



ДИСКУССИОННЫЙ КЛУБ

---



---

 МОРСЬКИЙ  
 ЕКОЛОГІЧНИЙ  
 ЖУРНАЛ
 

---



---

УДК 582.26\27:581.4(262.5)

**А. В. Празукин**, канд. биол. наук, ст. н. с.Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,  
Севастополь, Украина,

**РАЗЛИЧНЫЕ ПРИЁМЫ ОПИСАНИЯ  
 ФИТОСИСТЕМ РАЗНОГО УРОВНЯ ОРГАНИЗАЦИИ НА ПРИМЕРЕ  
 ЗЕЛЁНОЙ ВОДОРОСЛИ БРИОПСИС (*BRYOPSIS LAMOUREUX*) ЧЁРНОГО МОРЯ**

На примере двух видов бриопсиса (*Bryopsis plumosa*, *B. hypnoides*) рассмотрены различные приёмы описания фитосистем (БФ) телесного и надтелесного уровней организации. Представлен набор физико-геометрических параметров, позволяющий характеризовать структурное состояние БФ. Подробно описана морфологическая структура слоевища *B. plumosa* и дано феноменологическое описание формы и структуры кронового пространства слоевищ обоих видов водорослей. Описывается вертикальное распределение массы и поверхности растения в границах кронового пространства. Рассмотрены изменения параметров надтелесных БФ в размерном ряду телесных систем.

**Ключевые слова:** многоклеточные водоросли, *Bryopsis*, морфология, обитаемое пространство, концентрация сухого вещества

Растительный организм, ценопопуляция, растительное сообщество (фитоценоз), растительность отдельного района Земли, растительность Земли – это иерархический ряд растительных объектов, каждый из которых, взаимодействуя с энергией и веществом, образует функциональные системы [16]. Следуя терминологии [4, 5, 8, 32, 34, 45], это – биокосные системы, а применительно к нашему случаю – биокосные фитосистемы (БФ). Биокосные фитосистемы – это системы, в границах которых в неразрывной связи существуют, с одной стороны, инертное вещество в твёрдой, жидкой и газовой фазах, а с другой – биоорганическое вещество фитосистем разного уровня организации. При таком подходе абиотическая компонента системы уже не может рассматриваться как «внешняя среда» по отношению к биоорганическому веществу [32, 45]. «Живое» и «косное» вещество – равноважные и неразделимые части единого целого.

Все биокосные фитосистемы по происхождению делятся на «биогенные», «геогенные» и «техногенные» [21, 22, 33, 34, 42]. При всём их феноменологическом отличии они могут быть представлены единой моделью «биокосной системы» [34, 42, 45] (рис.1 а), описаны одними и теми же структурными и функциональными параметрами и сопоставлены в единых размерных рядах [19, 21, 26, 33 – 36, 38, 42, 43, 45].

Морфологическая структура многоклеточных водорослей чаще описывается с позиций систематики и жизненных форм [1, 9, 10], реже – с позиций обменных процессов [13, 14, 40, 42] и совсем редко – с позиций биокосных фитосистем [34, 42, 45]. Однако в настоящее время приоритеты в получении знаний переместились в сторону крупных объектов, экосистем водоёмов и в целом гидросферы. Важно ещё и то, что структурными элементами этих объектов являются БФ разного уровня

организации. Понятно, что описание биокосных фитосистем не может ограничиваться только традиционными формами морфологического описания растения, поскольку они должны быть одинаково приемлемыми как телесным, так и надтелесным уровням организации БФ. Это означает, что необходим опре-

делённый набор параметров, позволяющий это сделать.

В настоящей статье рассматриваются БФ биогенного происхождения телесного и надтелесного уровня организации (рис. 1 б, в [20 – 22]).

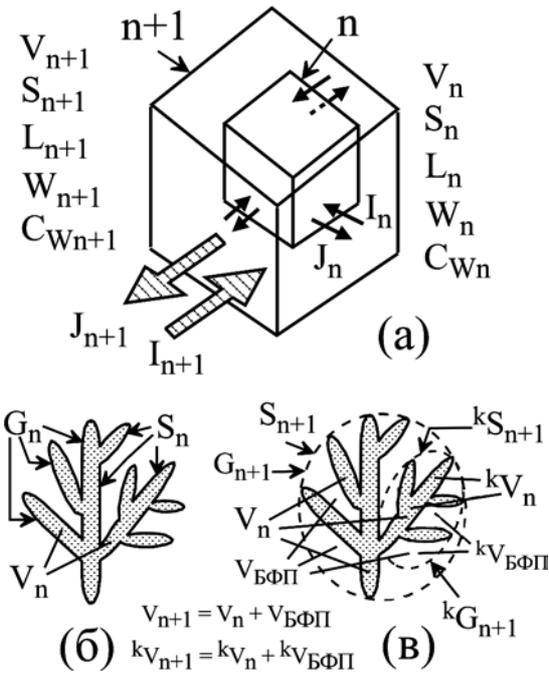


Рис. 1. Модели биокосных фитосистем (БФ). а – модель, отражающая два уровня организации БФ, телесный (n) и надтелесный (n+1), по [42] с изменениями: б – модель тела растения (телесной системы); в – модель надтелесной системы – тело растения в его ближайшем функциональном пространстве (БФП).

Условные обозначения: масса ( $W_n$ ), объём ( $V_n$ ), поверхность ( $S_n$ ), внешняя граница ( $G_n$ ) длина метаболического пути ( $L_n$ ) и объёмная концентрация сухой массы ( $C_{Wn}$ ) тела растения.  $W_{n+1}, V_{n+1}, G_{n+1}, S_{n+1}, L_{n+1}, C_{Wn+1}$ , - параметры надтелесной БФ. Стрелками ( $I_n, J_n$ ) показан обмен между телом растения и водой в БФП, заштрихованными стрелками ( $I_{n+1}, J_{n+1}$ ) – обмен между БФП и водой, окружающей надтелесную систему n+1 - уровня организации.  $V_{\text{БФП}}$  - объём ближайшего функционального пространства.  $^kV_n$  - телесный объём ветви растения k-порядка в объёме её ближайшего функционального пространства ( $^kV_{\text{БФП}}$ ).  $^kG_{n+1}$  - внешняя граница субкоронового пространства ветви k-порядка.

Fig. 1. Models of bioinert phytosystems (BF). а - model mirroring two levels of organization BF, corporal (n) and overcorporal (n+1), [42] with changes: б - model of a body of plant (corporal system); в - model overcorporal of the system - body of plant in its nearest functional space (NFS).

Legend: Mass ( $W_n$ ), volume ( $V_n$ ), surface ( $S_n$ ), outer boundary ( $G_n$ ) length of metabolic path ( $L_n$ ) and volume concentration of a dry mass ( $C_{Wn}$ ) of plant body.  $W_{n+1}, V_{n+1}, G_{n+1}, S_{n+1}, L_{n+1}, C_{Wn+1}$ , - parameters of the overcorporal BF. The arrows ( $I_n, J_n$ ) show the exchange between the plant body and water in NFS, shaded arrows ( $I_{n+1}, J_{n+1}$ ) show the exchange between NFS and water enclosing overcorporal the system n+1 - level of organization.  $V_{\text{БФП}}$  - volume of nearest functional space.  $^kV_n$  - corporal volume of k-order branch in volume of its nearest functional space ( $^kV_{\text{БФП}}$ ).  $^kG_{n+1}$  - outer boundary of subcrown space of k-order branch.

Цель нашей работы: рассмотреть различные приёмы описания биогенных биокосных фитосистем на телесном и надтелесном уровнях организации и представить ограниченный набор физико-геометрических параметров, позволяющий характеризовать структурное состояние БФ. В качестве конкретных объектов выбраны два вида черноморского бриопсиса (*Bryopsis plumosa* (Hudson) Agardh и *B. hypnoides* Lamouroux).

**Материал и методы.** Слоевища бриопсиса перистого (*B. plumosa*) отбирали в фев-

рале – марте 1988 г. с глубины 0.5 м, бриопсиса гипнообразного (*B. hypnoides*) – в августе – сентябре 2005 г. с глубины 0.2 – 3 м в защищённом от волн участке побережья у радиобиологического корпуса Института биологии южных морей, г. Севастополь (Чёрное море).

Формы их кроновых и субкороновых пространств показаны на рис. 2 и 3 в виде геометрических контуров, проходящих по периферийным окончаниям структурных элементов растения.

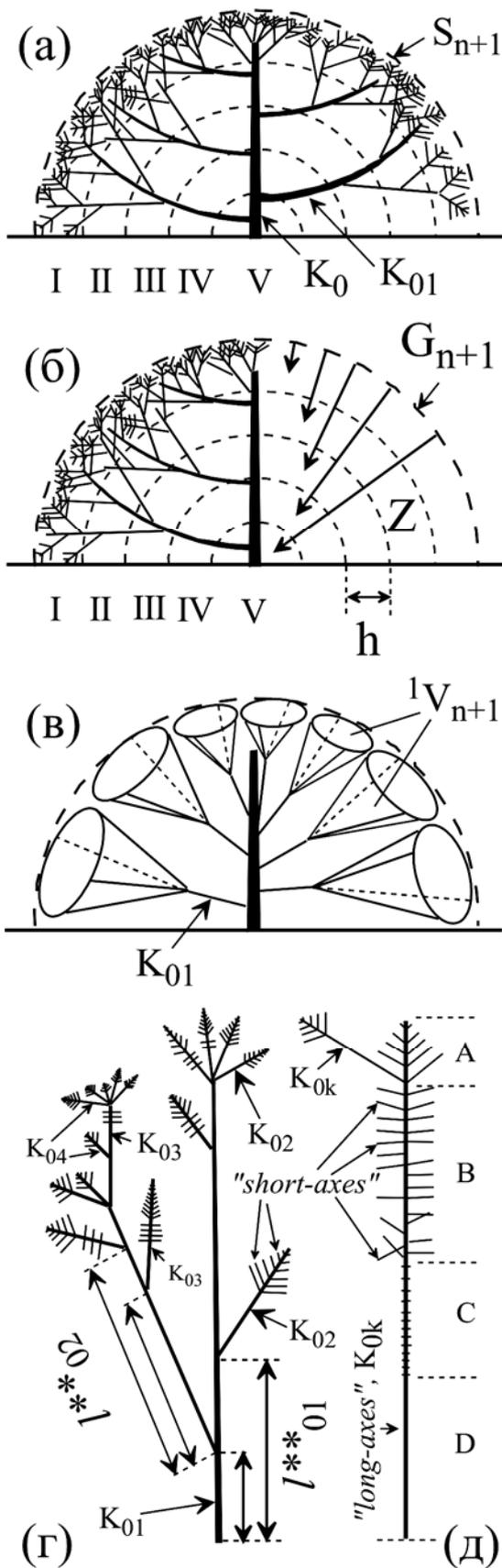


Рис. 2 Схемы морфологической структуры слоевища (а, б), «сложной» (г) и «элементарной» (д) ветви бриопсиса перистого (*Bryopsis plumosa*) и его кронового и субкроновых пространств (в). Условные обозначения:  $K_0, K_{01} - K_{04}, K_{0k}$  – «арматурные» осевые структуры («long-axes») нулевого, первого - четвёртого или любого  $k$ -го порядка; short-axes – «короткие» оси;  $l^*_{01}$  и  $l^*_{02}$  – длина участка соответственно оси  $K_{01}$  и  $K_{02}$  от ее базальной части до места закладки соответствующей оси  $K_{02}$  и  $K_{03}$ . А – D – зоны «элементарной» ветви; внешняя граница кронового пространства ( $G_{n+1}$ ) и площадь её поверхности ( $S_{n+1}$ ); I – V – концентрические зоны (КЗ) кронового пространства,  $h$  – ширина КЗ;  $Z$  – расстояние от верхней границы кронового пространства до середины любой КЗ;  ${}^1V_{n+1}$  – объём субкронового пространства ветви первого порядка.

Fig. 2 Schematic model of macromorphological structure of a whole thallus (a, б), "composite" (г) and "elementary" (д) of *Bryopsis plumosa* branch and its crown's and subcrown's spaces (в). Legend:  $K_0, K_{01} - K_{04}, K_{0k}$  – "reinforcing" axial morphological structures ("long-axes") zero, 1<sup>st</sup> - 4<sup>th</sup> or any  $k$ -orders; short-axes - "short" axes;  $l^*_{01}$  and  $l^*_{02}$  - length of site according to axis  $K_{01}$  and  $K_{02}$  from its bottom part up to the location of according axis  $K_{02}$  and  $K_{03}$ . A - D - zone of "elementary" branch; outer boundary of crown space ( $G_{n+1}$ ) and square of its surface ( $S_{n+1}$ ); I - V - concentric zones (CZ) of crown space,  $h$  - width CZ;  $Z$  - distance from high bound of crown space to middle of any CZ;  ${}^1V_{n+1}$  - volume of subcrown space of the first order branch.

У погружённых в воду растений с помощью штангенциркуля измеряли линейные параметры, позволяющие рассчитать объём ( $V_{n+k}, {}^kV_{n+k}, \text{см}^3$ , здесь и далее подстрочным символом  $n+k$  будем обозначать параметры надтелесных систем, а надстрочным символом  $k$  иерархический порядок субкроновых пространств,  $k$  – изменяется от 1 и далее; рис. 1 – 3) и поверхность ( $S_{n+k}, {}^kS_{n+k}, \text{см}^2$ ) кроновых и субкроновых пространств (см. подробно [18, 22]).  $V_{n+k}, {}^kV_{n+k}$  и  $S_{n+k}, {}^kS_{n+k}$  рассчитывали по формулам, подходящим для аппроксимации их геометрических фигур. Объём ( $V_n$ , здесь и далее подстрочным символом  $n$  будем обозначать параметры телесных систем, рис. 1) и поверхность ( $S_n$ ) осевых структур бриопсиса (рис. 2 г, д) рассчитывали по формулам усечённого конуса, а их длину и диаметр измеряли с помощью бинокулярной лупы МБС-1. По стандартной методике на микроаналитических весах определяли сырую и сухую массу растений [26]. Рассчитывалась объёмная концентрация сухой массы ( $C_w$ ) в кроновых и субкроновых про-

странствах растений и их длина метаболического пути ( $L$ ). Формулы расчета  $C_w$  и  $L$  при-

ведены ниже в тексте и в [22, 26].

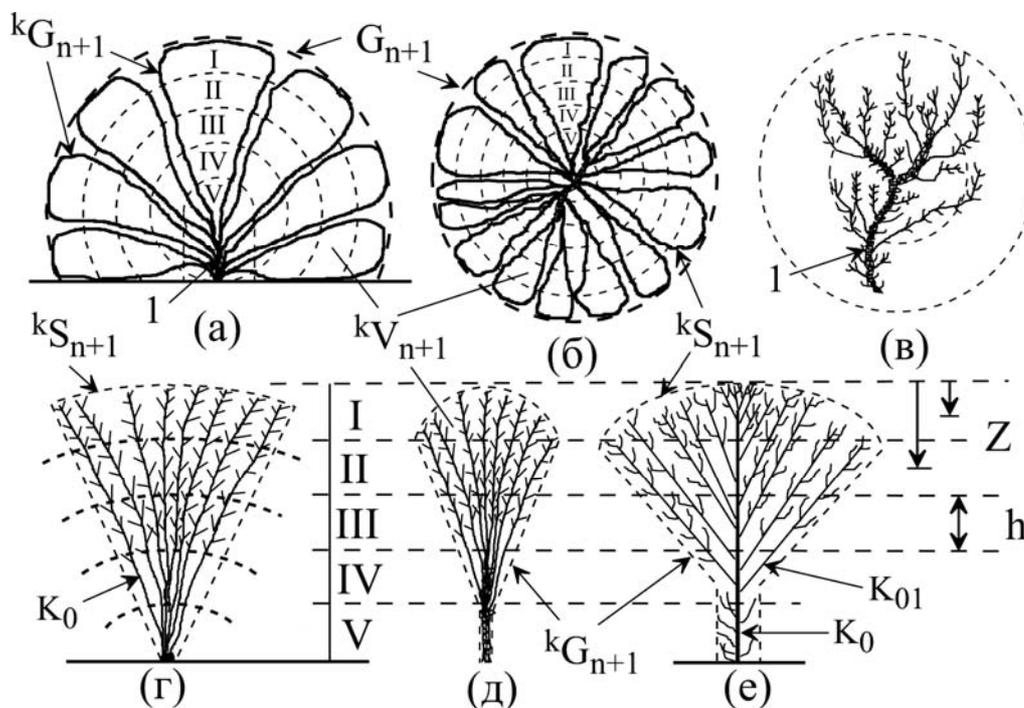


Рис. 3 Схемы структурной организации кроновых пространств (а, б) *Bryopsis plumosa* и субкроновых пространств, организованных пучками из мелких мало разветвлённых «побегов» (г, д) или одним крупным сложно разветвленным «побегом» (е); в – фрагмент слоевища бриOPSIS, оставшегося после удаления основной части «побегов». Показаны псевдостволик (1) и маленькие «побеги» ( $kG_{n+1}$ ,  $kV_{n+1}$ ,  $kS_{n+1}$  – внешняя граница, объём и поверхность субкроновых пространств слоевища; остальные обозначения см. на рис. 2).

Fig. 3 The schematic model of structural organization of crown space (a, б) of *Bryopsis plumosa* and of subcrown spaces organized by bundles of small not enough of ramified “tillers” (г, д) and subcrown spaces of one large complex-ramified “tiller” (е). в – piece of *Bryopsis hypnoides* thallus stayed after deleting a main body of “tillers”. Pseudo-trunk (1) and small “tillers” are shown on figure. ( $kG_{n+1}$ ,  $kV_{n+1}$ ,  $kS_{n+1}$ - outer boundary, volume and surface of subcrown spaces of the thallus; the remaining denotations see on fig. 2).

**Результаты и обсуждение.** Биокосные фитосистемы биогенного происхождения делятся на две группы: телесные и надтелесные (рис. 1 б, в [18, 19, 21, 34, 42]). Особенностью биогенных систем является то, что «живое вещество» самостоятельно выделяет из общего пространства собственное (рис.1, б, в). Другими словами оно определяет внешнюю границу БФ. Например, для тела растения (для телесных БФ, рис. 1 б) – это пространство (объём тела,  $V_n$ ), ограниченное его физической поверхностью ( $G_n$ ). В свою очередь, тело растения своим расположением «захватывает»

собственное надтелесное ближайшее функциональное пространство (БФП), внешняя граница ( $G_{n+1}$ ) которого проходит по внешнему контуру окончаний структурных элементов растения (рис. 1 в). Иерархически ветвящемуся телу растения соответствует иерархически структурированное кроновое пространство, занимающее определенный объём ( $V_{n+1}$ ). В границах кронового пространства размещается телесная масса растения и вода с растворёнными и взвешенными в ней веществами, заполняющая весь объём БФП. Вместе растение и минеральные вещества в границах БФП

образуют надтелесную БФ биогенного происхождения. Например, лес, луг, поле – это тоже надтелесные БФ биогенного происхождения, и в этих случаях биогенная составляющая формируется соответственно растительными сообществами леса, луга, посева.

**А. Организменный (телесный) уровень организации многоклеточных водорослей.** При описании сложно-рассечённых слоевищ многоклеточных водорослей со стержневым (осевым) строением морфологических структур возможны, по крайней мере, два варианта объективного членения растения на структурные единицы [40]. В одном случае единицей членения слоевища является «осевая структура» (осевые морфологические структуры разных порядков ветвления), во втором – «ветвь» (ветви разных порядков ветвления). Ниже, на примере бриопсиса перистого (*B. plumosa*) рассмотрим эти два подхода.

1. Осевая структура – структурная единица сложно разветвлённого слоевища. Слоевище бриопсиса (*Bryopsis*) состоит из сильно разветвлённой трубчатой клетки и имеет вид разветвлённого кустика [6, 10]. В структуре слоевища бриопсиса перистого (*B. plumosa*) отчетливо выделяется главная ось ( $K_0$ ), на которой с двух сторон перисто в один продольный ряд располагаются оси первого порядка ( $K_{01}$ , рис. 2 а). Аналогичным образом размещаются и оси следующих порядков ( $K_{02} - K_{04}$ , рис. 2 г). Все выше перечисленные осевые структуры («long-axes», «арматурные структуры») имеют относительно большие размеры (рис. 4) и вместе формируют основной «скелет» слоевища. В структуре растения имеются и различимо короткие оси – “short-axes” (рис. 4), располагающиеся перисто в одной плоскости на структурах “long-axes” (рис. 2 г, д).

Короткие оси включены в общую иерархию ветвления, отдельные из них в соответствии с общей программой роста растения увеличиваются в размерах и дают начало скелетным структурам (“long-axes”), на которых в

свою очередь появляются структуры следующего порядка, но в подавляющем большинстве “short-axes” – короткие оси, не несущие на себе структур следующего порядка.

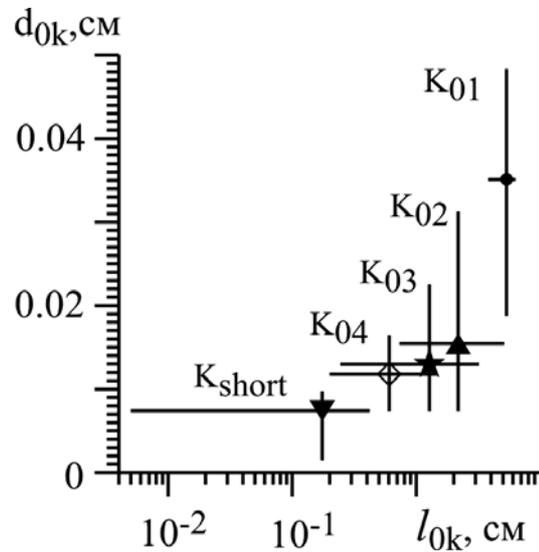


Рис. 4. Средние и крайние значения длины ( $l_{0k}$ , см) и диаметра ( $d_{0k}$ , см) осевых структур слоевища бриопсиса перистого ( $K_{01} - K_{04}$  – арматурные структуры первого – четвертого порядка;  $K_{short}$  – «короткие» оси)

Fig. 4. Average and extreme values of length ( $l_{0k}$ , см) and diameter ( $d_{0k}$ , см) of axial morphological structures of *Bryopsis plumosa* thallus ( $K_{01} - K_{04}$  – reinforcing axial morphological structures of 1<sup>st</sup> – 4<sup>th</sup> orders;  $K_{short}$  – "short" axes)

1.1. Морфологические характеристики осевых структур бриопсиса перистого. Предельные и средние значения длины ( $l_{0k}$ ), диаметра ( $d_{0k}$ ), площади боковой поверхности ( $S_{0k}$ ) и объёма ( $V_{0k}$ ) «арматурных» ( $K_{01} - K_{04}$ ) и «коротких» осевых структур представлены на рис. 4 и табл. 1.

В ряду порядков от первого до четвёртого максимальная и средняя длина и максимальный и средний диаметр осевых структур снижаются, причём длина снижается в 3 раза быстрее, чем диаметр. Осевые структуры  $K_{02} - K_{04}$  имеют одинаковый минимальный диаметр (0.0073 см) и, возможно, это предельно минимальное его значение, когда на осевых струк-

турах еще возможно формирование структур следующего порядка и в частности «коротких» осей. Последние отличаются самыми маленькими величинами  $l$  и  $d$  и в то же время для них

характерны самые большие различия между крайними значениями названных параметров (табл. 1).

Табл. 1 Средние значения длины ( $l_{0k}$ ), диаметра ( $d_{0k}$ ), поверхности ( $S_{0k}$ ), объёма ( $V_{0k}$ ) и их соотношения осевых структур ( $K_{01}$ -  $K_{04}$ ,  $K_{short}$ ) слоевища бриопсиса перистого  
Table 1 Average value of lengths ( $l_{0k}$ ), diameter ( $d_{0k}$ ), surface ( $S_{0k}$ ), volume ( $V_{0k}$ ) and their relation of axial morphological structures ( $K_{01}$ -  $K_{04}$ ,  $K_{short}$ ) of *Bryopsis plumosa* thallus

Порядок ветвления	$l_{0k}$ , см	$l_{max}/l_{min}$	$d_{0k}$ , см	$d_{max}/d_{min}$	$l_{0k}/d_{0k}$	$S_{0k}$ , см <sup>2</sup>	$V_{0k}$ , см <sup>3</sup>	$L_{0k} = V/S$ , см
$K_{01}$	5.34	1.7	0.0351	2.6	152.1	0.6085	0.0060077	0.0099
$K_{02}$	2.17	7.0	0.0154	4.3	140.6	0.1154	0.0005939	0.0051
$K_{03}$	1.27	13.1	0.0130	3.1	98.2	0.0546	0.0001992	0.0036
$K_{04}$	0.60	7.3	0.0118	2.3	51.1	0.0241	0.0000797	0.0033
$K_{short}$	0.17	84.0	0.0074	6.7	23.6	0.0046	0.0000101	0.0022

Длина метаболического пути ( $L_n$ , см) в осевых структурах цилиндрической формы линейно связана с  $d_n$  ( $L_n = V_n/S_n = d_n/4$ , см) и в ряду структур бриопсиса перистого ( $K_{01} - K_{04}$ ,  $K_{short}$ ), её крайние значения различаются в 30 раз (0.0004 – 0.012 см, рис. 4), а средние – в 4.5 (табл. 1). Для структур  $K_{01} - K_{03}$  соотношение  $L_n$  и  $S_n$  (рис.5 а, линия 1) описывается уравнением:

$$\log L_n = -2.059 + 0.338 \log S_n (R^2 = 0.62, n = 69).$$

Хорошо известно геометрическое правило: отношение объёма шара ( $V_{шар}$ ) к его поверхности ( $S_{шар}$ ) будет всегда больше аналогичного соотношения ( $V/S$ ) любой фигуры, отличной от шара, при условии, что объём обеих фигур одинаков. Растение за счёт удлинения, уплотнения и ветвления своего тела или за счёт образования на нём различных выростов и перфораций сохраняет или уменьшает длину метаболического пути. Другими словами, растения стремятся как можно дальше уйти от формы шара. Это – и хорошо известная «запрещённая зона» в координатах  $S/V$  и  $V$  [42, 48].

Логично сопоставить длину метаболического пути в границах тела реального растения с аналогичной характеристикой шара с

объёмом, равным телу растения:  $U = (V_n / S_n) / (V_{шар} / S_{шар}) = L_n/L_{шар}$ , при условии:  $V_n = V_{шар}$ .

Относительная длина метаболического пути  $U$  показывает, какую долю от теоретически максимально возможной длины метаболического пути растения при форме шара составляет реальная длина пути растения в соответствии с истинной формой его тела при тех же значениях величины объёма. Обратная величина  $U$  показывает, во сколько раз длина метаболического пути подлинного тела растения меньше  $L_{шар}$  при равных значениях их объёмов.

Обратим внимание на следующую особенность. Осевые структуры, имеющие относительно высокие значения  $L_n$  (рис. 5 а), как правило, имеют меньшее сходство с формой шара (рис. 5 б). Для осей первого и второго порядков, являющихся основой для формирования структур следующих порядков, характерны большие значения диаметра и отношения  $l/d$  (табл. 1).

Другими словами, эти структуры, проигрывая в длине метаболического пути структурам более высоких порядков ветвления, превосходят их в возможности формировать большую поглощающую поверхность, не сильно увеличивая при этом длину метаболического пути.

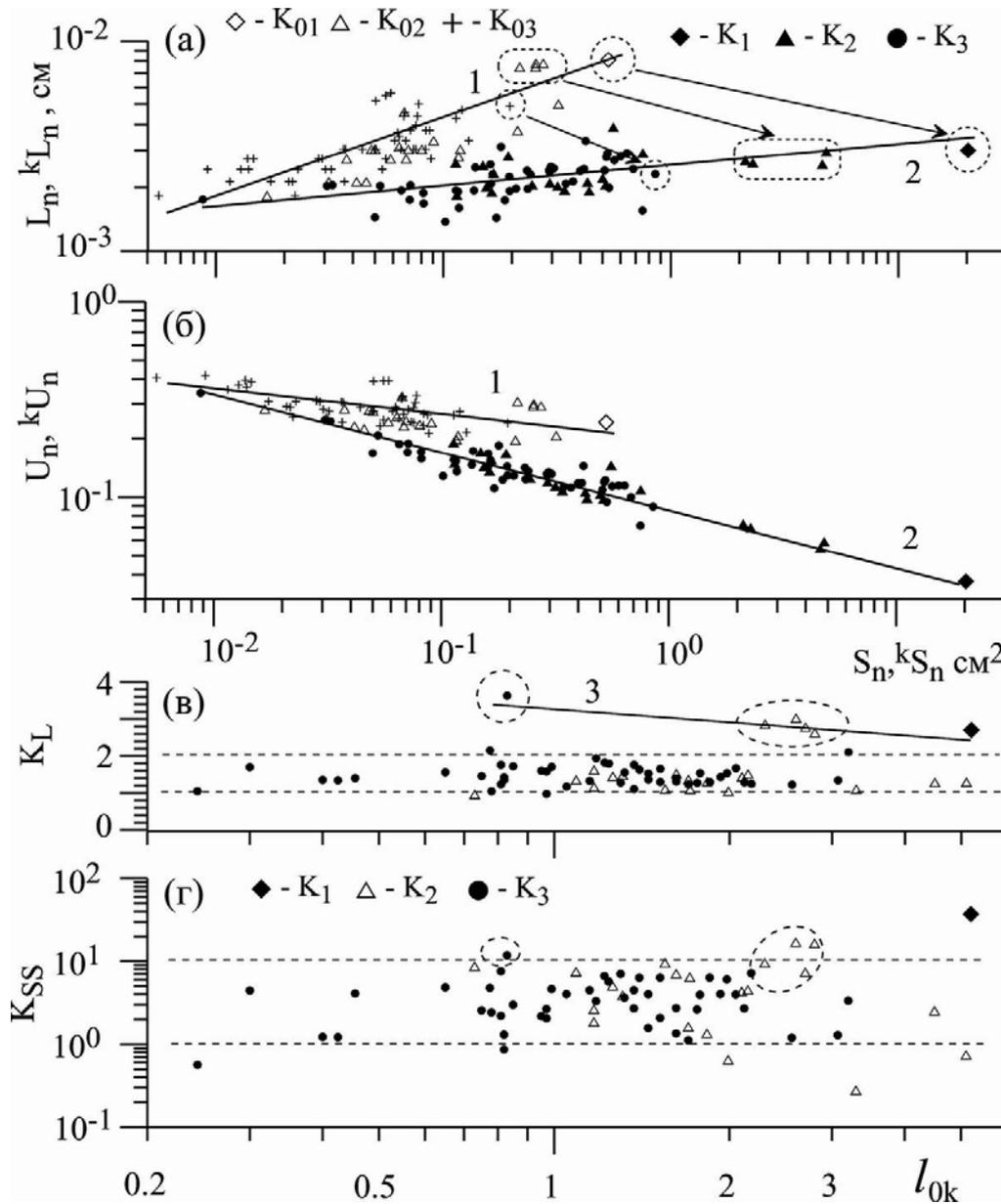


Рис. 5 Изменение в размерных рядах осевых структур ( $S_n$ ) и ветвей ( ${}^kS_n$ ) бриопсиса перистого их абсолютной ( $L_n, {}^kL_n$ , а) и относительной ( $U_n, {}^kU_n$ , б) длины метаболического пути. Коэффициенты уменьшения длины метаболического пути ( $K_L$ , в) и расширения фотосинтетической поверхности ( $K_{SS}$ , г) ветвей первого – третьего порядков бриопсиса перистого при разной длине их несущей

оси ( $l_{0k}$ , см). ( $K_1 - K_3$  – ветви первого – третьего порядка; остальные обозначения см. на рис. 2).

Fig. 5 Change of sized ranges of axial morphological structures ( $S_n$ ) and branches ( ${}^kS_n$ ) of *Bryopsis plumosa* by their absolute ( $L_n, {}^kL_n$ , а) and relative ( $U_n, {}^kU_n$ , б) length of metabolic path. Coefficients of decrease of metabolic path length ( $K_L$ , в) and extension of photosynthetic surface ( $K_{SS}$ , г) of 1<sup>st</sup> – 3<sup>rd</sup> orders branches of *B. plumosa* at different length of their carrying axis ( $l_{0k}$ , cm) ( $K_1 - K_3$  – the branches of 1<sup>st</sup> – 3<sup>rd</sup> orders; the remaining denotations see on fig. 2).

Вся совокупность «арматурных» и «коротких» структур ( $K_{01} - K_{04}$ ,  $K_{short}$ ) ветви первого порядка бриопсиса перистого, независимо от порядка ветвления, по величине длины их метаболического пути делится на три группы.

Для каждой группы структур между  $S_{0k}$  и  $V_{0k}$ , с одной стороны, и  $l_{0k}$  – с другой, в логарифмических координатах обнаруживается линейная связь с достаточно большим коэффициентом детерминации (табл. 2).

Табл. 2 Параметры уравнений вида  $\log y = \log a + b \log x$  ( $R^2$  - коэффициент детерминации)  
 Table 2 Equations parameters as  $\log y = \log a + b \log x$  ( $R^2$  - determination coefficient)

Размерная группа осевых структур ( $K_{ok}$ , $K_{short}$ ) по величине $L_{ok}$ , см и среднее значение $L_{ok}$ по группе (в скобках)	Область определения по $l_{ok}$ , см	Количество наблюдений	Коэффициенты и их среднеквадратические отклонения		$R^2$
			$\log a \pm \delta$	$b \pm \delta$	
$\log V_{ok} = \log a + b \log l_{ok}$					
0.0009 – 0.0020 (0.0015)	0.025 – 0.26	70	-4.183 ± 0.141	1.369 ± 0.065	0.87
0.0021 – 0.0034 (0.0026)	0.15 – 3.3	116	-4.025 ± 0.105	1.122 ± 0.026	0.94
0.0035 – 0.0081 (0.005)	0.77 – 5.2	26	-3.609 ± 0.220	1.337 ± 0.186	0.68
0.0009 – 0.0081	0.025 – 5.2	214	-3.894 ± 0.211	1.561 ± 0.027	0.94
$\log S_{ok} = \log a + b \log l_{ok}$					
0.0009 – 0.0020 (0.0015)	0.025 – 0.26	70	-1.542 ± 0.071	1.183 ± 0.032	0.95
0.0021 – 0.0034 (0.0026)	0.15 – 3.3	116	-1.463 ± 0.052	1.061 ± 0.009	0.98
0.0035 – 0.0081 (0.005)	0.77 – 5.2	26	-1.255 ± 0.109	1.168 ± 0.092	0.87
0.0009 – 0.0081	0.025 – 5.2	214	-1.398 ± 0.105	1.280 ± 0.014	0.98
$\log L_{ok} = \log a + b \log l_{ok}$					
0.0009 – 0.0020 (0.0015)	0.025 – 0.26	70	-2.641 ± 0.070	0.184 ± 0.033	0.32
0.0021 – 0.0034 (0.0026)	0.15 – 3.3	116	-2.562 ± 0.052	0.061 ± 0.013	0.17
0.0035 – 0.0081 (0.005)	0.77 – 5.2	26	-2.354 ± 0.109	0.168 ± 0.093	0.12
0.0009 – 0.0081	0.025 – 5.2	214	-2.497 ± 0.105	0.280 ± 0.014	0.67

1.2. Слоевиче как популятивное множество осевых структур. Термин «популяция» чаще всего используется для обозначения совокупности одинаковых, слабо скоррелированных компонентов отдельной системы: организма или социальной группы [7]. Водоросли со сложно рассечённой структурой таллома рассматриваются нами как популятивные объекты [24, 42], поскольку они образованы из элементарных однотипных структур, композиционно и анатомически связанных друг с другом, но физиологически слабо скоррелированных между собой.

Полнота структурного ансамбля изучаемого объекта – важное методическое условие рассматриваемого подхода: необходимо учитывать практически все образующие его структуры. Поскольку это условие по отношению ко всему слоевичу бриопсиса трудновыполнимо в силу большой численности его структур, то мы проводили исследования на самой крупной ветви первого порядка.

На рис. 6 показано распределение численности, суммарного объёма и суммарной

поверхности в размерном ряду ( $V_n$ ) осевых структур ветви первого порядка бриопсиса перистого.

Численность структур в размерном ряду изменяется по логнормальной кривой; чётко выражен левый восходящий и правый нисходящий участки спектра (рис. 6 а). Отметим, что такой вид распределения наиболее характерен для природных объектов [12, 47]. Если же изучаемый ряд не отражает весь ансамбль структурных элементов системы (целой ветви, целого растения) или анализ проводился с недостаточным шагом, обнаруживаются вправо или влево скошенные распределения.

Связь рассматриваемых параметров с  $V_n$  на восходящем и нисходящем участках спектра (рис. 6 а – в) может быть описана уравнениями вида:

$$\log Y = \log a + b \log V_n$$

$$\log Y = \log a - b \log V_n$$

Значения параметров уравнения представлены в табл.3.

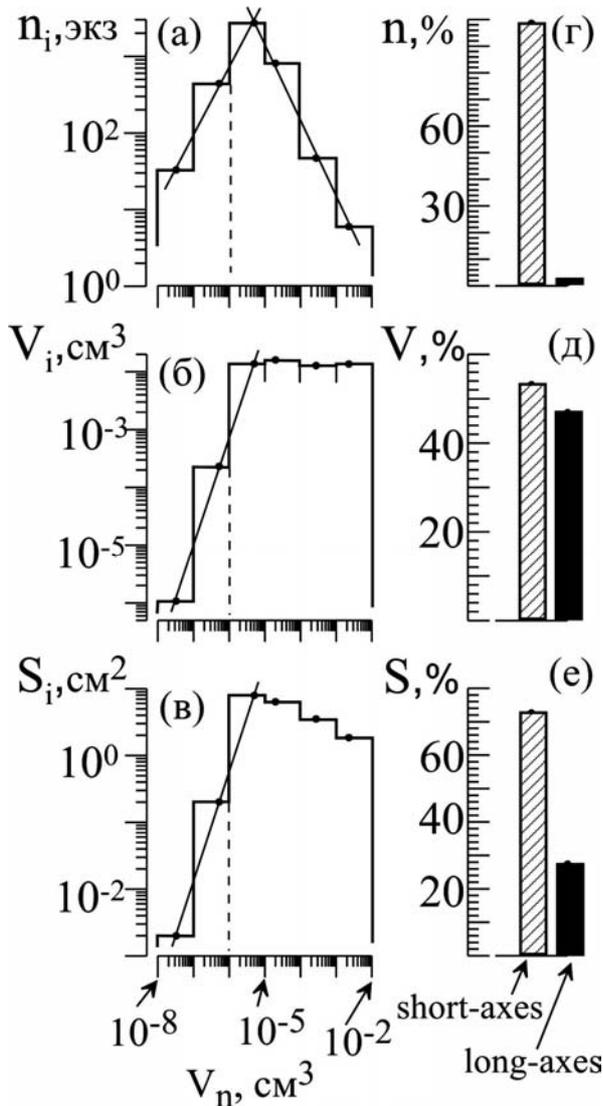


Рис. 6 Распределение численности (а), суммарного объёма (б) и суммарной поверхности (в) в размерном ряду ( $V_n$ ) осевых структур ветви первого порядка бриопсиса перистого и вклад арматурных (long-axes) и «коротких» (short-axes) осевых структур в общую численность (г), объём (д) и поверхность (е) ветви.

Fig. 6 Allocation of number (a), total volume (б) and total surface (в) in the sized range ( $V_n$ ) of axial morphological structures of 1<sup>st</sup> order branch of *Bryopsis plumosa* and contribution reinforcing (long-axes) and "short" (short-axes) of axial morphological structures in total number (г), volume (д) and surface (е) branch.

Как следует из рис. 6, осевые структуры с индивидуальным объёмом меньше  $10^{-6}$  см<sup>3</sup> (первая и вторая размерные группы) составляют 11.7 % от общей численности структур ветви, а их вклад в общий объём и поверхность минимален (соответственно 0.4 и 1 %). По численности преобладают структуры размером от  $10^{-6}$  до  $10^{-7}$  см<sup>3</sup>; на их долю приходится 67 %. Объекты размером до  $10^{-7}$  см<sup>3</sup> – «короткие» структуры, располагающиеся непосредственно на верхушках арматурных структур (в зоне «а», рис. 2 г, д. рис. 4). Основная масса растения относительно равномерно (22.7 – 28.4 %, рис. 6 б) распределена по четырём размерным группам с третьей по шестую, тогда как определяющая роль в формировании поверхности ветви принадлежит структурам третьей и четвёртой размерных групп (это «короткие» оси и оси четвёртого порядка), на их долю приходится до 71.9 % поверхности ветви.

Табл. 3 Параметры уравнений вида:  $\log y = \log a + b \log x$ ;  $\log y = \log a - b \log x$  ( $R^2$  - коэффициент детерминации)  
Table 3 Equations parameters as  $\log y = \log a + b \log x$ ;  $\log y = \log a - b \log x$  ( $R^2$  - determination coefficient)

Вид зависимости	№ рисунка	Кол-во наблюдений	Коэффициенты и их среднеквадратические отклонения		$R^2$
			$\log a \pm \delta$	$b \pm \delta$	
Размерный диапазон по $V_n$ : $10^{-8}$ - $10^{-5}$ см <sup>3</sup>					
$N_i = f(V_n)$	6 а	3	$8.111 \pm 0.058$	$0.878 \pm 0.038$	0.99
$V_i = f(V_n)$	6 б	3	$8.111 \pm 0.058$	$1.878 \pm 0.038$	0.99
$S_i = f(V_n)$	6 в	3	$9.613 \pm 0.018$	$1.644 \pm 0.011$	0.99
Размерный диапазон по $V_n$ : $10^{-6}$ - $10^{-2}$ см <sup>3</sup>					
$N_i = f(V_n)$	6 а	4	$-1.917 \pm 0.045$	$-1.016 \pm 0.022$	0.99
$V_i = f(V_n)$	6 б	4	$-1.917 \pm 0.045$	$-0.016 \pm 0.022$	0.20
$S_i = f(V_n)$	6 в	4	$-0.336 \pm 0.039$	$-0.238 \pm 0.018$	0.99

Из рис. 6 г – е следует, что поверхность ветви на 72.6 % складывается из поверхностей «коротких» осевых структур. По численности эта группа структур значительно превосходит все группы вместе взятые (98.6 %) и на 53 % определяет массу (общий объём) ветви.

Таким образом, можно заключить, что «стратегия» ветвления бриопсиса перистого направлена на образование как можно большего числа «коротких» структур, обладающих наименьшей длиной метаболического пути (0.0004 – 0.0025 см), а, следовательно, и потенциально большой метаболической активностью. Также можно предположить, что основной поток веществ, поступающий в растение, проходит через поверхность «коротких» структур. Этим структурам принадлежит большая роль в минерализации органического вещества.

2. «Ветвь» – структурная единица сложно разветвлённого слоевища. Ветвь, как принято считать в альгологии [11], это сложно разветвлённый элемент слоевища, обладающий собственной морфофункциональной структурой, закономерно меняющейся во времени [14, 17, 18, 22, 30, 31, 40].

2.1. Взаимное расположение ветвей разного порядка в структуре растения. Независимо от типа ветвления, ветви бриопсиса перистого можно разделить на две группы: «элементарные» и «сложные» ветви. В структуре первых (рис. 1 д) различаются только осевые структуры двух порядков ветвления: несущая «арматурная» ось любого порядка и располагающиеся на ней «короткие» оси. Вдоль несущей оси от её верхушки к основанию выделяются 4 зоны (рис. 2 д). Верхушечная зона (зона – А) – зона растущих, увеличивающихся в длине и диаметре «коротких» структур (рис. 7). Верхушки ветвей имеют треугольное очертание – видовой признак *B. plumosa* [10]. Размер зоны у  $K_{02}$  –  $K_{04}$  варьирует в диапазоне от 0.15 до 0.46 см, что у большинства структур составляет 15 – 40 % их длины. В то же время у длинных осей  $K_{02}$  она не превышает 10 %, а у осей  $K_{04}$  может достигать

80%. Плотность расположения «коротких» структур в зоне А на осях  $K_{02}$  и  $K_{03}$  ( $N_{short}/l_A$ ) варьирует в диапазоне 76.7 – 134.3 экз./см и в среднем составляет – 94.5 экз./см.

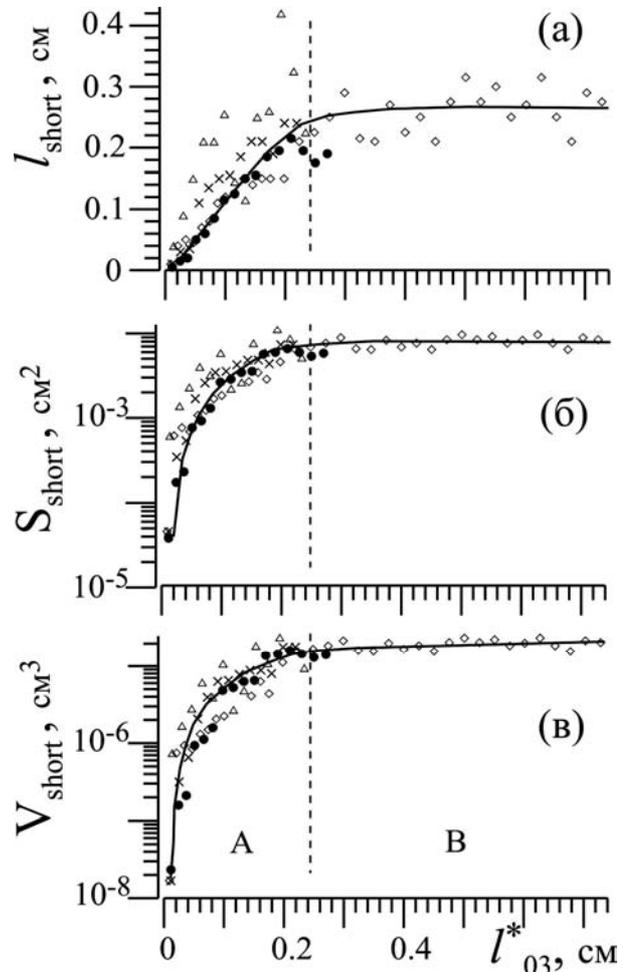


Рис. 7 Изменение длины ( $l_{short}$ , см), боковой поверхности ( $S_{short}$ ,  $cm^2$ ) и объёма ( $V_{short}$ ,  $cm^3$ ) осевых структур бриопсиса перистого с расстоянием от верхушки оси третьего порядка ( $l^*_{03}$ , см).

(А, В – зоны «элементарной» ветви, см. рис. 2 д).

Fig. 7 Change of length ( $l_{short}$ , cm), lateral area ( $S_{short}$ ,  $cm^2$ ) and volume ( $V_{short}$ ,  $cm^3$ ) of "short" axial morphological structures of *Bryopsis plumosa* with distance from an apex of 3<sup>rd</sup> order axes ( $l^*_{03}$ , cm).

(А, В – zones of "elementary" branch, see fig. 2 д).

За зоной А следует зона В, где располагаются зрелые одномерные «короткие» структуры (рис. 7) и структуры с признаками разрушения. Протяжённость зоны у структур  $K_{02}$  и  $K_{03}$  колеблется от 0.08 до 0.9 см. На от-

дельных участках зоны «короткие» структуры могут отсутствовать вследствие их разрушения. В зонах **C** и **D** осевые структуры отсутствуют полностью. В зоне **C** на поверхности арматурных структур обнаруживаются чёткие следы («пеньки») опавших  $K_{short}$ , а в зоне **D** они отсутствуют. Возможно, в зоне **D** «короткие» оси никогда не образовывались.

Вторая группа ветвей – «сложные» ветви, образованные в результате ветвления «арматурных» осевых структур. Например, ветвь первого порядка в своей основе имеет ось первого порядка, на которой располагаются оси второго, а на них – третьего и далее, соответственно, четвёртого порядков (рис. 2 г). В структуру «сложной» ветви включены и «короткие» оси.

В структуре отдельно взятой «сложной» ветви отражена общая модель архитектуры кроны растения. В результате ветвления растение охватывает пространство, ограниченное полусферой (рис. 2 а – в). Для достижения такой формы обитаемого пространства растение «выбирает» и соответствующую стратегию роста и ветвления.

На рис. 8 представлена общая схема морфологической структуры ветви первого

порядка бриопсиса перистого, а на рис. 9 – структурные параметры образующих её ветвей второго и третьего порядка в зависимости от места их расположения на несущей оси.

Ветвь первого порядка – это комбинация из оси  $K_{01}$  и двух типов ветвей второго порядка. Ближе к нижней части и у самой верхушки несущей оси располагаются «элементарные» ветви, а в средней части – «сложные». Первые преобладают по численности. Вторые при небольшом их количестве играют определяющую роль в формировании общей массы (67.8 %) и поверхности (69.2 %) ветви. На долю оси первого порядка приходится 7.7 % массы и 2.7 % поверхности. Длина осевых структур, независимо от их порядка ветвления, уменьшается по направлению к вершине несущей оси (рис. 9 а, е).

В целом, ветвь первого порядка, будучи расположенной на горизонтальной поверхности, принимает веерообразную форму (рис. 8). Такую же форму имеют и «сложные» ветви второго порядка. Ветви третьего порядка, как правило, это – «элементарные» ветви, и располагаются они преимущественно вблизи верхушек осей второго порядка.

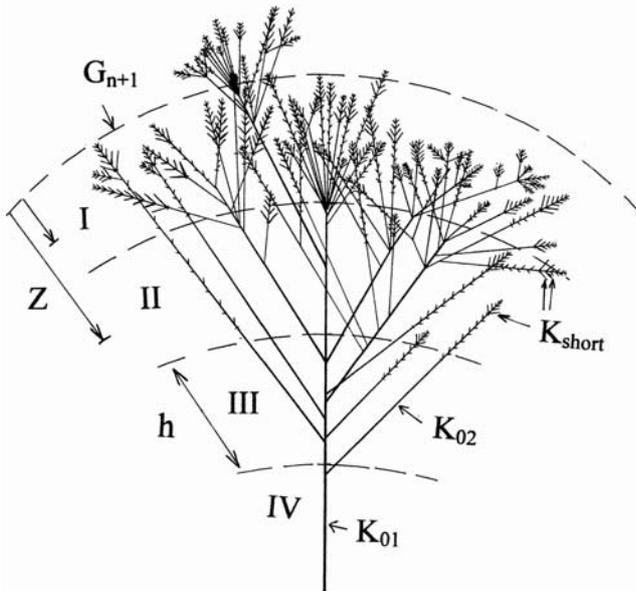


Рис. 8 Морфологическая структура ветви первого порядка бриопсиса перистого (для условных обозначений см. рис. 2)

Fig. 8 Morphological structure of 1<sup>st</sup> order branch of *Bryopsis plumosa* (Legends see on fig. 2)

## 2.2 Абсолютная и относительная длина метаболического пути и коэффициент расширения фотосинтетической поверхности ветви.

Многочлеточные водоросли полностью состоят из элементов, приспособленных к материально-энергетическому обмену с окружающей средой. Увеличение размеров тела растения автоматически ведёт к расширению площади поглощающей поверхности и к возможному изменению соотношения между объёмом и поверхностью.

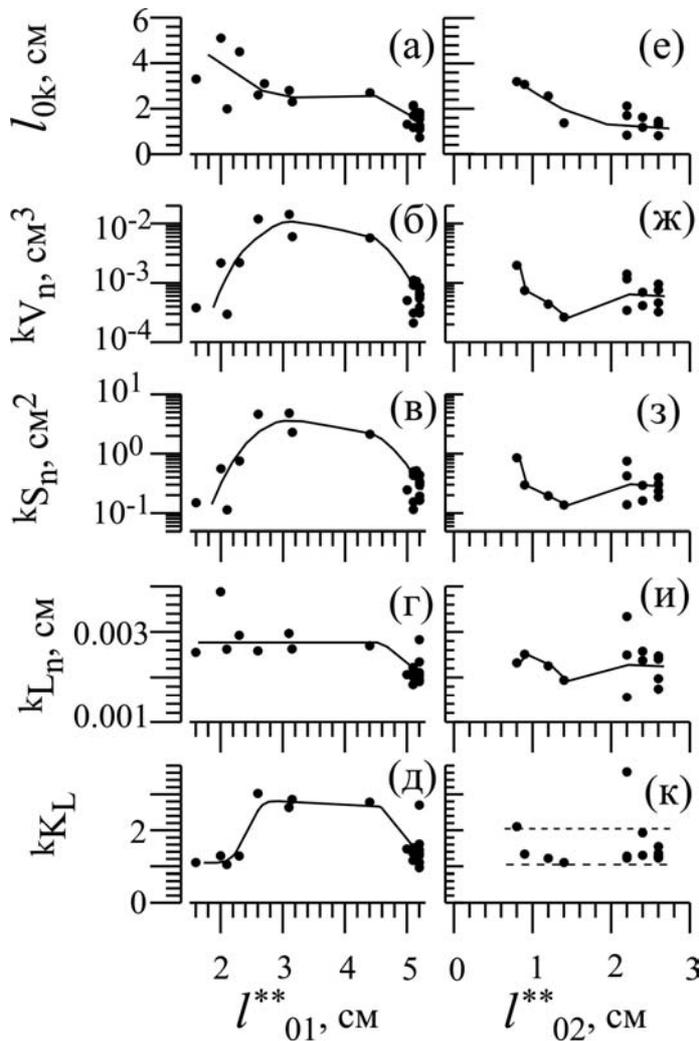


Рис. 9 Изменения значений параметров ветвей второго (а – д) и третьего (е - к) порядка бриопсиса перистого (длины осей второго (а) и третьего (е) порядка ( $l_{0k}$ ), объёма ( ${}^kV_n$ ), поверхности ( ${}^kS_n$ ), длины метаболического пути ( ${}^kL_n$ ) и коэффициента уменьшения длины метаболического пути ( ${}^kK_L$ )) по длине оси первого ( $l_{01}^{**}$ ) и второго ( $l_{02}^{**}$ ) порядка от её нижней части к верхушке.

Fig. 9 Changes of parameters of 2<sup>nd</sup> (а - д) and 3<sup>rd</sup> (е - к) orders branches of *Bryopsis plumosa* (length of axes 2<sup>nd</sup> (а) and 3<sup>rd</sup> (е) orders ( $l_{0k}$ ), volume ( ${}^kV_n$ ), surface ( ${}^kS_n$ ), length of metabolic path ( ${}^kL_n$ ) and coefficient of decrease of metabolic path length ( ${}^kK_L$ )) lengthwise axes of 1<sup>st</sup> ( $l_{01}^{**}$ ) and 2<sup>nd</sup> ( $l_{02}^{**}$ ) orders from its bottom to an apex.

Формирование максимально возможной поглощающей поверхности (S) при минимально возможных значениях длины метаболического пути тела растения (L) может считаться важной целью, достигаемой в ходе онтогенеза отдельно взятой ветви и всего растения в целом.

Для телесных сложно разветвлённых объектов, каковыми являются ветви разных порядков и слоевище в целом, длина метаболического пути ( ${}^kL_n$ ) рассчитывается как отношение суммы объёмов ( $\sum_{i=1}^m V_i$ ) к сумме по-

верхностей ( $\sum_{i=1}^m S_i$ ) осевых структур, их обра-

$$\text{зующих: } {}^kL_n = \left( \sum_{i=1}^m V_i \right) / \left( \sum_{i=1}^m S_i \right).$$

Представив значения параметров осевых структур и ветвей в координатах L и S (рис. 5 а), можно увидеть, что существенное увеличение площади поглощающей поверхно-

сти в ряду порядков ветвей ( $K_3 - K_1$ ) не сопровождается заметным увеличением их длины метаболического пути (линия 2,  $\log {}^kL_n = -2.600 + 0.093 \log {}^kS_n$ ,  $R^2 = 0.29$ ,  $n = 69$ ), как это имеет место в ряду порядков ( $K_{03} - K_{01}$ ) осевых структур (линия 1). В результате ветвления ось k-го порядка превращается в ветвь соответствующего порядка, увеличивается общая площадь поглощающей поверхности и одновременно уменьшается длина метаболического пути (на рис. 3 а переход из одного состояния в другое показан стрелками). Для «элементарных» ветвей бриопсиса перистого коэффициент уменьшения длины метаболического пути ( $K_{Ln} = L_n / {}^kL_n$ ) варьирует в диапазоне от 1 до 2, у «сложных» – от 2 до 3.4 (рис. 5 в).

Судя по наклону линии 3, можно предположить, что в целом для всего куста растения  $K_{Ln}$  будет приближаться к 2. Ветви второго порядка, располагающиеся в нижней и средней частях оси первого порядка, имеют близкие друг к другу значения  $^kL_n$  (рис. 9 г), и в то же время эти структуры сильно различаются по объёму и поверхности (рис. 9 б, в). Для ветвей, размещающихся у самой верхушки несущей оси, заметны характерные низкие значения  $^kL_n$ .

Как видно из рис. 5 б (линия 2), относительная длина метаболического пути ветвей ( $^kU_n = ^kL_n/L_{шар}$ ) снижается с уменьшением их номера порядка. Другими словами, чем больше ветвится растение, тем дальше оно отдаляется от метаболически невыгодной сферической формы тела. При одинаковой площади поглощающей поверхности, ветвящиеся объекты метаболически выигрывают, по сравнению с неветвящимися: для первых характерны более низкие значения как абсолютной, так и относительной длины метаболического пути (рис. 5а, б).

Ветви можно также характеризовать коэффициентом расширения фотосинтетической поверхности ( $K_{SS}$ ): это отношение суммарной поверхности  $\Sigma S$  осей всех последующих порядков ветвления ( $k+1+\dots+n$ ), образующихся на оси  $k$ -порядка, к её поверхности  $S_k$ :  $K_{SS} = \Sigma S_{(k+1+\dots+n)}/S_k$ . Коэффициент  $K_{SS}$  отражает эффективность расширения фотосинтетической поверхности за счёт формирования структур всех последующих порядков.

«Сложные» ветви более низкого порядка ветвления имеют более высокие значения  $K_{SS}$  (рис. 5 г). В случае с бриопсисом перистым интересно то, что у «элементарных» ветвей суммарная поверхность «коротких» осей в подавляющем числе случаев превышает поверхность оси носителя,  $K_{SS}$  варьирует от 1 до 9, и это сказывается на структуре «сложных» ветвей второго и первого порядка (рис. 6 г – е). При соответствующей тактике ветвления за счёт увеличения численности «коротких» осей

растение быстро расширяет площадь поглощающей поверхности, тем самым исключается необходимость в формировании большого числа ветвей четвёртого порядка. Это отражено и в численном ( $n$ ) соотношении ветвей  $K_2 - K_4$  в структуре ветви первого порядка:  $n_{K2} : n_{K3} : n_{K4} = 22 : 47 : 20$ . Доля  $\Sigma S_4$  в общей поверхности ветви первого порядка не превышает 2.5%.

### **Б. Надорганизменные (надтелесные) уровни организации многоклеточных водорослей.**

В [18, 19, 22, 41, 42] мы неоднократно касались вопроса пространственной организации БФ кроновых и субкроновых систем наземных и водных растений и вопроса объективности определения их внешних границ. В данной статье акцент делается на распределение биоорганического вещества (сухой массы) в пространстве кроны отдельного растения, и бриопсис в этом отношении является удобным объектом. Морфологическая структура растения определяет форму кронового пространства, но и одновременно изменяется в соответствии с условиями «обитания» в границах кронового пространства.

1. Феноменологическое описание формы и структуры кронового пространства слоевища бриопсиса. Рассмотрим два вида бриопсиса (*B. plumosa*, *B. hypnoides*), сильно различающихся морфологически, но формирующих сходные по форме кроновые пространства. Рассматриваемые виды разделим на четыре экологические группы: растения, заселяющие горизонтальную поверхность дна; растения, растущие на вертикальных поверхностях крупных камней, валунов и искусственных сооружений; растения, эпифитирующие на других видах водорослей; и растения, находящиеся в неприкрепленном состоянии и образующие плотные скопления слоевищ в складках дна на глубинах 2 – 3 м.

Для растений, заселяющих горизонтальную поверхность дна, характерна полусферическая (рис. 2 а – в) или приближающаяся

ся к ней (рис. 3 а) форма кронового пространства. У бриопсиса перистого субкronовые пространства ветвей первого порядка ( ${}^1V_{n+1}$ ) имеют форму конусов с выпуклыми основаниями, обращёнными к наружной границе кронового пространства (рис. 2 в). Как правило, они частично перекрывают друг друга. Субкronовое пространство ветви можно представить в виде воронки, расширяющейся кверху, у которой верхняя, расширенная, часть «открыта» для прохождения солнечного света, а боковые участки поверхности экранированы соседними ветвями.

В отличие от бриопсиса перистого, у гипнообразного отсутствует главная ось, исполняющая роль ствола, а вместо этого из одной точки (области), располагающейся в центре нижней плоскости полусферы (рис. 3 а), отходит большое множество «побегов», в большинстве случаев не сильно ветвящихся. «Побеги» группируются в пучки (рис. 3 г, д). Форма охватываемого пучком субкronового пространства ( ${}^1V_{n+1}$ ) чаще близка к форме конуса с выпуклым наружу основанием, а его внешняя граница ( ${}^1G_{n+1}$ ) проходит по внешней контуру окончаний «побегов». В отдельных случаях субкronовое пространство формируется одним сложно разветвлённым «побегом» (рис. 3 е). В нижней, центральной, части кроны вследствие переплетения осевых структур и ризоидов образуется «псевдостволик».

Слоевица бриопсиса гипнообразного, эпифитирующие на макрофитах, и слоевица, находящиеся на дне в незакреплённом состоянии, имеют сферическую форму кронового пространства (рис. 3 б). Пучки «побегов» отходят радиально от центра сферы, где они объединены общим разветвленным «псевдостволиком» (рис. 3 б, в) и фрагментами талломов других видов водорослей, на которых бриопсис эпифитирует.

Слоевица этого же вида, отобранные с вертикальных поверхностей крупных камней, валунов и искусственных сооружений, отлича-

лись большим разнообразием форм кроновых пространств (рис. 10) и чаще были похожи на кроны деревьев и кустарников наземных растений. Кроновые системы формируются либо одним, либо несколькими (до шести) сложно разветвлёнными «побегами». В последнем случае побеги отходили от общего основания.

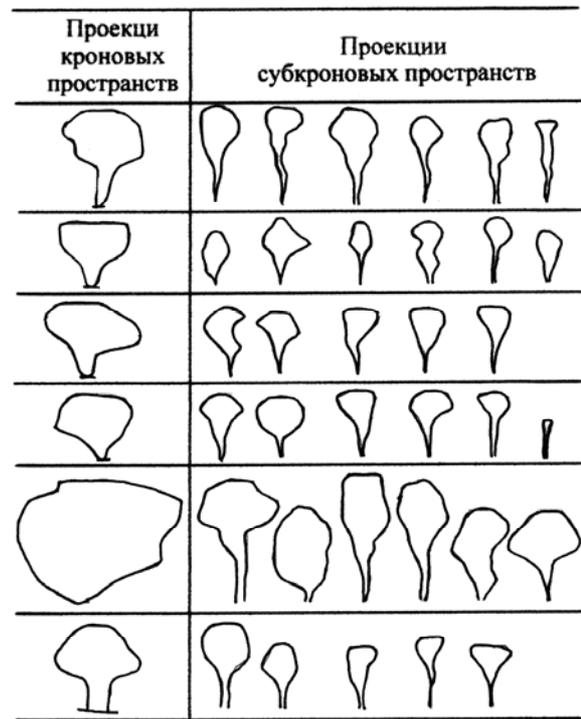


Рис. 10 Проекция кроновых пространств слоевищ бриопсиса гипнообразного и субкronовых пространств сложно разветвлённых «побегов»

Fig. 10 Projections of crown spaces of *Bryopsis hypnoides* thallus and subcrown spaces of complexly branched "tiller"

В левой части рис. 10 показаны проекции кроновых пространств отдельных слоевищ *B. hypnoides*, а в правой – проекции субкronовых пространств сложно разветвлённых «побегов», слагающих эти растения. У всех рассмотренных нами слоевищ бриопсиса обнаружено от 5 до 6 сложно разветвлённых «побегов». Показатель  $\Sigma {}^1V_{n+1}/V_{n+2}$  (отношение суммы объёмов субкronовых пространств ( $\Sigma {}^1V_{n+1}$ ) всех ветвей, формирующих «крону», к объёму кронового пространства ( $V_{n+2}$ )) может быть как больше, так и меньше единицы.

2. Распределение массы и телесной поверхности в границах кронового пространства бриопсиса перистого и гипнообразного. Данный вопрос необходимо рассматривать в двух направлениях: распределение параметров тела растения по длине ветви первого порядка или пучка «побегов» от их верхушки к основанию (рис. 3 г – е, рис. 8) и послойное распределение

надтелесных параметров всего растения от верхних границ кронового пространства к его центральной части, как это показано на рис. 2 а, б, 3 а, б. Заметим, что на рис. 11 – 13 на осях ординат отложены значения расстояния ( $Z$ ) от верхней границы кронового пространства до середины любой его зоны  $Z$  (рис. 2 б, рис. 3 г – е).

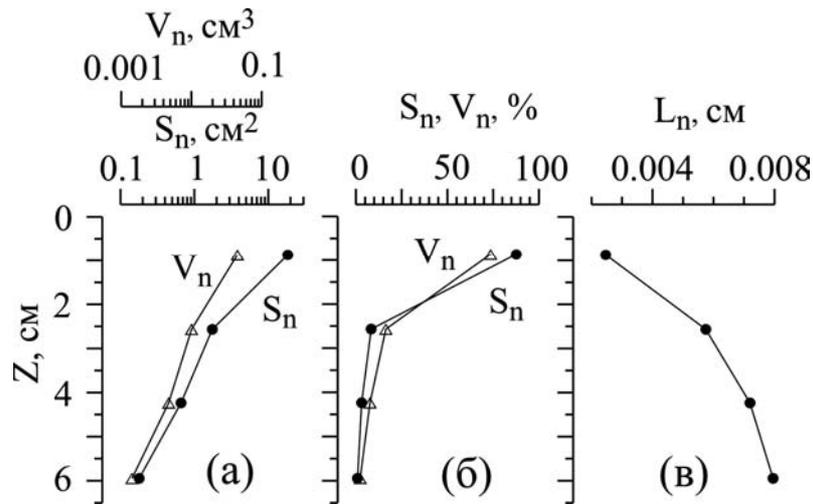


Рис. 11 Абсолютное и относительное распределение параметров (объёма  $V_n(Z)$ , поверхности  $S_n(Z)$  и длины метаболического пути  $L_n(Z)$ ) на отдельных участках ( $h = 1.7$  см) ветви бриопсиса перистого вдоль её вертикальной составляющей от верхушки к основанию.  $Z$  – расстояние от верхней границы кронового пространства до середины любой горизонтальной зоны, см. рис. 2 а – в, рис. 8.

Fig. 11 Absolute and relative distribution of parameters (volume  $V_n(Z)$ , surface  $S_n(Z)$  and metabolic path length  $L_n(Z)$ ) on separate sites ( $h = 1.7$  cm) of *Bryopsis plumosa* branch along its vertical making from an apex to the basis.  $Z$  - distance from high bound of crown space to middle of any horizontal zone, see fig. 2 а - в, fig. 8.

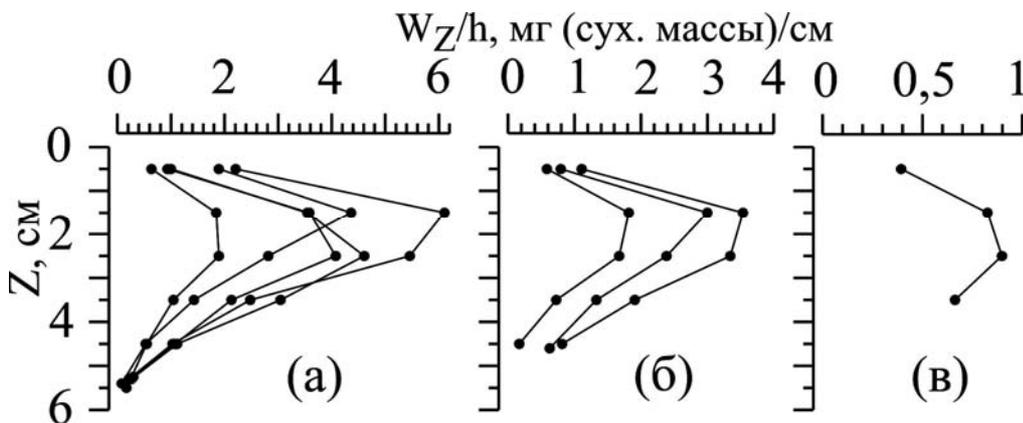


Рис. 12. Распределение сухой массы ( $W_z/h$ ) по длине пучков «побегов» бриопсиса гипнообразного от их верхушек к основанию, отобранных с одного слоевища со сферической формой кронового пространства.  $Z$  – расстояние от верхушки пучка «побегов» до середины любой горизонтальной зоны, см. рис.3 г – е.

Для удобства обзора рисунок разделён на три части: а, б, в.

Fig. 12. Allocation of dry mass ( $W_z/h$ ) lengthwise of bundles of *Bryopsis hypnoides* “tiller” from their apexes to the basis taken from one thallus with the spherical form of crown space.  $Z$  - distance from an apex of “tiller” bundle to middle of any horizontal zone, see fig. 3 г - е. The figure is divided into three parts: а, б, в.

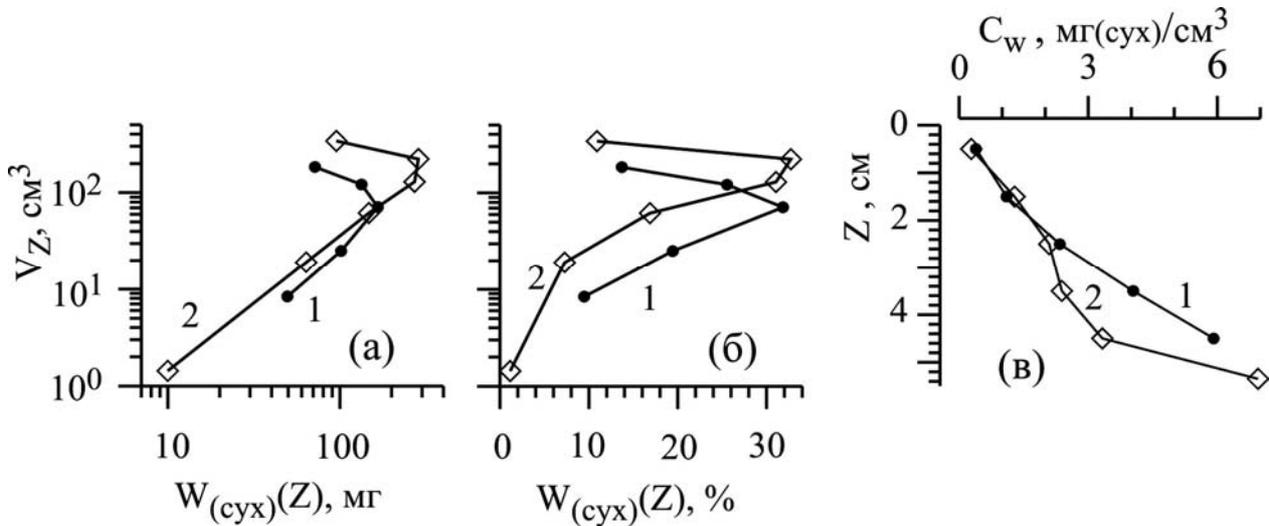


Рис. 13 Соотношение между величиной объёма концентрического слоя ( $V_Z$ ) и абсолютным (а) и относительным (б) количеством сухой массы растения, размещённого в нём ( $W_{\text{сух}}(Z)$ ). в - Послойное изменение объёмной концентрации сухой массы ( $C_w(Z)$ ) в кроновом пространстве бриопсиса гипнообразного.  $Z$  – расстояние от верхней границы кронового пространства до середины любой горизонтальной зоны, см. рис.3 а, б. Растения со сферической (2) и полусферической (1) формами кронового пространства.  
 Fig. 13. Relation between the value of concentric stratum ( $V_Z$ ) volume and absolute (a) and relative (б) amount of plant dry mass disposed in it ( $W_{\text{сух}}(Z)$ ). в - Level-by-level change of volume concentration of dry mass ( $C_w(Z)$ ) in crown space of *Bryopsis hypnoides*.  $Z$  - Distance from high bound of crown space to middle of any horizontal zone, see fig. 3 а, б. Plants with spherical (2) and hemispherical (1) forms of crown space.

Чтобы разобраться в вертикальной структуре ветви первого порядка бриопсиса перистого, ветвь по длине была разделена на четыре равные зоны ( $h = 1.7$  см, рис. 8). Как видно из рис. 8, архитектура ветви складывается таким образом, что число элементов ветви увеличивается от основания к верхушке. В зоне « $I_Z$ » сосредоточено максимальное число осевых структур (рис. 2 а, б, рис. 8), здесь располагаются 74 % всей массы и 88 % всей поверхности ветви (рис. 11 а, б). «Короткие» оси играют определяющую роль, и это объясняет низкие значения  $L_n(Z)$  в «сообществе» осей этой зоны (рис. 11 в).  $L_n(Z)$  рассчитывается как отношение суммы объёмов  $(\sum_{i=1}^m V_i)_Z$  к сумме поверхностей  $(\sum_{i=1}^m S_i)_Z$  осевых структур, входящих в зону  $Z$ .

Как мы видим, вертикальная структура ветви строится таким образом, что большая часть её поверхности располагается непосредственно вблизи верхней границы кронового пространства и охватывает его определённый участок (рис. 2 в). Принимая во внимание характер расположения ветвей первого порядка в структуре всего растения, можно предположить, что и в верхней зоне кроны всего растения (рис. 2 а – в) сосредоточена большая часть всей поверхности растения, здесь происходит основное поглощение ФАР, и, следовательно, осуществляется основной фотосинтез растения.

Аналогичная задача – распределение сухой массы в границах кронового пространства, решалась и применительно к бриопсису гипнообразному. Слоевище этого вида со сферической формой кронового пространства разделялось на пучки «побегов», каждый из которых расчленялся, начиная с верхушки, на горизонтальные зоны с шагом 1 см (рис. 3 б, г – е).

При шаге в 1 см в вертикальном распределении массы в пучках «побегов» обнаруживается одновершинность, причём максимум, независимо от длины пучков, располагается примерно на одном расстоянии от их верхушек, т.е. от верхней границы кронового пространства растения (рис. 12).

Просуммировав по каждой зоне значения  $W_Z$  всех пучков (рис. 3 г – е, рис. 12), получаем распределение сухой массы всего растения по концентрическим слоям кронового пространства ( $\Sigma W_Z(Z)$ , рис. 3 а, б.). В свою очередь, разделив соответствующие значения  $\Sigma W_Z$  на соответствующие величины объёмов концентрических слоев ( $V_Z$ , см<sup>3</sup>), получаем послойное изменение объёмной концентрации сухой массы ( $C_W(Z)$ , мг/см<sup>3</sup>) в кроновом пространстве растения (рис. 13 в).

На рис. 13 а показано соотношение между величиной объёма концентрического слоя ( $V_Z$ ) и количеством сухой массы растения, размещённого в нём ( $W_{(сух)}(Z)$ ). Чем дальше от центра, тем больше пространства для заполнения и тем больше в нём располагается массы растения. Самый верхний односантиметровый слой кронового пространства является и самым незаполненным участком пространства. С продвижением к центру кроны увеличивается объёмная концентрация сухой массы (рис. 13 в). 71 – 75 % всей массы растения сосредоточено в верхнем трёхсантиметровом слое (рис. 13 б) при длине метаболического пути в 1.4 – 1.7 см и при относительно невысокой объёмной концентрации сухого вещества (0.39 – 2.34 мг/см<sup>3</sup>, рис. 13 в). Последнее обстоятельство позволяет солнечной энергии с меньшими потерями проникать в нижние слои кронового пространства.

Таким образом, невыгодная, казалось бы, в метаболическом отношении сферическая форма кронового пространства бриопсиса гипнообразного, благодаря неравномерному распределению в пространстве массы растения, приобретает выгодные черты «пластины».

3. Изменение параметров надтелесных БФ в размерном ряду телесных систем. Ветви первого порядка, простые и сложно разветвлённые «побеги» и «побеги», собранные в кусты целых растений, это – иерархический ряд телесных БФ бриопсиса гипнообразного. В свою очередь, ряд надтелесных БФ следует телесной иерархии. Растение «выгораживает» в соответствии с количеством своей массы ( $W_{сыр}$ ) объём обитаемого пространства ( $V_{n+k}$ ). Последний включает в себя объём тела растения ( $V_n$ ) и объём ближайшего функционального пространства ( $V_{БФП}$ ), заполненного водой с растворёнными и взвешенными в ней веществами ( $V_{n+k} = V_n + V_{БФП}$ , рис. 1 б, в, рис. 3).

Внешняя граница обитаемого пространства ( $G_{n+2}$ ,  $^kG_{n+1}$ ) проходит по внешней контуру окончаний структурных элементов растения. Геометрическая поверхность надтелесных БФ ( $S_{n+k}$ ,  $^kS_{n+1}$ ), в отличие от телесной, не имеет физической основы (рис. 2 и 3).

Между  $V_{n+k}$  и  $W_{сыр}$  существует определённая связь (рис. 14 а), описываемая уравнением:

$$\log V_{n+k} = 1.915 + 1.02 \log W_{сыр} \quad (R^2 = 0.97, n = 82).$$

В уравнении коэффициент при  $\log W_{сыр}$  близок к 1. Это означает, что объём обитаемого пространства увеличивается пропорционально массе растения. Другими словами, концентрация массы живого вещества в границах обитаемого пространства ( $W_{сыр}/V_{n+k}$ , мг/см<sup>3</sup>) удерживается на относительно постоянном уровне. Это следует и из рис. 14 в, г. Концентрация сухой массы ( $C_W$ ) и концентрация поверхности ( $C_S$ ) в обитаемых пространствах варьируют в устойчивых диапазонах (0.4 – 3 мг(сух)/см<sup>3</sup>, 0.8 – 5.2 см<sup>-1</sup>). Отметим, что и в кроновых и субкроновых пространствах ветвей и вертикальных «побегах» цистозиры (*Cystoseira crinita*) в зрелом возрасте и в пологах ценопопуляции цистозиры также поддерживается устойчивый диапазон  $C_W$ , от 1 до 20 мг(сух)/см<sup>3</sup> [22].

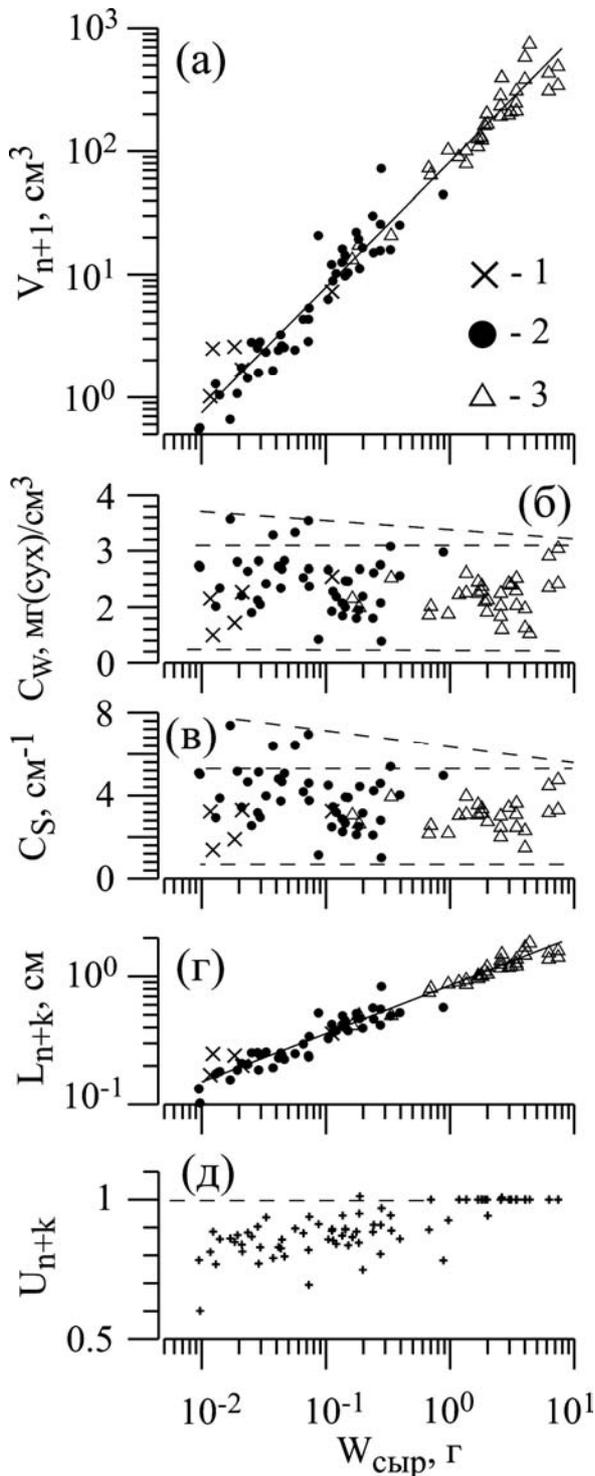


Рис. 14 Изменение параметров надтелесных биокосных фитосистем (объёма обитаемого пространства (а), объёмной концентрации сухой массы (б) и поверхности (в), абсолютной (г) и относительной (д) длины метаболического пути) в размерном ряду ( $W_{сыр}$ ) телесных систем бриопсиса гипнообразного.

(1 – ветви первого порядка, 2 – сложно разветвлённые побеги, 3 – слоевища целых растений).

Fig. 14 Change of parameters of overcorporals bio-inert phytosystems (volume of living spaces (а), volume concentration of dry mass (б) and surface (в), absolute (г) and relative (д) of metabolic path length) in sized range ( $W_{сыр}$ ) corporal systems of *Bryopsis hypnoides*.

(1 – 1<sup>st</sup> order branch, 2 - complex-ramified “tiller”, 3 - thalrus of the whole plants).

Длина метаболического пути ( $L$ , см), применительно к надтелесным системам и, в частности, к БФ, в границах кроновых и субкроновых пространств рассчитывается как отношение их объёмов ( $V_{n+k}$ ,  ${}^kV_{n+1}$ ) к площади их внешней поверхности ( $S_{n+k}$ ,  ${}^kS_{n+1}$ ):  $L_{n+k} = V_{n+k} / S_{n+k}$ ;  ${}^kL_{n+1} = {}^kV_{n+1} / {}^kS_{n+1}$ .

Связь между массой растения и длиной метаболического пути в границах надтелесной системы (рис. 14 г) описывается уравнением:

$$\log L_{n+k} = 0.148 + 2.531 \log W_{сыр} \quad (R^2 = 0.96, n = 82).$$

Относительная длина метаболического пути ( $U_{n+k} = L_{n+k} / L_{шар}$ ) в ряду субкроновых и кроновых систем увеличивается и у последних достигает единицы (рис. 14 д). Таким образом, можно формально описать изменение формы надтелесного обитаемого пространства от вытянутой формы у ветвей растения (рис. 10) до сферической – у целых растений (рис. 1 б).

В заключение повторим ранее высказанную мысль [18, 34], что надтелесные фитосистемы, образованные с участием тела растения, имеют такую же оптимальную организацию, как и телесные.

### В. Физико-геометрические параметры биокосных фитосистем телесного и надтелесного уровней организации.

Выше предметно обсуждались различные физико-геометрические параметры БФ

телесного и надтелесного уровней организации. Систематизируем их, что позволит чётче увидеть единообразие в описании рассматриваемых систем. Все рассматриваемые параметры условно объединим в семь групп.

**Первая группа** – параметры, отражающие линейные и весовые характеристики телесных и надтелесных биокосных фитосистем (длина –  $l_n, l_{n+k}$ , ширина –  $m_n, m_{n+k}$ , высота –  $h_n, h_{n+k}$ , диаметр –  $d_n, d_{n+k}$ , сырая ( $W_{СЫР}$ ) и сухая ( $W_{СУХ}$ ) масса растения, рис. 2 – 4, табл. 1 [18, 19, 22, 26, 42]), значения которых в дальнейшем используются для расчетов объёма, поверхности и длины метаболического пути объектов с разной формой и дискретностью обитаемого пространства, а также объёмной концентрации сухой массы растений в нём.

**Вторая группа** – объём ( $V_n, V_{n+k}, \text{см}^3$ ) и внешняя поверхность ( $S_n, S_{n+k}, \text{см}^2$ ) обитаемого пространства БФ. Для телесных систем их внешняя поверхность ( $S_n$ ) – это поверхность тела растения, а обитаемое пространство ( $V_n$ ) – это пространство в границах тела растения (рис. 1 б). Внешняя поверхность надтелесных систем ( $S_{n+k}$ ) не является физической оболочкой и проходит по внешнему контуру окончаний растения. Объём надтелесной системы ( $V_{n+k}$ ) включает в себя объём тела растения и объём ближайшего функционального пространства ( $V_{БФП}$ ):  $V_{n+k} = V_n + V_{БФП}$  (рис. 1 в).

**Третья группа.** Параметры дискретности обитаемого пространства. Телесное пространство сложно разветвлённого слоевища подразделяется на множество пространств его элементарных единиц (осевых структур) и на множество пространств ветвей разного порядка (рис. 2 а, г, д, рис. 8). Другими словами, тело растения рассматривается как популятивное множество элементарных структур, характеризующееся распределениями: численности ( $n_i$ ), суммарного объёма ( $\Sigma V_i$ ), суммарной массы ( $\Sigma W_i$ ) и суммарной поверхности ( $\Sigma S_i$ ) структурных элементов  $i$ -го размерного класса в размерных рядах объектов ( $V_i, W_i$ ), рис. 6 [25, 43].

В свою очередь обитаемое пространство надтелесных систем, например, кроновое пространство ( $V_{n+k}$ ), расчленяется на множество субкronовых пространств ( ${}^k V_{n+k}$ ) ветвей разного порядка (рис. 1 в, рис. 2 в, рис. 3, рис.

10 [18, 20, 22, 34, 42]). Субкronовые пространства могут частично перекрывать друг друга, а их суммарный объём ( $\Sigma {}^k V_{n+k}$ ) может превышать объём кронового пространства ( $\Sigma {}^k V_{n+k} / V_{n+k} > 1$ ).

**Четвертая группа.** Параметры, характеризующие архитектуру ветвящегося растения (рис. 5 г, рис. 9) и иерархию его субкronовых пространств. Закономерность построения любой ветвящейся системы и, в частности, ветвящихся слоевищ многоклеточных водорослей однотипна: обязательная соподчинённость последующих порядков предыдущим. Это делает возможным в моделях и реально проследить изменения размеров поглощающей поверхности и массы растения в процессе его роста или разрушения и оценить значимость каждого класса структур в структурных и обменных процессах [14, 17, 18, 30, 40, 42, 44]. Иерархия субкronовых пространств ветвящегося растения следует иерархии его ветвей [18, 22].

**Пятая группа.** Показатели формы. Удельная поверхность и длина метаболического пути. Всё разнообразие внешнего строения слоевищ многоклеточных водорослей [9, 10] можно свести к комбинации трёх геометрических фигур [42]: цилиндра, пластины и шара. Различными комбинациями из этих же фигур можно представить всё разнообразие форм обитаемых пространств надтелесных биокосных фитосистем [18, 22, 23, 34, 41, 42].

Отношение внешней поверхности системы к её геометрическому объёму ( $S_n / V_n, S_{n+k} / V_{n+k}, \text{см}^2/\text{см}^3$ ) – это показатель обеспеченности обитаемого пространства внешними границами, через которые поступают вещество и энергия и удаляются продукты метаболизма [14, 15, 37, 40, 42]. Их обратное соотношение ( $V_n / S_n = L_n, V_{n+k} / S_{n+k} = L_{n+k}, \text{см}$ , рис. 5 а, рис. 9 г, и, рис. 11 в, рис. 14 г) интерпретируется как длина пути, которую проходят атомы и молекулы питательных веществ на пути от всех точек на внешней поверхности ( $S_n, S_{n+k}$ ) системы ко всем точкам внутри её объёма

( $V_n, V_{n+k}$ ) [18, 22, 26, 34, 39, 45, 46].

Относительная длина метаболического пути ( $U_n = L_n / L_{\text{шар}}, U_{n+k} = L_{n+k} / L_{\text{шар}}$ ) может рассматриваться и как показатель формы, демонстрирующий меру отличия от формы шара. Чем значения  $U$  меньше единицы, тем больше форма слоевища водоросли или форма кронового пространства отличаются от формы шара (рис. 5 в, рис. 14 д). Для разветвлённых структур (ветвей, «побегов» и целого слоевища) этот показатель может рассматриваться и как показатель разветвлённости («рассечённости»).

Показатель отношения длины к диаметру ( $l_{\text{ок}}/d_{\text{ок}}$ , табл. 1) у осевых структур цилиндрической формы отражает их удлинённость (относительную длину) и не является в данном случае показателем формы, как это часто и удачно интерпретируется для объектов, имеющих форму, близкую к сферической.

Ю.В. Брянцева [3] для описания формы клеток одноклеточных водорослей предложила индекс «сферичности» ( $\omega$ ), отражающий сходство формы клеток с формой шара. Для его нахождения достаточно измерить объём ( $V$ ) и поверхность ( $S$ ) клетки и использовать уравнение:  $\omega = 4.836 V^{0.667} / S$ .

**Шестая группа** – параметры объёмной концентрации. Структурированное в виде клеток и тканей биоорганическое вещество (сухая масса,  $W_{\text{сух}}$ ) размещается в объёме тела растения ( $V_n$ , рис. 1 б). Одновременно эта же масса

растения ( $W_{\text{сух}}$ ) распределяется в объёме пространства надтелесной системы ( $V_{n+1}$ , рис. 1 в).

Отношение сухой массы растения к объёму, в котором она находится ( $W_{\text{сух}} / V_n = C_{W_n}, W_{\text{сух}} / V_{n+1} = C_{W_{n+1}}$ , мг (сух. массы) /  $\text{см}^3$ ), рассматривается как объёмная, физическая концентрация сухого вещества, то есть плотность заполнения обитаемого пространства сухим веществом [20, 22, 34, 39, 42, 43, 45]. Аналогичным образом рассчитывается и объёмная концентрация поверхности растения ( $C_S = S_n / V_{n+1}, \text{см}^{-1}$ ) [2, 18, 27 – 29].  $C_W$  и  $C_S$  могут рассчитываться как для всего объёма обитаемого пространства системы (рис. 14), так и для отдельной части, например, слоя растительного полога [22, 25, 29] или кроны растения (рис. 3 в).

**Седьмая группа.** Соотношение между параметрами разных уровней иерархически организованных БФ: соотношение объёмов ( $V_{n+1}/V_n$  [18]), поверхностей ( $S_{n+1}/S_n$  [18]), длин метаболического пути ( $L_n/L_{n+1}$  [39, 46]) и других параметров.

1. Алеев Ю. Г. Экоморфология. – К.: Наук. думка, 1986. – 424 с.
2. Бихеле З. Н., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. – Л.: Гидрометеоиздат, 1980. – 223 с.
3. Брянцева Ю. В. Индекс формы одноклеточных водорослей как новый морфометрический критерий // Экология моря. – 2005. – Вып. 67. – С. 27 – 31.
4. Вернадский В. И. Избранные сочинения. – М.: Наука, 1988. – 328 с.
5. Вернадский В. И. О коренном материально-энергетическом отличии живых и косных тел биосферы // Владимир Вернадский: Жизнеописание. Избранные труды. Воспоминания современников. Суждения потомков. / Сост. Г. П. Аксенов. – М.: Современник, 1993. С. 430 – 439

6. Виноградова К. Л. Класс сифоновые (Siphonophyceae) // Жизнь растений. Т. 3. Водоросли. Лишайники. – М.: Просвещение, 1977. – С. 297 – 308
7. Горшков В. Г. Энергетика биосферы и устойчивость состояния окружающей среды. // Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. Теоретические и общие вопросы географии. Т. 7. – 1990. – 238 с.
8. Добровольский В. В. Основы биогеохимии. – М.: Высшая школа, 1998. – 413 с.
9. Жизнь растений. Т. 3. Водоросли. Лишайники. Под ред. М. М. Голлербаха – М.: Просвещение, 1977. – 487 с.

10. Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Л. – М.: Наука, 1967. – 398 с.
11. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.
12. Каменир Ю. Г. Размерная структура циклических систем: взаимосвязь параметров. // Экология моря. – 1986. – Вып. 24. – С. 42 – 51.
13. Камнев А. Н. Структура и функции бурых водорослей. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 200 с.
14. 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.
15. Миничева Г. Г. Показатели поверхности водорослей в структурно-функциональной оценке макрофитобентоса: автореф. Дис. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1989. – 19 с.
16. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
17. Празукин А. В. Феноменологическое описание роста *Cystoseira barbata* как основа периодизации их онтогенеза // Экология моря. – 1983. – Вып. 13. – С. 49 – 58.
18. Празукин А. В. Структура кронового пространства слоевища черноморской бурой водоросли цистозир (*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory) // Альгология. – 2000. – 10, № 2. – С. 119 – 130.
19. Празукин А. В. Водные биокосные фитосистемы природного и антропогенного происхождения (структурное сопоставление) // Морск. экол. журн. – 2003. – 2, № 2. – С. 16 – 28.
20. Празукин А. В. Биокосные фитосистемы в метрике фитогадросферы // Системы контроля окружающей среды: Сб. науч. тр. / НАН Украины. МГИ: – Севастополь, 2005. – С. 288 – 292
21. Празукин А. В. Водные биокосные фитосистемы и их пространственная иерархия // Наук. Зап. Терноп. Держ. Пед. Ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. – 2005. – Спец. вип. Гідроекологія, № 4 (27) – С. 189 – 191
22. Празукин А. В. Иерархическое членение обитаемого пространства и его заполнение биоорганическим веществом на примере черноморской водоросли цистозир (*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory) // Морск. экол. журн. – 2005. – 4, № 3. – С. 15 – 36.
23. Празукин А. В. Геометрическое описание водных и наземных биогенных биокосных фитосистем разного уровня организации // Мат. XII з'їзду Укр. Ботан. тов-ва (□десса, 15 – 18 травня 2006 р.). – □десса, 2006. – С. 486
24. Празукин А. В., Хайлов К. М. Размерный спектр и внешний углеродный обмен структурных элементов слоевища цистозир // Экология моря. – 1986. – Вып. 24. – С. 34 – 42.
25. 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.
26. 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.
27. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. – Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 342 с.
28. Тамметс Т. Х., Тооминг Х. Г., Мязталу Х. И. Проект методики определения площади листьев посева картофеля. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 20 с.
29. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 200 с.
30. Фирсов Ю. К. Иерархический структурно-функциональный анализ морской многоклеточной водоросли цистозир барбата: автореф. Дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1984. – 20 с.
31. Фирсов Ю. К. Связь физиологических функций морфологических элементов слоевища цистозир с их возрастом и структурой. – Биология моря. – 1978. – Вып. 44. – С. 68 – 74.
32. Хайлов К. М. «Жизнь» и «жизнь на Земле»: две научные парадигмы // ЖОБ. – 1998. – 59, № 2. – С. 137 – 151.
33. Хайлов К. М. Биогеографические ряды в биосфере Земли // Успехи совр. биол. – 2000. – 120, №5. – С. 425 – 432.
34. Хайлов К. М. Что такое жизнь на Земле? – Одесса: Друк, 2001. – 238 с.
35. Хайлов К. М. Заселённость живым веществом твёрдых и жидких тел биогидросферы // Океанология. – 2005. – 45, № 2. – С. 265 – 272.
36. Хайлов К. М., Александров Б. Г., Юрченко Ю. Ю. Соотношение геоморфологических и биологических характеристик водных биокосных систем // Морск. экол. журн. – 2003. – 2, № 2. – С. 65 – 80.
37. Хайлов К. М., Ковардаков С. А., Празукин А. В. Биологические поверхности многоклеточных фитосистем и расчет их численных характеристик // Морск. экол. журн. – 2004. – 3, № 3. – С. 61 – 77.
38. Хайлов К. М., Ковардаков С. А., Празукин А. В., Рабинович М. А. Оценка продуктивности водорослей в биокосных фитосистемах на основе

- обобщенного уравнения интенсивности роста // Физиология растений. – 1993. – **40**, № 6. – С. 856 – 862.
39. Хайлов К. М., Ковардаков С. А., Шошина Е. В. Связь объёмной концентрации донных водорослей с геометрическими параметрами обитаемых пространств // Океанология. – 2002. – **42**, № 3. – С. 402 – 407.
40. Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. - Киев: Наукова думка, 1983. – 253 с.
41. Хайлов К. М., Празукин А. В., Губанов В. В. Сравнительная оценка концентрации фитомассы в обитаемом пространстве наземных и водных биокосных фитосистем // Экология. – 1996. - № 1. – С. 243 – 248
42. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. - Киев: Наук. думка, 1992. – 280 с.
43. Хайлов К. М., Празукин А. В., Минкина Н. И., Павлова Е. В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи совр. биол. – 1999. – **119**, № 1. – С. 3 – 14.
44. Хайлов К. М., Фирсов Ю. К. Расчет величины ассимиляционной поверхности Sargassum на разных уровнях организации // Ботан. журн. – 1985. – **70**, № 2. – С. 215 – 221.
45. Хайлов К. М., Юрченко Ю. Ю., Снизирёв С.М. От Растения к Биосфере: Антиучебник. – Одесса: Друк, 2005. – 272 с.
46. Хайлов К. М., Юрченко Ю. Ю., Шошина Е. Е. О связи геометрических, биологических и трофодинамических характеристик водных биокосных фитосистем // Океанология. – 2001. – **41**, № 3. – С. 400 – 407
47. Kamenir Y. Tohu-va-Vohu of the quasi-stochastic phytoplankton in the Sea of the Galilee // Морск. экол. журн. - 2005. – **4**, № 4. – С. 15 – 36.
48. Sourina A. Form and function in marine phytoplankton. // Biol. Rev. – 1982. – **57**, pt 3. – P. 347 – 394.

Поступила 21 июля 2006 г.

**Різноманітні прийоми опису фітосистем різного рівня організації на прикладі зеленої водорості бріюписис (*Bryopsis Lamouroux*) Чорного моря. О. В. Празукин.** На прикладі двох видів бріюписису (*Bryopsis plumosa*, *B. hypnoides*) розглянуті різноманітні прийоми опису біогенних біокосних систем (БФ) тілесного і надтілесного рівнів організації. Показаний набір фізико-геометричних параметрів, що дозволяють характеризувати структурний стан БФ. Докладно описана морфологічна структура слоевища *B. plumosa* і дано феноменологічний опис форми і структури кронового простору слоевищ обох видів водоростей. Описується вертикальний розподіл маси і поверхні рослини в межах кронового простору. Розглянуто зміни параметрів надтілесних БФ в розмірному ряді тілесних систем.

**Ключові слова:** багатоклітинні водорості, *Bryopsis*, біокосні системи, населений простір, концентрація біоорганічної речовини

**Different methods of the description of phytosystems of different organization level on an example of green alga *Bryopsis (Bryopsis Lamouroux)* from the Black Sea. A. V. Prazukin.** On an example of two sorts *Bryopsis (B. plumosa, B. hypnoides)* the different methods of the description of biogenic bioinert phytosystems (BP) corporal and overcorporal of levels of organization surveyed. The set of physical-geometrical parameters permitting to characterize a structural state BP represented. Morphological structure of *B. plumosa* thallus explicitly is circumscribed and the phenomenological description of the form and composition crown of space of a tree of both sorts of algae is given. The vertical allocation of a mass and surface of plant in boundaries of crown of space is featured. The changes of parameters overcorporal BP in a sized number of corporal systems are carried.

**Key words:** multicellular algae, *Bryopsis*, bio-inert systems, living space, concentration of bioorganic matter,