физиологически более выгодно это может осуществляться за счёт снижения высоты кроновых

пространств с одновременным увеличением их числа на той же площади горизонтальной поверхности.

1. Завалко С. Е., Ковальчук Н. А. Ярусность как средство стабилизации и оптимизации вертикальной структуры сообщества черноморских макрофитов // Ботанический журнал. – 1994. **79**, № 3. – С. 30 – 39.
2. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.
3. Ковардаков С. А., Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Попов А. Е. Комплексная адаптация цистозир к градиентным условиям (научные и прикладные проблемы). – Киев: Наук. думка, 1985. – 217 с.
4. Ковардаков С. А., Фирсов Ю. К., Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Структурно-функциональные характеристики фитоценоза макрофитов в прибрежной эвтрофируемой акватории / Системы контроля окружающей среды: Средства, информационные технологии и мониторинг: сб. науч. тр. / НАН Украины, Морской Гидрофизический ин-т. – Севастополь, 2009. – С.393 – 397.
5. Меристемы, модули, побеги в разных царствах живых организмов. Мат. XI международн. Школы по теоретической морфологии растений (Тверь, 10 – 16 ноября 2008г.) // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер.: Биология и экология. – 2008. – Вып. 9. – 315 с.
6. Ничипорович А. А. О свойствах посевов растений как оптической системы. // Физиол. растений. – 1961. – **8**, вып. 5. – С. 536 – 542.
7. 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.
8. Празукин А. В. Феноменологическое описание роста ветвей *Cystoseira barbata* как основа периодизации их онтогенеза // Экология моря. – 1983. – Вып. 13. – С. 49 – 58.
9. Празукин А. В. Структура кронового пространства слоевища черноморской бурой водоросли цистозир (*Cystoseira crinita* (Desf.) Voгу) // Альгология. – 2000. – **10**, № 2. – С. 119 – 130.
10. 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
11. Празукин А.В. Структурно-функциональная организация кронового пространства зеленой водоросли бриопсис (*Bryopsis hypnoides* Lamour), Черное море // Вісн. Одеськ. нац. уніту. Біологія. – 2008. – **13**, вип. 4. – С. 93 – 98.
12. Празукин А. В. Пространственная организация слоевищ многоклеточных водорослей и фитосистем искусственных рифовых конструкций / Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: Мат. 3-й Междунар. науч.-практ. конф. (8 – 10 сент., 2008 г.) – Владивосток, 2009. – С.147 – 154.
13. Празукин А. В., Хайлов К. М. Пространственная организация полога диатомового обрастания на экспериментальных конструкциях в сравнении с другими фитосистемами // Гидробиол. журн. – 1998. – **34**, № 5. – С. 38 – 48.
14. Празукин А. В., Хайлов К. М., Ковардаков С. А. Сравнение структурно-функциональных соотношений в морских фитосистемах разного уровня организации на основе их унифицированного описания // Морск. экол. журн.. – 2003. – **2**, № 3. – С. 51 – 62.
15. Росс Ю. Структурная организация посевов и ценозов с точки зрения наилучшего использования лучистой энергии Солнца. / Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. – М.: Колос, 1970. – С. 38 – 51.
16. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. – Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 342 с.
17. Росс Ю., Росс В. Пространственная ориентация листьев в посевах - Сб. Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Ин-т физики и астроном. АН ЭстССР, Тарту, 1969. – С. 60 – 82.
18. Словарь ботанических терминов / Под общ. ред., Дудки И.А. – Киев: Наук. думка, 1984. – 308 с.
19. Тамметс Т. Х., Тооминг Х. Г. Функциональность архитектуры фитоценоза // Физиология растений. – 1985. – **32**, вып. 4. – С. 629 – 635.
20. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 200 с.

21. Тооминг Х. Т. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. – Л.: Гидрометеиздат, 1984. – 263 с.
22. Фирсов Ю. К. Иерархический структурно-функциональный анализ морской многоклеточной водоросли цистозира барбата: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1984. – 20 с.
23. Фирсов Ю. К. Связь физиологических функций морфологических элементов слоевища цистозеры с их возрастом и структурой // Биология моря. – 1978. – Вып. 44. – С. 68 – 74.
24. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1992. – 280 с.
25. Хайлов К. М., Празукин А. В., Смолев Д. М., Юрченко Ю. Ю. Школа биогеоэкологии. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – 325 с.
26. Хайлов К. М., Юрченко Ю. Ю., Шошина Е. В. О связи геометрических, биологических и трофодинамических характеристик водных биокосных фитосистем // Океанология. – 2001. – 41, № 3. – С. 400 – 407.
27. Хайлов К. М., Юрченко Ю. Ю., Смолев Д. М., Празукин А. В. Геометрические условия заполнения гидробионтами пространств и поверхностей искусственных жилищ // Успехи современной биологии. – 1998. – 118, 5. – С. 585 – 596.
28. Хайлов К. М., Юрченко Ю. Ю., Снигирев С. М. От растения к биосфере: Антиучебник. – Одесса: Друк, 2005. – 271 с.
29. Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. – Киев: Наук. думка, 1983. – 253 с.
30. Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. – М.: Наука, 1981. – 168 с.
31. Шульгин И. А., Климов С. В., Ничипорович А. А. Об адаптивности архитектоники растений к солнечной радиации. // Физиология растений. – 1975. – 22, вып. 1. – С. 40 – 48.
32. Binzer, T., Middelboe A. L. From thallus to communities-scale effects and photosynthetic performance in macroalgae communities // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2005. – 287 – P. 65 – 75.
33. Binzer T., Sand-Jensen K. Importance of structure and density of kelp communities (*Fucus serratus*) for photosynthetic production and light utilisation // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2002. – 235 – P. 53 – 62.
34. Chen J. M., Black T. A., Adams R. S. Evaluation of hemispherical photography for determining plant area index and geometry of a forest stand // Agricultural and Forest Meteorology. – 1991. – 56 – P. 129 – 43.
35. Forseth I. N., Teramura A. H. Kudzu leaf energy budget and calculated transpiration: The influence of leaflet orientation // Ecology. – 1986. – 67. – P. 564 – 571.
36. Kirk R. W., Reich P. B., Turner D. P. Predicting leaf area index from scaling principles: corroboration and consequences // Tree Physiology. – 2003. – 23. – P. 1171–1179
37. Lang A. Application of some of Cauchy's theorems to estimation of surface areas of leaves, needles and branches of plants, and light transmittance // Agricultural and Forest Meteorology. – 1991. – 55. – P. 191 – 212.
38. Liu L. X., Xu S. M., Woo K. C. Influence of leaf angle on photosynthesis and the xanthophyll cycle in the tropical tree species *Acacia crassicarpa* // Tree Physiol. – 2003. – 23 – P. 1255 – 1261.
39. McMillen G. G., McClendon J. H. Leaf angle: An adaptive feature of sun and shade leaves // Bot. Gazette. – 1979. – 140. – P. 437– 442.
40. Middelboe A. L., Binzer T. Importance of canopy structure on photosynthesis in single- and multi-species assemblages of marine algae // Oikos. – 2004. – 107 – P. 422 – 432.
41. Ruimy A., Jarvis P. G., Baldocchi D. D., Saugier B. CO₂ fluxes over plant canopies and solar radiation: A review // Adv. Ecol. Res. – 1995. – 26. – P. 1 – 68.
42. Sean C. T., Winner W. E. Leaf area index of an old-growth Douglas-fir forest estimated from direct structural measurements in the canopy // Can. J. For. Res. – 2000. – 30, № 12 – P. 1922 – 1930.
43. Smith W. K., Vogelmann T. C., Delucia E. H., Bell D. T., Shepherd K. A. Leaf form and photosynthesis: Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? // Bioscience . – 1997. – 47. – P. 785 – 793.

Поступила 22 марта 2010 г.

Архітектоніка і фотосинтетична активність червоної водорості калітамніону щитковидного (*Callithamnion corymbosum*). О. В. Празукин. Розглянута архітектоніка крон слані калітамніону щитковидного (*Callithamnion corymbosum* (J. E. Smith) Lyngb.), висотою 3.1 і 6.5 см. Основна маса рослини утворюється за рахунок відносно невеликої чисельності великих гілок першого порядку, які беруть початок від самої нижчої частини осі нульового порядку. У структурі крон виділяється верхня межована зона, яка характеризується високими значеннями інтенсивності фотосинтезу (4.6 – 5 мкгС/мг/ч) і невисокою щільністю біомаси (0.05 – 0.6 мг(сух)/см³), яка співпадає по товщині з довжиною метаболічного шляху (відповідно з розмірами крон 0.97 і 2.3 см). Верхня зона займає більшу частину кронного простору (відповідно з розмірами крон 80 і 72 %), де розміщується 57 і 32 % всієї маси рослини і де включено 71 і 54 % фіксованого рослиною карбонатного вуглецю. З глибиною крони, особливо в нижній зоні кронного простору, інтенсивність фотосинтезу знижується за експоненціальним законом. Індекс листової поверхні в кронних системах напівсферичної форми висотою 6.5 см сягає – 7.36. Показано, що збільшення потоку вуглецю на одиницю горизонтальної поверхні, зайнятого популяцією рослин може досягати за рахунок зниження висоти кронних просторів, що може здійснюватись за рахунок зниження висоти кронних просторів з одночасним збільшенням їх числа на тій же площі горизонтальної поверхні.

Ключові слова: багатоклітинні водорості, морфологія водоростей, населений простір, концентрація сухої речовини, фотосинтез, індекс листової поверхні.

Architectonics and photosynthetic activity of of red algae *Callithamnion corymbosum*. A. V. Prazukin. Architectonics of crown of thallus of *Callithamnion* in 3.1 high and 6.5 cm considered. The bulk of plant is created due to the branches of the first order. Crowns have an overhead zone. There is high intensity of photosynthesis and sparse distribution of biomass. Width of overhead zone equals the length of metabolic way (accordingly 0.97 and 2.3 cm). An overhead zone occupies accordingly 80 and 72 % from the volume of crown. In this zone takes a place accordingly 57 and 32 % the masses of plant and 71 and 54 % is fixed carbonate carbon. Intensity of photosynthetic activity decreases exponentially into a crown. Leaf area index carbonsystems in 6.5 high arrives at – 7.36. The size of stream of carbon is positively related to by a size by the total area of the crown systems. The total area of the crown systems is increased at the simultaneous diminishing of height of plants and increase of quantity of plants.

Keywords: Architectonics of plants, multicellular algae, morphology plants, inhabited space, concentration of dry matter, photosynthesis, leaf area index.