



УДК 574.5

А. В. Празукин, канд. биол. наук, ст. н. с.

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

ИЕРАРХИЧЕСКОЕ ЧЛЕНЕНИЕ ОБИТАЕМОГО ПРОСТРАНСТВА И ЕГО ЗАПОЛНЕНИЕ БИООРГАНИЧЕСКИМ ВЕЩЕСТВОМ НА ПРИМЕРЕ ЧЕРНОМОРСКОЙ ВОДОРОСЛИ ЦИСТОЗИРЫ [*CYSTOSEIRA CRINITA* (DESF.) BORY]

На примере многоклеточной бурой водоросли цистозиры показано, что обитаемое пространство иерархически организованной фитосистемы иерархически расчленено на геометрические отсеки, в которых концентрация биоорганического вещества поддерживается на определенных уровнях. В обитаемых пространствах телесных и надтелесных биокосных фитосистем поддерживаются собственные устойчивые диапазоны значений объемной концентрации сухого вещества, отражающие разные способы заполнения растениями пространства.

Ключевые слова: биокосные фитосистемы, обитаемое пространство, пространственная иерархия, концентрация биоорганического вещества, растительный полог, многоклеточные водоросли, *Cystoseira crinita*

Отдельное растение, популяция конкретного вида растений и растительное сообщество – каждый из перечисленных биологических объектов вычленяют для своего обитания часть пространства и тем самым образуют надтелесные биокосные системы разного уровня организации. Под обитанием понимается взаимодействие между «живым» и косным компонентами биокосных систем. Одновременно это и различные отношения внутри «живого» компонента: функциональные проявления на организменном и суборганизменных уровнях организации, отношения в популяциях и в сообществах.

Биокосные системы, относящиеся к разным уровням организации, изучаются разными науками, достаточно далеко отстоящими друг от друга в официальной классификации знания (почвоведение, география, гидрогеология, биогеохимия, океанология, экология, функциональная морфология растений, экоморфология и т. д.) [1, 3 – 6, 8, 15, 29]. Из всего

ряда биокосных систем, системы геогенного происхождения стали изучать значительно раньше, чем другие [3, 5]. Агрокультура и аквакультура подтолкнули к изучению биокосных систем техногенного происхождения [2, 19, 29, 30, 36]. Биокосные системы надтелесного уровня организации биогенного происхождения широко изучаются наземными специалистами [24] и остаются мало замеченными гидробиологами.

Цель настоящей работы продемонстрировать иерархическую расчлененность обитаемого пространства водных биокосных систем надтелесного уровня организации биогенного происхождения. Один из аспектов рассмотрения является вопрос о заполняемости обитаемых пространств биоорганическим веществом.

Материал и методы. Иерархия обитаемых пространств. Иерархия обитаемых пространств черноморских цистозир [*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory – цистозира косматая; *C. barbata* (Good. et Wood.) Ag. – цистозира

бородатая] выстраивается в следующий ряд:

1. Телесное пространство, пространство ограниченное физической поверхностью тела растения, и соответствующее объему тела растения (V_n , рис. 1 а). Это может быть как пространство в границах отдельной оси k -порядка (рис. 1 ж), так и в границах разветвленных объектов: ветвей разных

порядков (рис. 1 д, е), вертикальных «побегов» (рис.1 г) и целого растения. Следуя ранее принятым обозначениям уровней организаций [18, 20, 33] подстрочным символом n будем обозначать параметры телесных систем (организменный уровень), а подстрочным символом $n+k$ – надтелесные (надорганизменные) системы.

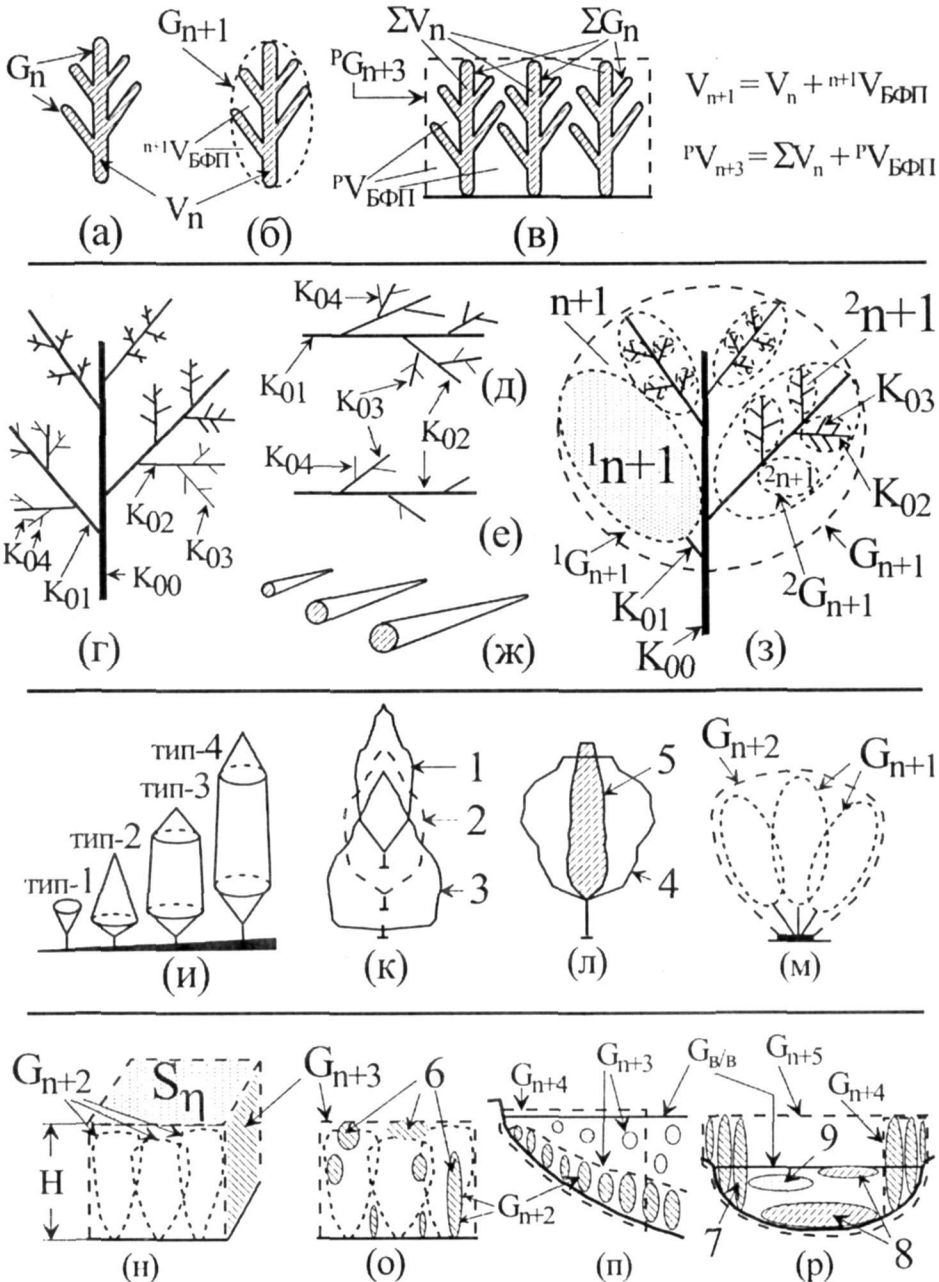


Рис. 1 Схемы макроморфологической структуры слоевища цистозеры и обитаемых пространств цистозеры и фитосистем целого водоема и его отдельного участка.

Модели телесной (а) и надтелесных (крона отдельного растения (б), растительный полог (в)) биокосных фитосистем; иерархическая организация вертикального «побега» цистозеры (г) и его ветвей первого (д) и второго (е) порядка; ж – телесные обитаемые пространства осевых структур цистозеры. з - кроновое пространство вертикального «побега» цистозеры (n+1) с субкроновыми пространствами ветвей первого (¹n+1) и второго (²n+1) порядка; геометрические формы надтелесных обитаемых пространств ветвей второго (и) и первого (к) порядка и вертикальных «побегов» (л); м – надтелесное обитаемое пространство целого растения; полог популяции цистозеры (н) и фитоценоза (о); Обитаемое пространство в границах водоема (озеро, море, океан) (р) и в границах его отдельного участка (п).

Условные обозначения: $K_{00}, K_{01} - K_{04}$ - ствол, осевые структуры цистозеры первого - четвертого порядка; G_n - граница телесного пространства; $G_{n+1}, {}^1G_{n+1}, {}^2G_{n+1}, G_{n+2}$ - геометрические границы кронового пространства вертикального «побега» и субкроновых пространств ветвей первого и второго порядка, и обитаемого пространства всего растения цистозеры соответственно; $G_{n+3}, G_{n+5}, G_{n+4}$ - геометрические границы полога популяции цистозеры или фитоценоза, и пространств водоема и его отдельного участка; $G_{в/в}$ - граница вода - воздух; $V_n, \sum V_n$ - телесный объем отдельного растения и растений в границах полога; модельные формы надтелесного пространства ветвей K_1 при значениях угла α : 30° (1), 45° (2), 90° (3); формы надтелесного пространства вертикального «побега» в «развернутом» (4) и в «смянутом» (5) состояниях. 6 - разные виды водорослей, помимо цистозеры, входящие в состав фитоценоза; 7 - заросли тростника; 8 - донные и плавающие макрофиты; 9 - «пятна» скоплений фитопланктона; Н - высота растительного полога; S_n - площадь поверхности «светового окна».

Fig. 1 The circuits of the macromorphological structure of a whole thallus of the multicellular alga *Cystoseira* and living spaces of the *Cystoseira* and phytosystems of the whole reservoir and his separate site.

Models corporal (a) and overcorporals (crown of a separate plant (б), vegetative canopy (в)) phytosystems; hierarchical organization of vertical "tiller" of the *Cystoseira* (г) and its branches first (д) and second (е) of the order;

ж - corporal living spaces of axial morphological structures of the *Cystoseira*; з - Crown space of vertical "tiller" *Cystoseira* (n+1) with subcrown by spaces of branches first (¹n+1) and second (²n+1) of the order; the geometrical forms of overcorporal living spaces of branches of the second (и) and of the first (к) orders and vertical "tillers"(л); м - overcorporal living space of the whole plant; canopy of the population *Cystoseira* (н) and of the phytocenosis (о); Living space in borders of a reservoir (lake, sea, ocean) (p) and in borders of its separate site (п).

Agreed mark: $K_{00}, K_1 - K_4$ - Trunk, 1 - 4 orders axial morphological structures of *Cystoseira*; G_n - border of corporal space; $G_{n+1}, {}^1G_{n+1}, {}^2G_{n+1}, G_{n+2}$ - geometrical borders of crown space of vertical "tiller" and of subcrown spaces of branches of the first and second order, and living space of all plant *Cystoseira* accordingly; $G_{n+3}, G_{n+5}, G_{n+4}$ - geometrical borders of the canopy population *Cystoseira* or of the phytocenosis, both spaces of a reservoir and its separate site; $G_{в/в}$ - border water - air; $V_n, \sum V_n$ - corporal volume of the separate plant and plants in borders of the canopy; the modelling forms of overcorporal of space of branches K_1 at values of a angle α : 30° (1), 45° (2), 90° (3); forms of overcorporal of space of vertical "tiller" in "opened" (4) and in "pressed" (5) statuses. 6 - different kinds of seaweeds included in structure phytocenose, besides *Cystoseira*; 7 - reed-bed; 8 - ground and floating macrophytes; 9 - "stain" of congestions phytoplankton; Н - height of the vegetative canopy; S_n - the area of a surface "of a light window".

2. Надтелесное обитаемое пространство целого растения (n+2, рис. 1 б, м), кроновые пространства вертикальных «побегов» (n+1, рис. 1 з, л) и субкроновые пространства ветвей разных порядков (^kn+1, рис. 1 з, и, к, надстрочным символом к, будем обозначать порядок ветвления ветвей).

Слоевище цистозеры косматой кустистое, от общего основания отходят до 20 вертикальных «побегов», которые образуются на ранних стадиях развития растения [9]. Для

цистозеры косматой надтелесное обитаемое пространство всего растения – это пространство, определяемое группой разновозрастных вертикальных побегов (n+2, рис. 1 м).

У цистозеры бородатой от диска отходит, как правило, один вертикальный ствол [9], и поэтому для данного вида надтелесное обитаемое пространство всего растения совпадает с кроновым пространством отдельного вертикального «побега» (n+1, рис. 1 з, л).

Названные пространства не имеют физических границ, для них характерны геометрические – проходящие по внешнему контуру окончаний структурных элементов растения ($G_{n+2}, G_{n+1}, {}^1G_{n+1}, {}^2G_{n+1}$, рис. 1 з, м, на рисунках геометрические границы показаны пунктирной линией). Геометрические границы определяют геометрический объем надтелесных систем ($V_{n+2}, V_{n+1}, {}^1V_{n+1}, {}^2V_{n+1}$).

Часть кронового, соответственно, и субкронового пространства, заполнена телесной массой растения (W_n), занимающей определенный объем пространства (V_n), а другая его часть, ближайшее функциональное пространство БФП ($V_{\text{БФП}}$) - водой с растворенными и взвешенными в ней веществами ($V_{n+k} = V_n + V_{\text{БФП}}$, рис. 1 б);

3. Пространство, охватываемое пологом популяции цистозеры (${}^P V_{n+3}$, рис. 1 н) или пологом фитоценоза (${}^F V_{n+3}$, рис. 1 о) на участке дна. Это пространство, как и во втором случае, вычленяется геометрической границей (G_{n+3}), в пределах которой размещается вся телесная масса растений популяции цистозеры (W_P) или телесная масса всех видов растений сообщества (W_F), занимающая определенный объем пространства (ΣV_n), и вода, с растворенными и взвешенными в ней веществами, заполняющая весь объем БФП: $V_{n+3} = \Sigma V_n + V_{\text{БФП}}$, (рис. 1 в).

Следующим более высоким уровнем обитаемого пространства можно считать отдельный участок водоема, заселенный живыми объектами ($n+4$, рис. 1 п), например, отдельную бухту или межбунное пространство в районе побережья, и далее в целом весь водоем с его обитателями ($n+5$, рис. 1 р).

Таким образом, иерархия обитаемых объемов представляет собой систему из множества разно масштабных обитаемых пространств, вложенных друг в друга.

В каждом обитаемом объеме в неразрывной связи располагаются биоорганические и минеральные вещества. Геометрические граничные поверхности, как правило, не препят-

ствуют взаимному перекрыванию обитаемых пространств.

Измеряемые и рассчитываемые параметры: а) Геометрический объем (V_n , см³) и геометрическую поверхность (S_n , см²) обитаемого пространства у осевых структур цистозеры (рис. 1 д, рис 2 а) рассчитывали по формулам усеченного конуса, а их длину и диаметр измеряли с помощью бинокулярной лупы МБС-1.

Телесный объем и поверхность ветвей разных порядков (${}^k V_n, {}^k S_n$, рис. 1 е, ж) рассчитывали соответственно как сумму объемов ($\sum_{i=1}^m V_i$) и как сумму поверхностей ($\sum_{i=1}^m S_i$) осевых структур, их образующих.

V_{n+k} и S_{n+k} надтелесных обитаемых пространств целого растения (рис. 1 м), вертикальных «побегов» (рис. 1 з, л) и ветвей разных порядков (рис. 1 и, к) рассчитывали по формулам, подходящим для аппроксимации их геометрических фигур.

Для полога популяции цистозеры рассчитывали приведенный объем (куб высоты H , рис. 1 н) – объем его высечки и приведенную поверхность (квадрат высоты H) – площадь поверхности верхней грани высечки (S_n , рис. 1 н) [19, 29, 31];

б) Показатель $V/S = L$, см. L - интерпретируется как характерная длина метаболического пути, которую проходят атомы и молекулы питательных веществ на пути от всех точек на поверхности S объекта во все точки внутри его объема V или обратно [17, 18, 23, 32, 33].

Для телесных объектов:

$$L_n = V_n/S_n, {}^k L_n = (\sum_{i=1}^m V_i) / (\sum_{i=1}^m S_i);$$

для кроновых и субкроновых пространств:

$$L_{n+1} = V_{n+1}/S_{n+1}, {}^k L_{n+1} = {}^k V_{n+1}/{}^k S_{n+1};$$

для растительных пологов:

$$L_{n+3} = V_{n+3}/S_n.$$

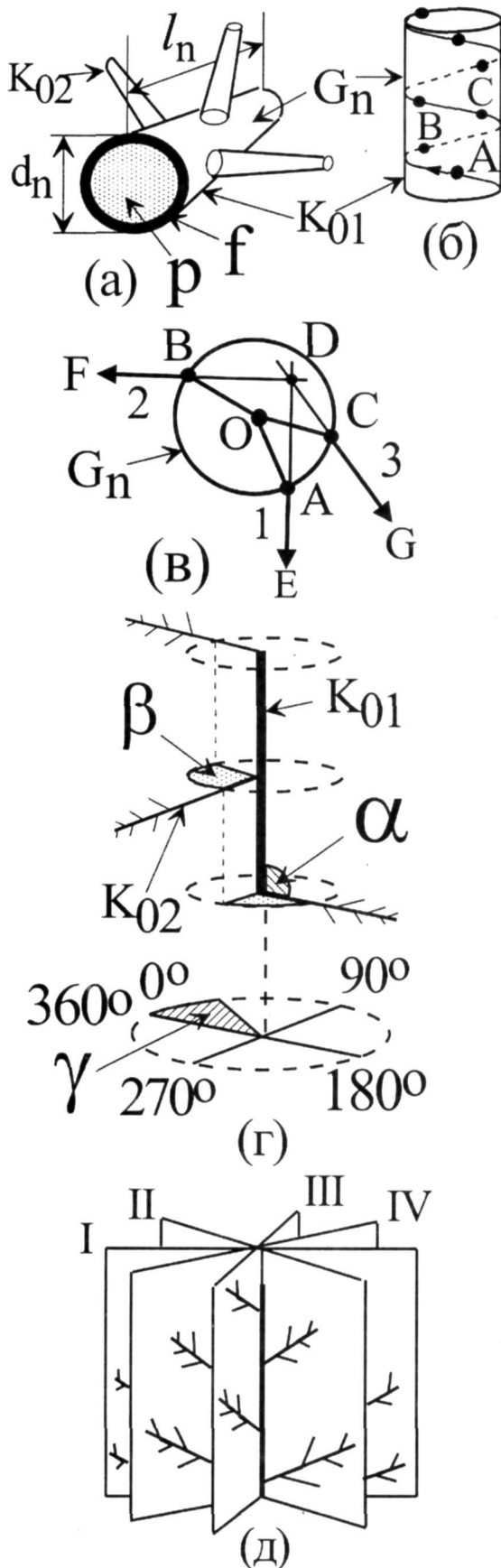


Рис. 2. Элементы пространственной организации ветви первого порядка *C. crinita*: а – осевая структура первого порядка с осевыми структурами второго порядка и ее поперечное сечение; б – схема основной генетической спирали (точками указаны места положений осей следующего порядка.); в - д - схемы пространственного расположения осей второго порядка;

Условные обозначения: l_n, d_n – длина и диаметр осевой структуры; ткани, содержащие (f) и не содержащие (p) пигменты; А, В, С - места расположения осевых структур K_{02} под номерами 1, 2 и 3 на оси K_{01} ; $\angle AOB, \angle BOC$ – углы расхождения; $\angle EDF$ и развернутый $\angle FDG$ – углы поворота; α, β, γ – углы наклона, поворота и азимутальный угол ветвей второго порядка; I, II, III, IV – плоскости радиального сечения ветви первого порядка. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 2. Spatial organization of elements of *C. crinita* branch of first order: а – axial structure of the first order with axial structures of the second order and its cross section. б – the circuit of the basic genetic spiral (The points specify places of disposition of the following order axes); в - д - the circuits of spatial disposition of axes of the second order: l_n, d_n - length and diameter of axial structure; tissues containing (f) and not containing (p) pigments; А, В, С - places of disposition of axial structures K_{02} under numbers 1, 2 and 3 on an axis K_{01} ; $\angle AOB, \angle BOC$ – angles of a divergence; $\angle EDF$ and unwrapped $\angle FDG$ - angles of turn; α, β, γ - angles of an inclination, turn and horizontal angle of branches of the second order; I, II, III, IV - plane of radial section of a branch of the first order. Other designations are the same ones as on fig. 1.

в) Объемная концентрация сухого вещества $C_w, \text{мг/см}^3$. Для тела растения это отношение его сухой массы ($W_{\text{сух}}$) к его объему: $C_{w(n)} = W_{\text{сух}}/V_n$. Для кроновых и субкроновых пространств и для растительного полога это частное от деления суммарной сухой массы растений (W_B) соответственно в кроновых и субкроновых пространствах и в пространстве полога на геометрические объемы занимаемых системами пространств ($V_{n+k}, {}^kV_{n+1}$):

$$C_{w(n+k)} = W_B/V_{n+k}, {}^kC_{w(n+k)} = W_B/{}^kV_{n+k}.$$

Во всех случаях сухую массу растений определяли прямым взвешиванием после высушивания растений ($t^\circ = 105^\circ$) до постоянного веса.

г) Возраст вертикальных «побегов» (Т) и ветвей первого (t_1) и второго (t_2) порядков. Возраст вертикальных «побегов» определяли по длине ствола (L_0 , см) [14]: T , лет = $0.132 \pm 0.35L_0$.

Возраст ветвей первого порядка – по уравнению: $\log t_1$, месяц = $(0.231 \pm 0.049) + (0.956 \pm 0.017) \log L_0^*$, где L_0^* – расстояние от верхушки ствола до места закладки соответствующей оси K_{01} . Уравнение справедливо для растений в возрасте 3 – 4 года.

Возраст ветвей второго порядка рассчитывали из пропорции: $t_2 / t_1 = l_{01}^* / l_{01}$, где: l_{01} – длина оси первого порядка; l_{01}^* – расстояние от верхушки оси K_{01} до места закладки соответствующей оси K_{02} .

д) Углы наклона между осями смежных порядков структур цистозеры (α , рис. 2 г), угловые расстояние в направлении часовой стрелки между соседними осевыми структурами одного и того же порядка (угол поворота β , рис. 2 в, г) и горизонтальный (азимутальный) угол ветвей (γ , рис. 2, г) определяли с помощью транспортира на специально созданном стенде. За исходную точку отсчета при определении γ и β взято азимутальное направление ветви второго порядка (K_2), расположенной в базальной части оси K_{01} (рис. 6, 7).

Сроки и место взятия проб, измерение исходных параметров. Слоевница цистозеры отбирали в одном и том же месте, на участке побережья в районе парка «Победы» (г. Севастополь) с глубины 0.5 и 4 м.

Для расчетов характеристик телесного пространства использованы данные из [16], а методика измерений и расчеты описаны в [12, 16, 27].

Для измерения параметров субкronовых пространств ветвей второго порядка (рис. 1 и) с трехлетнего слоевища цистозеры (конец сентября 1989 г., глубина 0.5 м) были взяты четыре ветви K_1 в возрасте 1.8, 2.2, 2.5 и 3.9 месяцев. У ветвей K_2 определяли их возраст, измеряли линейные параметры, позволяющие

рассчитать ${}^2V_{n+1}$ и ${}^2S_{n+1}$ [18] и определяли их сырую и сухую массу.

По той же схеме определяли параметры ветвей первого порядка. Ветви K_1 отбирали с трехлетних слоевищ цистозеры (конец сентября 1989 г., глубина 0.5 м) и помещали в ёмкость с водой. У погруженных в воду ветвей с помощью штангенциркуля измеряли линейные параметры, позволяющие рассчитать ${}^1V_{n+1}$ и ${}^1S_{n+1}$. Отдельно у одной четырехмесячной ветви K_1 определяли место положения ветвей K_2 на оси K_{01} (рис. 2 б), углы их наклона (α) и поворота (β) и углы азимутального положения (γ) (рис. 2 в, г), а также сырую и сухую массу ветвей K_2 и их линейные параметры, позволяющие рассчитать ${}^2V_{n+1}$ и ${}^2S_{n+1}$.

Для определения параметров кронных пространств вертикальных побегов цистозеры растения отбирали с глубин 0.5 и 4 м (июль, 2001 г.). Как и в случае с ветвями первого порядка, все необходимые измерения для расчетов V_{n+1} и S_{n+1} проводили у растений, погруженных в воду.

Для изучения вертикальной структуры полога популяции цистозеры использовали метод послойного среза [10], подробно описанный в работах [7, 22, 24]. На глубине 4 м с площадок 0.25 м² (июль 2004 г.), срезали все слоевища цистозеры¹. Каждое слоевище цистозеры при вертикальном положении ветвей рассекали на горизонтальные слои с шагом 3 см. Полученные таким образом высечки талломов от всех растений послойно объединяли вместе, высушивали и определяли сухую массу ($W_{\text{сух}}(z)$).

Для каждого слоя полога рассчитывали сухую массу растений в расчете на единицу поверхности дна ($W/S_0(z) = W_{\text{сух}}(z)/S_0$) и на единицу его объема ($C_w(z) = W_{\text{сух}}(z)/V(z)$). Где: S_0 – площадь поверхности дна; $V(z)$ – объем горизонтального слоя.

¹ Автор выражает благодарность сотрудникам Ин-БЮМ С. А. Ковардакову и Ю. К. Фирсову за отбор растений с площадок.

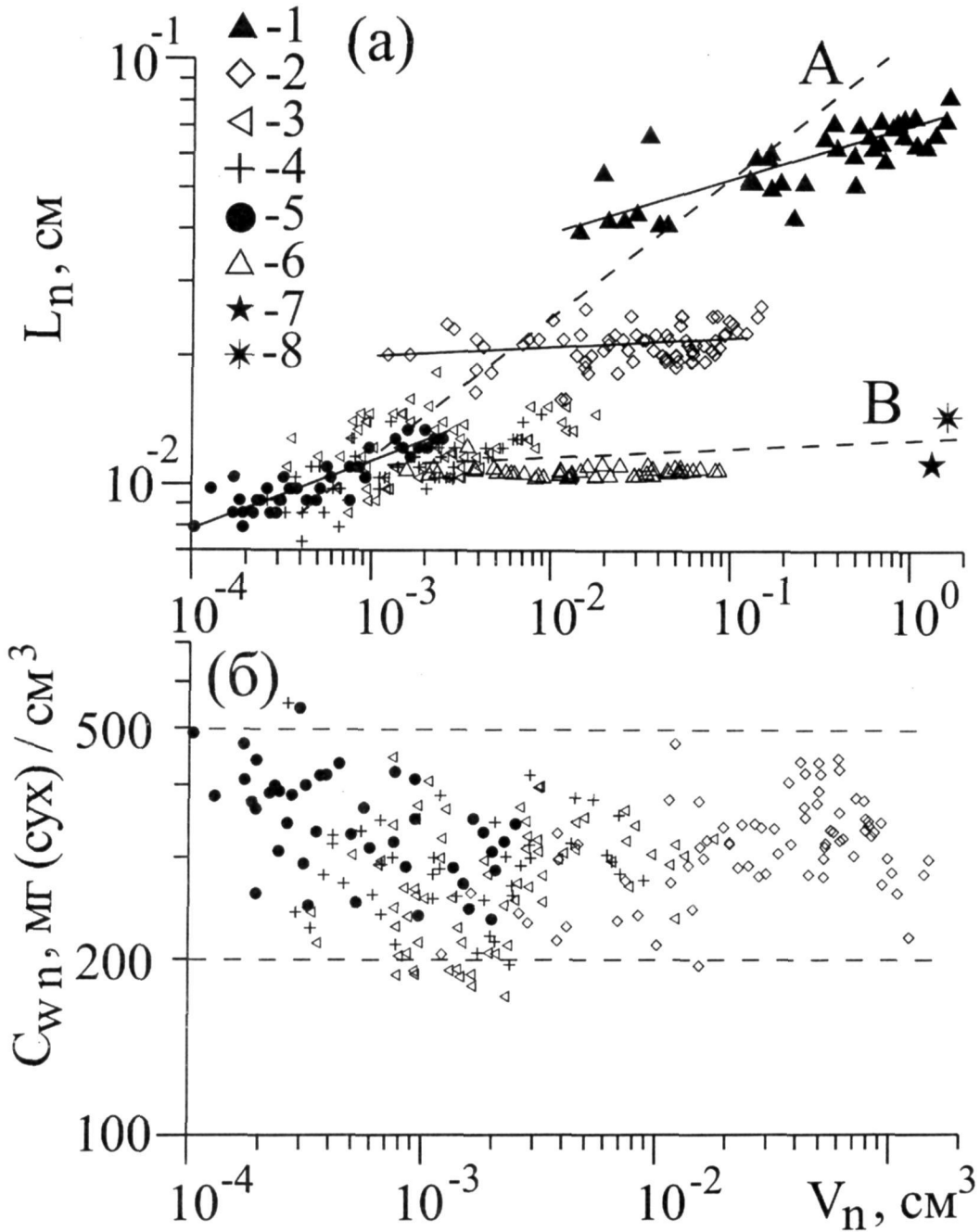


Рис. 3 а. Соотношение объема телесного пространства (V_n) и характерной длины метаболического пути (L_n) в телесном пространстве осевых структур (нулевого - четвертого (1 - 5) порядков ветвления), ветвей второго (6) и первого (7) порядков, и вертикальных побегов (8) *C. crinita*.

Fig. 3 а. A parity of volume of corporal space (V_n) and the length of nutrients path (L_n) in corporal space of axial structures (zero - fourth (1 - 5) orders of branching), branches of second (6) and first (7) orders, and vertical "tillers" (8) *C. crinita*.

Рис. 3 б. Соотношение объема телесного пространства (V_n) и объемной концентрации сухого вещества (C_w) в осевых структурах *C. crinita*. Обозначения те же, что на рис. 3 а.

Fig. 3 б. A parity of volume of corporal space (V_n) and volumetric concentration of dry weight (C_w) in axial structures *C. crinita*. Designations are the same ones as on fig. 3 а.

Результаты и обсуждение. 1. Телесное пространство. Телесное пространство цистозиды складывается из отдельных пространств, преимущественно цилиндрических (осевых) структур (рис. 1 ж) разного порядка ветвления [21, 27, 29, 35], каждая из которых характеризуется характерным для нее значением длины (l_n), диаметра сечения (d_n) и массы (W_n).

Рецептакулы и воздушные пузыри рассматриваются как элементы, формирующие морфологическую структуру оси, а поэтому осевые структуры могут принимать форму, несколько отличную от формы усеченного конуса. У осевых структур увеличение объема обитаемого пространства связано, в основном, с их удлинением. В процессе роста d_n изменяется незначительно, и у подавляющего числа структур $d_n/l_n \ll 1$. Это значит, что характерная длина метаболического пути преимущественно определяется размерами диаметра оси ($L_n = V_n/S_{\text{бок}} = d_n/4$, где $S_{\text{бок}}$ боковая поверхность оси) и мало изменяется с ростом структур в длину (рис. 3, а), но уменьшается в ряду порядков ветвления. Крайние значения L_n структур нулевого и четвертого порядка различаются на порядок величин (рис. 3, а, обобщающая линия А).

В то же время, примерно в том же диапазоне значений V_n характерная длина метаболического пути в пределах телесного пространства в ряду разветвленных объектов: ветви второго и первого порядка, вертикальные «побеги» удерживается в узком интервале значений (рис. 3, а, обобщающая линия В).

Иными словами, благодаря ветвлению, растение сохраняет относительно небольшие величины характерной длины метаболического пути при существенном увеличении его телесного объема.

Угол между обобщающими линиями А и В характеризует цену ветвления и отражает метаболический выигрыш, получаемый растением за счет ветвления. Понятно, что при прочих равных условиях в метаболически

выигрышном положении оказываются системы с наименьшей, характерной длиной метаболического пути [23, 32, 34]. Выигрыш от ветвления еще и в том, что в относительно небольшом объеме надтелесного пространства (V_{n+1} , $^kV_{n+1}$) при относительно небольшом телесном объеме (V_n) укладывается (размещается) относительно большая поверхность растения (S_n) [29].

Телесное пространство цистозиды практически полностью заполнено «живым» веществом (исключение составляют воздушные пузыри, а также рецептакулы после выхода спор), структурированным в форме клеток и тканей. На поперечном срезе осевых структур выделяются три слоя тканей [9], из которых, наружный, представлен ассимиляционными клетками (рис. 2, а). Доля этого слоя составляет 9 – 19 % общего объема (рассчитана по рисункам [9, стр. 164, 165, 171]). Последнее означает, что между интенсивностью фотосинтеза, рассчитанного на единицу объема (μ_V), и L_n может существовать обратно пропорциональная зависимость [23, 29].

Связь между сырой массой ($W_{\text{сыр}}$) осевых структур разного порядка и величиной их геометрического объема (V_{Γ}) описывается уравнением:

$$\log W_{\text{сыр}} = (0.126 \pm 0.126) + (1.025 \pm 0.008) \log V_{\Gamma}$$

(коэффициент детерминации, $R^2 = 0.98$) [19].

В сырой массе осевых структур преобладает косное вещество – вода (65 – 82 % [16, 35]), а в сухой – органические вещества. Доля зольных элементов в сухой массе бурых водорослей – от 3 до 20 % [13]. Концентрация сухой массы в телесном объеме структур цистозиды косматой варьирует в диапазоне 200 – 500 мг (сух. массы)/см³ (рис. 3, б).

2. Надтелесное обитаемое пространство целого растения, кроновые пространства вертикальных «побегов» и субкроновые пространства ветвей разных порядков (рис. 1 з - м). В процессе роста и ветвления растение увеличивает свое телесное пространство, одновременно форми-

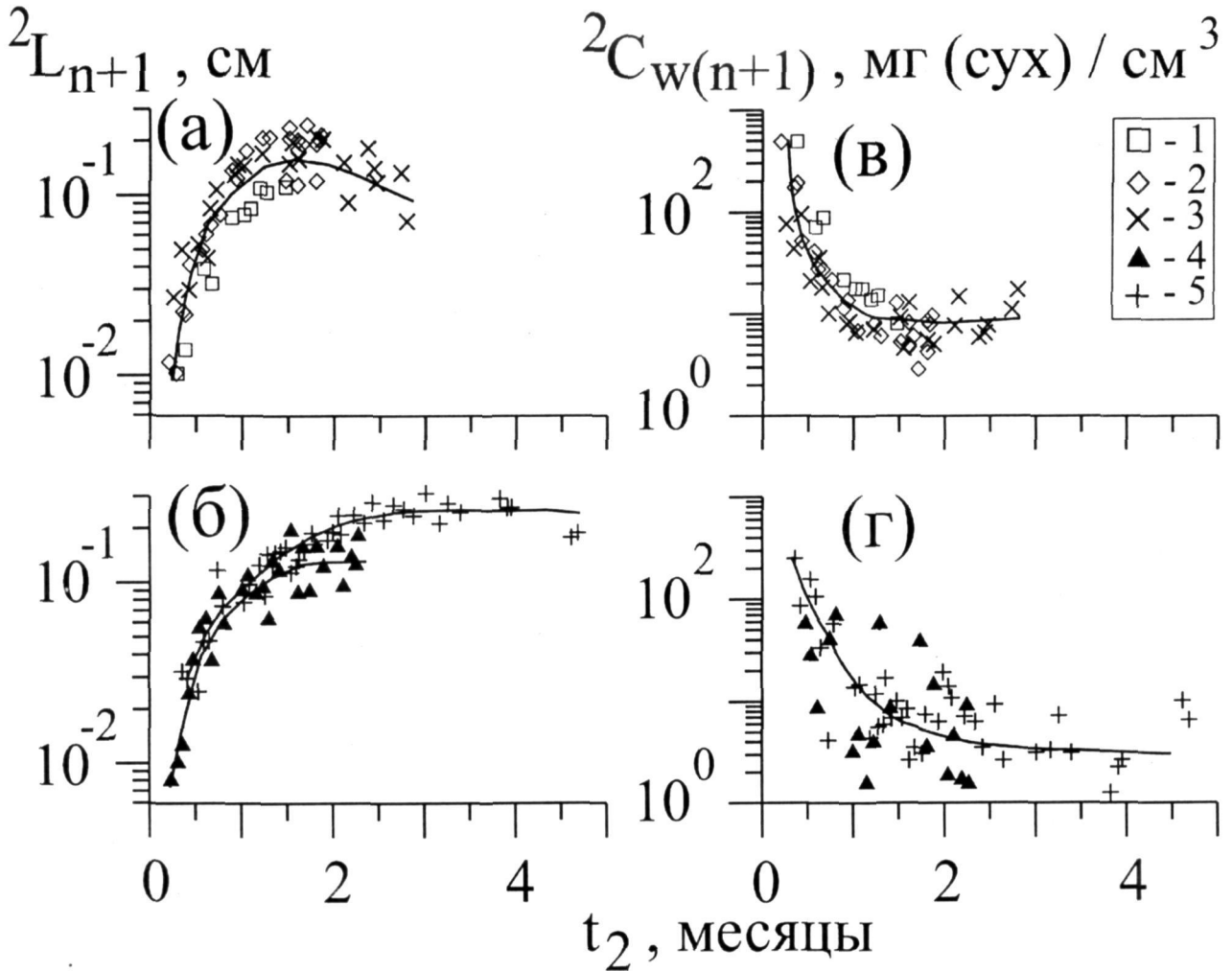


Рис. 4 Изменение характерной длины метаболического пути (${}^2L_{n+1}$, а, б) и объемной концентрации сухого вещества (2C_w , в, г) в субкороновом пространстве ветвей второго порядка *C. crinita* в их онтогенезе (t_2) при разном возрасте ветвей первого порядка: 1.8 (1), 2.2 (2), 2.5 (3, 4), 3.9 (5) месяцев, отобранных с двух вертикальных побегов в возрасте трех лет.

Ветви с первого (а, в) и со второго (б, г) побегов.

Fig. 4 Change of the length of nutrients path (${}^2L_{n+1}$, а, б) and volumetric concentration of dry weight (2C_w , в, г) in subcrown space of branches of the second order *C. crinita* in their ontogeny (t_2) at different age of branches of the first order: 1.8 (1), 2.2 (2), 2.5 (3, 4), 3.9 (5) months, selected from two vertical "tillers" in the age of three years. Branches from first (а, в) and from second (б, г) vertical "tillers".

рует и надтелесное иерархически структурированное пространство кроны, членение, которого закономерно следует членению тела растения на осевые структуры, ветви разных порядков и вертикальные «побеги».

Ветви второго порядка (K_2) образуются осевыми структурами второго – четвертого (реже пятого) порядков (рис. 1 е) и имеют хорошо различимую форму надтелесного обитаемого пространства, которая в определенной последовательности изменяется в онтогенезе ветви (рис. 1 и).

Вначале это форма конуса или треугольной пирамиды (тип-1), которая с ростом ветви меняется на форму, похожую на юлу (тип-2). Далее следует форма, состоящая из двух конусов или треугольных пирамид, между которыми располагается цилиндр или небольшая призма соответствующего сечения (тип-3). Сильное увеличение длины промежуточного цилиндра или призмы делает форму надтелесного пространства ветви похожей на вытянутый цилиндр или призму (тип-4).

Ветви с первым и вторым типами надтелесного пространства ответственны за восходящую часть кривой ${}^2L_{n+1}(t_2)$ (рис. 4 а, б), а ветви с третьим и четвертым типами формы – за горизонтальный и нисходящий участок.

У ветвей, взятых с ветви первого порядка в возрасте 3.9 месяцев (рис. 4 б), начиная примерно с возраста 2 мес. формируется такая форма надтелесного пространства, при которой ${}^2L_{n+1}$ мало зависит от его размера (объёма). Примерно с этого же возраста концентрация сухой массы в надтелесном пространстве ветви перестает быстро снижаться, но варьирует в диапазоне от 1 до 10 мг(сух)/см³ (рис. 4 - в, г).

На этом участке онтогенеза сохраняется относительное постоянство отношения ${}^2V_{n+1}/V_n$ [8]. Напротив, у ветвей в возрасте до 1 мес. расширение объёма надтелесного пространства опережает рост телесного, что объясняет быстрое снижение ${}^2C_{W(n+1)}$.

Моноподиальное ветвление и спиральное расположение ветвей K_2 на осевой структуре K_{01} (рис. 1 г, д, 2 а, б) определяют размер, форму и радиальную симметрию надтелесного пространства ветвей первого порядка (K_1 , рис. 1 к).

Оси второго порядка образуются с постоянной частотой в апикальной части K_{01} и равномерно располагаются по всей её длине. Расстояние между основаниями осевых структур K_{02} с приближением к базальной части оси K_{01} незначительно увеличивается (рис. 5 а). Увеличивается в этом направлении и длина осей второго порядка (рис. 5 б), что придаёт обитаемому пространству ветви конусообразную форму у молодых и форму «тип-3» у зрелых ветвей (рис. 1 к). Форма вытянутого цилиндра, как правило, наблюдается у ветвей в возрасте старше 4 мес.

Размер и форма надтелесного пространства K_1 зависят и от углов наклона (α) и поворота (β) осей K_{02} (рис. 2 в, г). Изначально, в апикальной части K_{01} , оси K_{02} отходят под углом 45°, но в процессе разветвления ветви K_2 и под воздействием внешних факторов каждая ветвь располагается под собственным углом, и в целом, за исключением отдельных случаев, α варьирует в узком диапазоне значений угла 40 – 60° (рис. 5 в).

Расположение ветвей второго порядка по окружности оси K_{01} одновременно определяется порядком их заложения (рис. 2 б), т.е. внутренними причинами и внешними факторами, контролирующими окончательную (наблюдаемую) ориентацию ветвей в пространстве.

Возможно, что каждый последующий зачаток оси второго порядка, следуя по основной генетической спирали, располагается на 180° от предыдущего (угол расхождения [25]) (рис. 2 в).

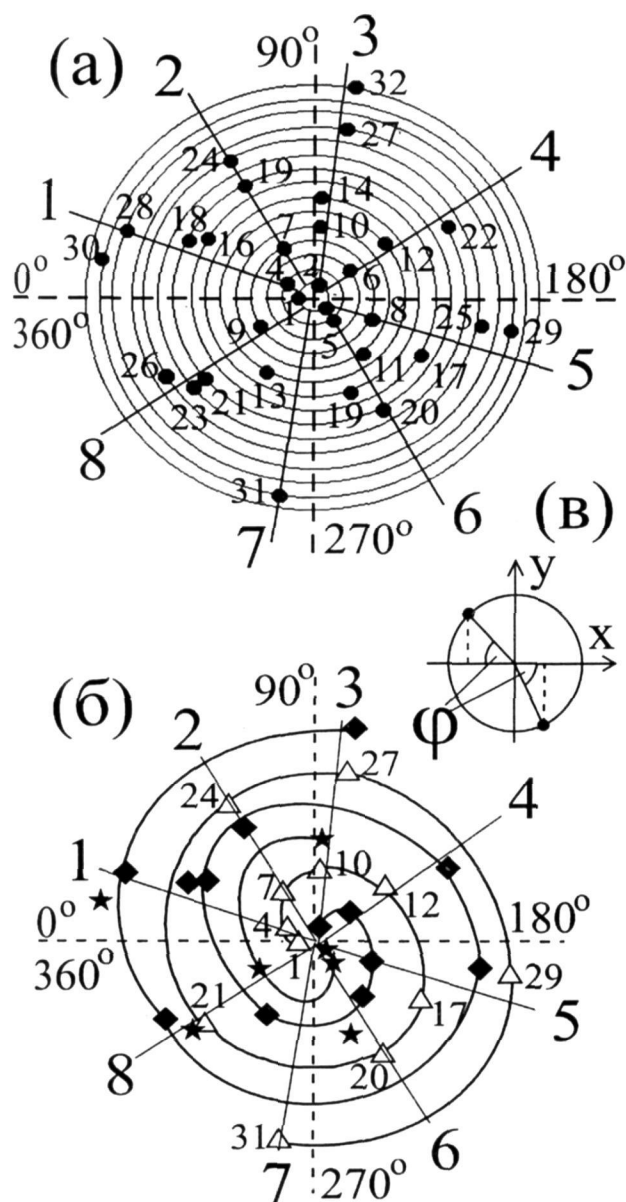


Рис. 6. а, б – диаграммы радиальной ориентации ветвей второго порядка *C. crinita* с центром осью первого порядка (см. рис. 2 д, рис. 7); в – модель единичной окружности. Сквозной нумерацией (1 – 32) показан порядок следования ветвей по основной генетической спирали. Другие обозначения в тексте.

Fig. 6. а, б - diagrams of radial orientation of *C. crinita* branches of 2nd order with the center by an axis of 1st order (see fig. 2 д, fig. 7); в - model of unit circle. The through numbering (1 - 32) shows the order of branches on basic genetic spiral. For other designations see the text.

Однако, как следует из рис. 5 г, равенства угловых расстояний между направлениями смежных осевых структур K_{02} не наблюдается и объясняется это тем, что угол расхождения и угол поворота не совпадают между собой (рис. 2 в). Первый определяется генетически, второй во многом зависит от внешних факторов, от взаимного расположения ветвей и положения в целом всего растения в пространстве.

У изучаемой нами 4-месячной ветви первого порядка обнаруживаются 4 плоскости радиального расположения ветвей K_2 (рис. 2 д, 6 а, 7). Ветви располагаются по 8 направлениям, примерно с одинаковыми угловыми расстояниями друг от друга (33 - 55°, в среднем 43.5°, рис. 6 а).

Значения азимутального угла ветвей K_2 (γ) представлены на рис. 5 д. За нулевое направление принято направление ветви под № 1, которая располагается в базальной части оси K_{01} (рис. 6 а, рис. 7). На рис. 5 д жирными линиями объединены значения угла γ для физически наиболее близко располагающихся друг к другу пары ветвей, независимо от того, как далеко они размещаются по основной генетической спирали. Например, на рис. 2 в – это ветви под номерами 1 и 3, а на рис. 6 б и 7 это - 1, 4, 7, 10, 12, 17, 20, 21, 24, 27, 29, 31. Сквозной нумерацией (1 – 32) показан порядок следования ветвей по основной генетической спирали. Обнаруживаются два (возможно три) закономерных ряда ветвей (рис. 5 д).

На рис. 6 б это показано спиральными линиями. Используя единичную окружность или график функции $y = \sin\phi$ (рис. 6 в), можно убедиться в том, что выявленные ряды ветвей следуют противофазно (рис. 5 е), что исключает взаимное перекрытие обитаемых пространств ветвей K_2 и равномерное их расположения в обитаемом пространстве ветви K_1 (рис. 7).

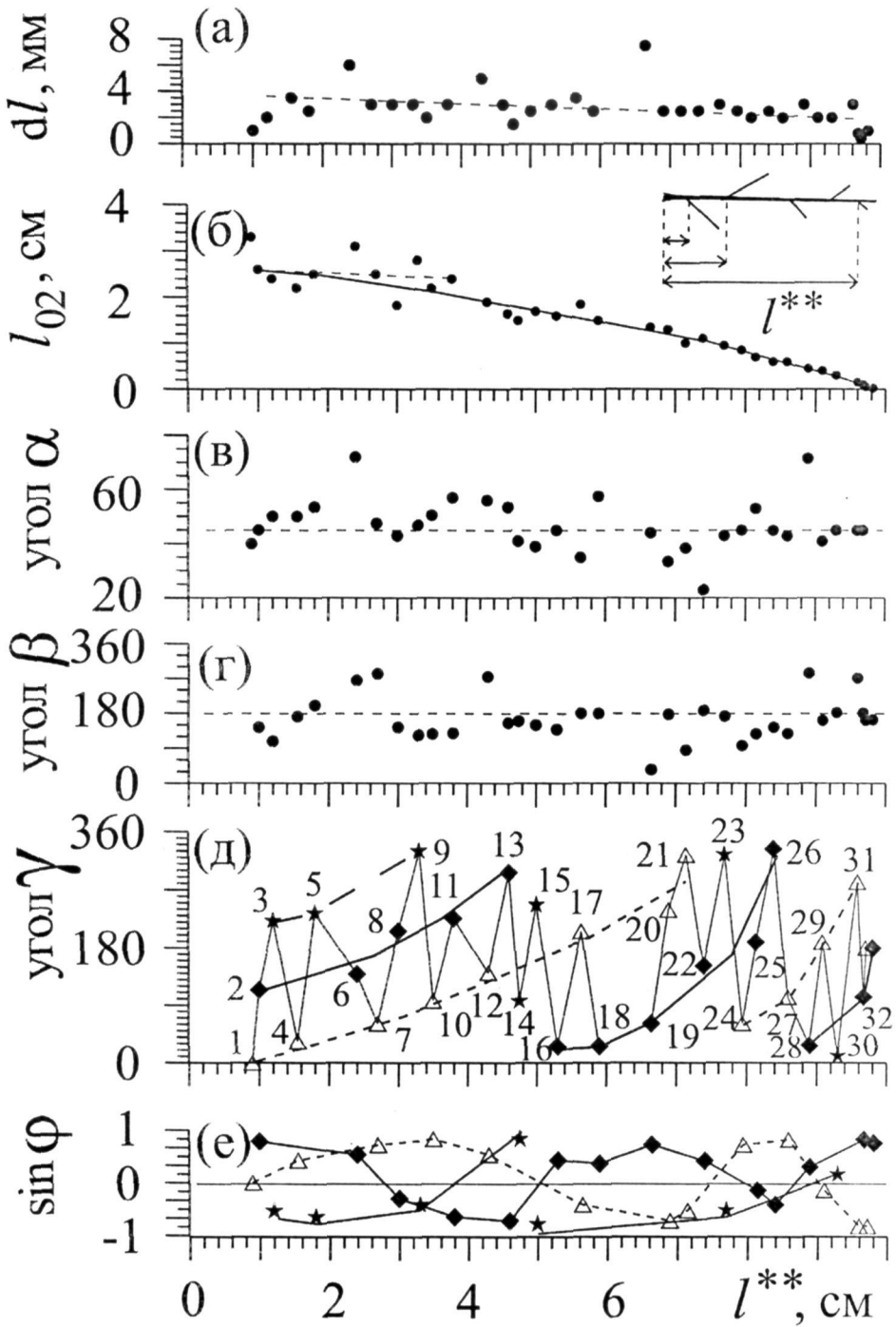


Рис. 5 Изменения значений параметров ветвей первого порядка *C. crinita*: расстояния между основаниями осевых структур K_{02} (dl , а), длины осей второго порядка (l_{02} , б), углов наклона (α , в) и поворота (β , г) и азимутального угла (γ , д) осевых структур K_{02} и $\sin\varphi$ (е) по длине оси первого порядка от её нижней части к верхушке l^{**} . Сквозной нумерацией (1 – 32) показан порядок следования ветвей по основной генетической спирали.

Fig. 5 Changes of values of parameters of branches of the first order *C. crinita*: distances between the bases of axial structures K_{02} (dl , а), length of axes of the second order (l_{02} , б), angles of an inclination (α , в) and turn (β , г) and horizontal angle (γ , д) axial structures K_{02} and $\sin\varphi$ (е) on length of an axis of the first order from its bottom of a part to a top l^{**} . The through numbering (1 - 32) shows the order of branches on the basic genetic spiral.

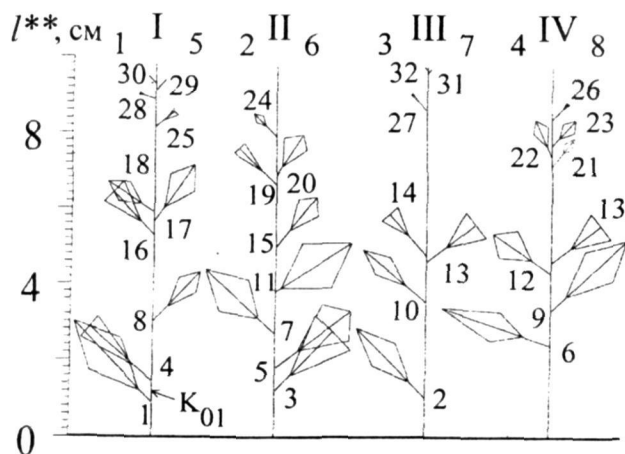


Рис. 7. Проекционная модель четырехмесячной ветви первого порядка *C. crinita*.

I – IV – плоскости радиального сечения, проходящие через ось K_{01} (см. рис. 2 д, рис. 6 а, б). 1 – 8 – расположение проекций ветвей второго порядка в выше названных сечениях. l^{**} – длина участка оси K_{01} от ее базальной части до места закладки соответствующей оси K_{02} . 1 – 32 нумерация ветвей K_2 в порядке их появления на оси K_{01} (см. рис. 5, рис. 6).

Fig. 7. The projective model of four-months branch *C. crinita* of first order

i – IV – planes of radial section pass through an axis K_{01} (see fig. 2 д, fig. 6 а, б). 1 – 8 – the projections arrangement of branches of the second order in the above named sections. l^{**} – length of the site of the axis K_{01} from its bottom part up to a place of the situation of the appropriate axis K_{02} . 1 – 32 numberings of branches K_2 by way of their occurrence on the axis K_{01} (see fig. 5, fig. 6).

Характерная длина метаболического пути надтелесного обитаемого пространства ветви K_1 увеличивается с её возрастом и достигает максимума в 4 – 4.5 мес (рис. 8 а). Ветви старше этого возраста имеют признаки явного и неявного разрушения, и на этом участке онтогенеза ${}^1L_{n+1}$ медленно снижается. Концентрация сухой массы в надтелесном пространстве ветви K_1 быстро снижается в начале онтогенеза и удерживается на остальной его части в относительно постоянном диапазоне величин – от 1 до 10 мг (сух) / см^3 (рис. 8 б), это пример-

но в том же диапазоне, что и в надтелесном пространстве ветвей K_2 зрелого возраста.

Графическое моделирование формы и размера надтелесного пространства ветви в зависимости от величины угла α позволяет оценить возможные пределы изменений ${}^1L_{n+1}$ и ${}^1C_{W(n+1)}$. За исходное, возможно, наиболее часто встречаемое состояние надтелесного обитаемого пространства ветви примем состояние – при значениях $\alpha = 45^\circ$ (рис. 5 в, рис. 1 к). Уменьшение угла α до 30° ведет к сокращению ${}^1L_{n+1}$ в 1.4 раза и увеличению ${}^1C_{W(n+1)}$ в 2 раза. При $\alpha = 90^\circ$ характерная длина метаболического пути увеличивается в 1.4 раз и в 2 раза снижается концентрация сухой массы по сравнению с исходным состоянием ветви (рис. 8 а, б, участок сравнения помечен буквой “А”).

Таким образом, изменения угла α от исходного его значения в сторону его уменьшения на 15° и в сторону увеличения на 45° вызывают одинаковые изменения в соотношениях обсуждаемых параметров, разве что с противоположными знаками. В целом, крайние значения ${}^1L_{n+1}$ различаются примерно в два раза, а ${}^1C_{W(n+1)}$ – в четыре (рис. 8 а, б).

Форма и размер кронового пространства вертикального побега слоевища цистозир (рис. 1 з), определяемые взаимным расположением ветвей первого порядка, остаются относительно неизменными при малой подвижности воды, но сильно, причем быстро, изменяются в условиях прилива в мелководной части моря. На рис. 1 л показаны два состояния кроновой системы восьмилетнего слоевища цистозир – состояние в условиях малой подвижности воды, когда достигается её максимальное «раскрытие» и состояние в условиях направленного потока воды («сомкнутое» состояние), когда крона сжимается, и форма кронового пространства принимает сигарообразную форму. Максимальное «раскрытие» кроны, возможно, происходит и в момент

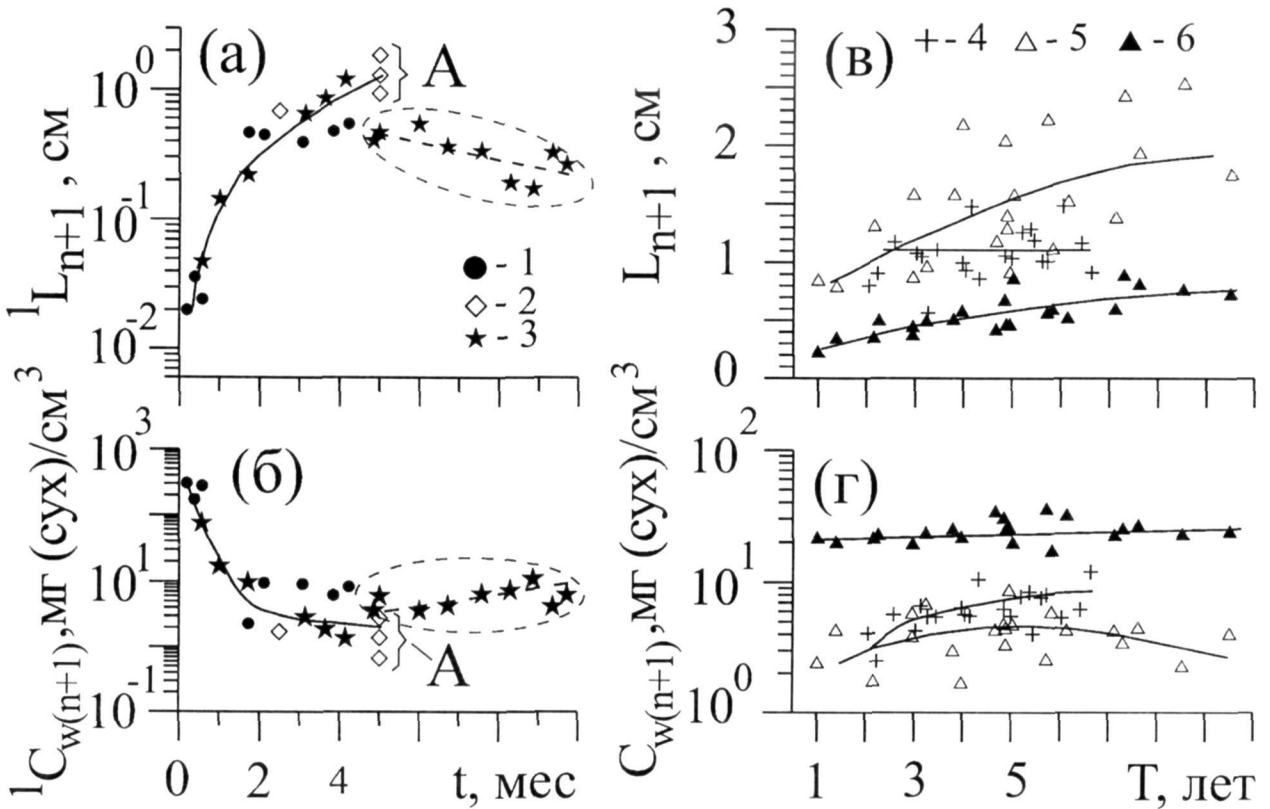


Рис. 8. Изменение характерной длины метаболического пути (L_{n+1} , а, в) и концентрации сухого вещества (C_w , б, г) в субкронном пространстве ветвей первого порядка (а, б) и кроновом пространстве вертикальных побегов (в, г) *C. crinita* в их онтогенезе (t_1 , T).

1, 2, 3 – соответственно ветви первого порядка отобранные (взяты) с трех вертикальных «побегов» трехлетнего возраста. А – диапазон величин соответствующих параметров при значениях угла α : 30°, 45° и 90°. Вертикальные «побеги» растений с глубины 0.5 (4) и 4 (5, 6) м в «раскрытом» (4, 5) и «сомкнутом» (6) состояниях.

Fig. 8. Change of the nutrients path length (L_{n+1} , а, б) and concentration of dry weight (C_w , в, г) in subcrown space of branches of the first order (а, б) and in crown space of vertical “tillers” (в, г) *C. crinita* in their ontogeny (t_1 , T).

1, 2, 3 - branches of the first order are taken from three vertical “tillers” of three-year age. A - range of sizes of the appropriate parameters at values of an angle α : 30°, 45° and 90°. Vertical “tillers” of plants from depth 0.5 (4) and 4 (5, 6) m in “opened” (4, 5) and “pressed” (6) statuses.

смены направления потока воды.

Частая смена направления движения воды в прибойной зоне вызывает пульсирующее изменение концентрации сухой массы и длины метаболического пути в кроновом пространстве слоевища. Другими словами, это – быстрое снижение $C_{w(n+1)}$ и быстрое увеличение L_{n+1} в момент раскрытия «парашюта» и такое же быстрое изменение этих же параметров, но в противоположном направлении при его сжатии.

Как показывают эксперименты, разница между крайними значениями по $C_{w(n+1)}$ может составлять порядок величин (рис. 8 г), а по L_{n+1} в 2 – 3 раза (рис. 8 в).

Как следует из рис. 8 в, г, кроны вертикальных побегов, взятые с глубины 0.5 м, в среднем имеют меньшую длину метаболического пути и большую концентрацию сухой массы, по сравнению с растениями того же возраста, отобранными с глубины 4 м.

Вертикальные «побеги» цистозирь косматой, отходящие от общего основания определяют геометрические границы и объем надтелесного обитаемого пространства всего растения (рис. 1 м).

В качестве примера рассмотрим надтелесное пространство, сформированное шестью вертикальными «побегами» в возрасте от 2 до 7 лет. Это небольшой объект, объемом 1491,6 см³, с формой, похожей на «парашют» с широким куполом - комбинация из двух геометрических фигур: короткого усеченного конуса сильно расширяющегося кверху и полусферы, венчающей верхушку конуса. При такой форме и при таком объеме длина метаболического пути надтелесного обитаемого пространства растения (L_{n+2}) равна 2.2 см. Обитаемые пространства ближайших друг к другу вертикальных побегов в большинстве случаев частично перекрываются.

В целом для кронового пространства всего растения соотношение $\Sigma V_{n+1}/V_{n+2}$ равно 0.78, это значит, что как минимум 22% обитаемого пространства растения не охвачено надтелесными пространствами побегов его образующих (рис. 1 м). 3 % общего объема надтелесной системы растения приходится на телесный объем (ΣV_n). Другая часть (97 %) - ближайшее, функциональное пространство ($V_{БФП}$) - заполнено водой с растворенными и взвешенными в ней веществами (рис. 1 б, в). Объемная концентрация сухой массы $C_{w(n+2)}$ равна 6.42 мг/см³.

3. Вертикальная структура обитаемого пространства полога ценопопуляции цистозирь. Полог ценопопуляции цистозирь складывается из крон разновозрастных вертикальных «побегов» формирующих её растений (рис. 1 в, н).

На рис. 9 а показано вертикальное распределение сухой массы ($W/S_0(z)$) размерно-возрастных групп вертикальных «побегов» ценопопуляции цистозирь косматой на глубине

4 м на участке побережья, не подвергающемся антропогенному воздействию.

Распределения описываются одновершинными кривыми. Большинство кривых распределения примерно симметричны относительно своего максимума, исключая растения до года. У растений в возрасте от года до 6.25 лет, с увеличением возраста максимум кривых $W/S_0(z)$ растет (с 1.5 до 6.7 мг(сух)/см²), и его положение перемещается в более высокие слои полога. У размерно-возрастных групп $6.25 \leq 8$ и $8 \leq 9.75$ лет максимум $W/S_0(z)$ мало выражен, количество сухой массы, приходящейся на единицу поверхности дна в каждом отдельном горизонтальном слое не превышает 2 и 1 мг(сух)/см² соответственно и относительно равномерно распределено на большей части профиля полога. Растения старше 3 и до 6,25 лет вносят основной вклад в формирование наиболее густо заселенной (плотной, $C_w = 3 - 5$ мг(сух)/см³) части полога шириной в 15 см, где сосредоточено 75 % всей растительной массы.

Объемная концентрация сухой массы ($C_w(Z)$) по профилю полога изменяется асимметрично относительно положения своего максимума, который располагается значительно ниже срединной части полога (рис. 9 б). Другими словами, нижняя и особенно верхняя части полога не полностью заполнены живым веществом.

Выше описанная картина распределения $C_w(Z)$ повторяется и для ценопопуляций цистозирь, испытывающих сильное антропогенное воздействие, которое наблюдается в межбунных пространствах городских пляжей. Однако, отличие здесь в том, что в условиях антропогенного прессинга объемная концентрация сухой массы во всех слоях полога пропорционально равномерно уменьшается, сокращается и площадь, определяемая кривой $C_w(Z)$ (рис. 9 б).

В случае обитаемого пространства фитоценоза (рис. 1 о) мало заполненный цистозирькой верхний участок полога заполняется эпи-

фитирующими на ней водорослями. Максимум биомассы эпифитного комплекса располагается выше максимума биомассы цистозеры [7]. Подобно наземным растительным сообществам [11] в сообществах морских макрофитов формируется многоярусная структура, благодаря чему достигается наиболее полное заполнение всего объема полога.

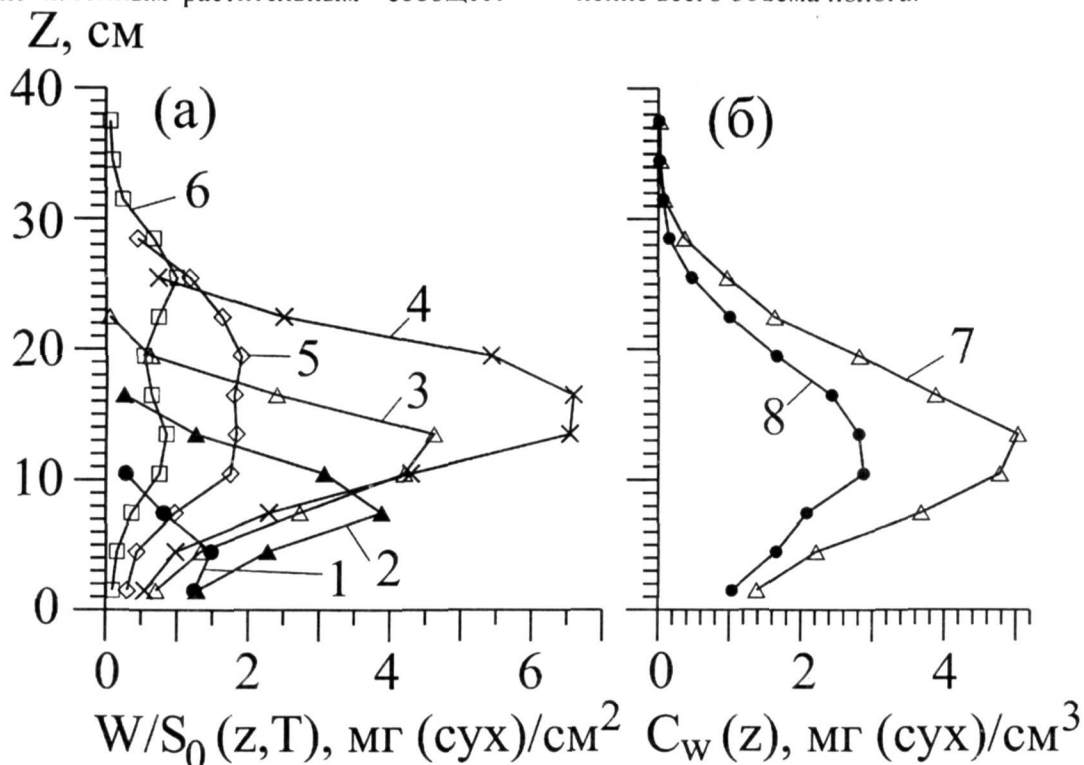


Рис. 9 а, б Вертикальное распределение сухой массы ($W/S_0(z, T)$) размерно-возрастных групп вертикальных побегов ценопопуляции *C. crinita* (1 - 6), в открытой части побережья, на глубине 4 м и концентрации сухого вещества ($C_W(z)$) в обитаемом пространстве ценопопуляции цистозеры на той же глубине в открытой части побережья (7) и в межбунном пространстве городского пляжа (8).

Возрастные группы вертикальных побегов: 1 - $0 < 1$; 2 - $1 \leq 2.75$; 3 - $2.75 \leq 4.5$; 4 - $4.5 \leq 6.25$; 5 - $6.25 \leq 8$; 6 - $8 \leq 9.78$ лет.

Fig. 9 а, б Vertical distribution of dry weight ($W/S_0(z, T)$) age groups of vertical "tillers" of *C. crinita* population (1 - 6), in an open part of coast, on depth of 4 m and concentration of dry weight ($C_W(z)$) in living space of a population *C. crinita* on the same depth in the open part of coast (7) and in space between bunas of urban beach (8).

Age groups of vertical "tillers": 1 - $0 < 1$; 2 - $1 \leq 2.75$; 3 - $2.75 \leq 4.5$; 4 - $4.5 \leq 6.25$; 5 - $6.25 \leq 8$; 6 - $8 \leq 9.78$ years.

Каждый вид водорослей доминирует в том ярусе, где уровень освещенности наиболее благоприятен для внешнего обмена веществ данного вида [7]. Многоярусную структуру полога имеют и фитосообщества, формирующиеся на искусственных рифовых конструкциях [17, 22].

4. Обобщенное описание иерархии обитаемых пространств цистозеры. Иерархию обитаемых пространств цистозеры (рис. 1 г -

н) можно обобщенно представить, рассмотрев ее в едином параметрическом поле.

На рис. 10 а показано соотношение ($W_{\text{ср}}$) и (V_n, V_{n+k}) в иерархии обитаемых пространств цистозеры. Естественно, что с увеличением массы растений увеличивается и объем обитаемого пространства. Однако важным здесь является то, что наблюдаемые соотношения следуют определенным правилам, описываемые уравнениями:

$$\log V_n = \log a + b \log W_{\text{ср}}, \quad (1)$$

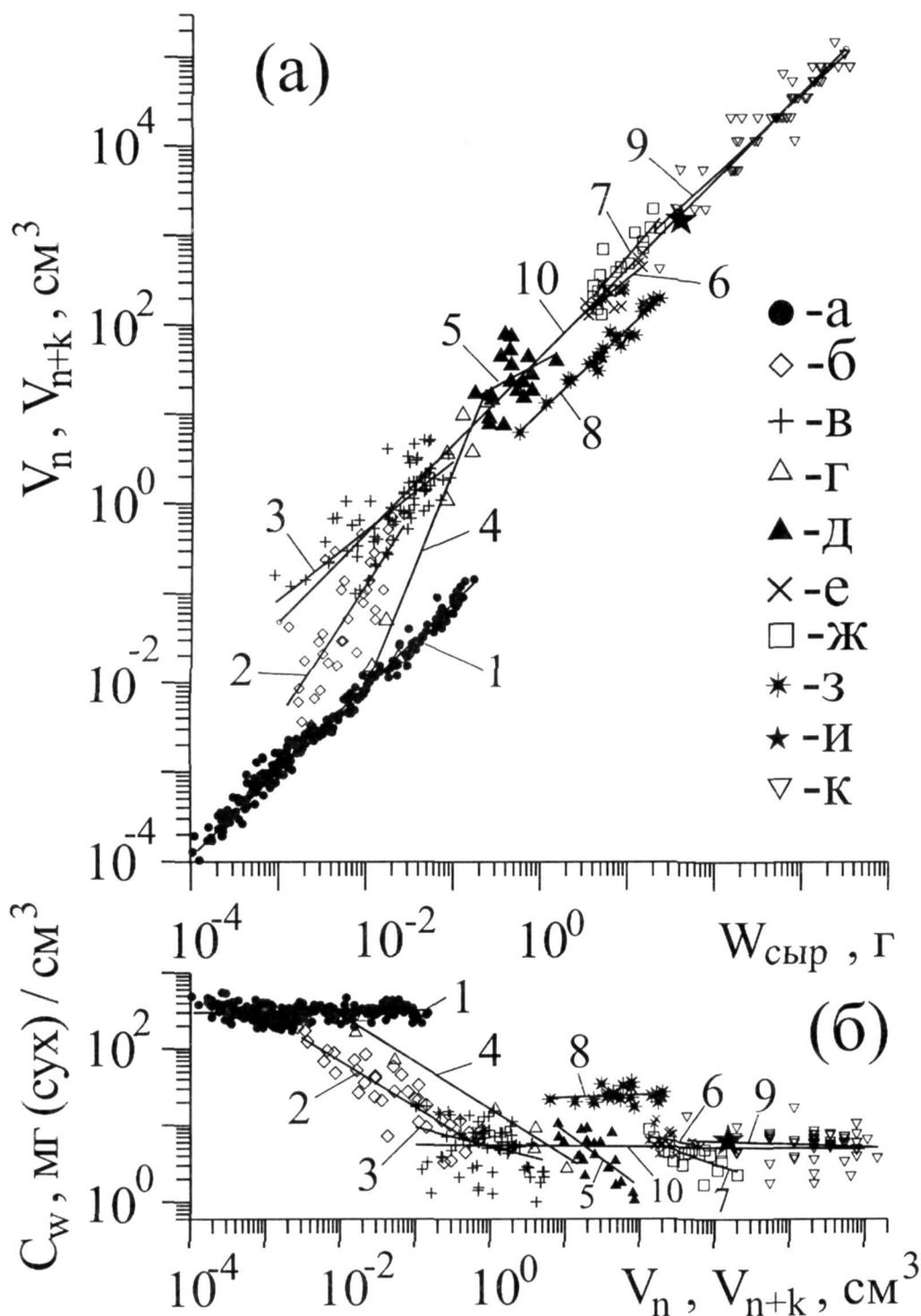


Рис. 10 а. Соотношение объема обитаемых пространств (V_n, V_{n+1}) и живой массы ($W_{\text{сыр}}$) в биокосных фитосистемах разного типа и уровня организации с участием *C. crinita*: осевые структуры первого – четвертого порядка (а, регрессия 1); субкروновые пространства ветвей второго (в возрасте $0.5 \leq 1$ (б, регрессия 2) и >1 (в, регрессия 3) месяцев) и первого (в возрасте ≤ 3 (г, регрессия 4) и >3 (д, регрессия 5) месяцев) порядка; кроновые пространства вертикальных «побегов» в «развернутом» (с растений с глубин 0.5 м (е, регрессия 6) и 4 м (ж, регрессия 7)) и «сомкнутом» (с растений с глубины 4 м (з, регрессия 8)) состояниях; надтелесное обитаемое пространство всего растения (и); пологи ценопопуляций цистозир (к, регрессия 9). 10 – обобщающая регрессия, см. табл. 1.

Fig. 10 a. Parity of living spaces volume (V_n, V_{n+1}) and alive weight ($W_{\text{СЫР}}$) in bioinert phytosystems of a different type and level of organization with participation *C. crinita*: axial structures first - fourth order (a, regress 1); sub-crown space of branches second (in the age of $0.5 \leq t$ (б, regress 2) и $t > 1$ (в, regress 3) months) and first (in the age of $t \leq 3$ (г, regress 4) и $t > 3$ (д, regress 5) months) order; crown space of vertical "tiller" (in "opened") on depth 0.5 m (е, regress 6) and 4 m (ж, regress 7) and "pressed" on depth 4 m (з, regress 8) statuses); overcorporal living space of all plant (и); canopys of a populations *C. crinita* (к, regress 9). 10 - generalizing regress, see the table 1.

Рис. 10 б. Соотношение объема обитаемых пространств (V_n, V_{n+1}) и объемной концентрации сухого вещества (C_w) в биокосных фитосистемах разного типа и уровня организации с участием *C. crinita*. Объекты и обозначения те же, что на рис. 10 а.

Fig. 10 б. Parity of living space volume (V_n, V_{n+1}) and volumetric concentration of dry weight (C_w) in bioinert phytosystems of different type and organization level with participation *C. crinita*. Objects and designations are the same ones as on fig. 10 а.

Табл. 1 Параметры уравнений вида $\log y = \log a + b \log x$ (R^2 - квадратический коэффициент корреляции)
Table 1 Equations parameters in kind $\log y = \log a + b \log x$ (R^2 - correlation coefficient)

Объект	№ регрессии на рис.10	Область определения (по абсциссе)	Количество наблюдений	Коэффициенты и их среднеквадратические отклонения		R^2
				$\log a \pm \delta$	$b \pm \delta$	
$V_n = f(W_{\text{СЫР}}), V_{n+k} = f(W_{\text{СЫР}}), \text{рис. 10 а}$						
Осевые структуры ($K_0 - K_{04}$)	1	0.0001 - 0.17	234	-0.228 ± 0.095	0.911 ± 0.007	0.99
Ветви $K_2 (t = 0.5 \leq 1)$	2	0.0013 - 0.02	36	2.159 ± 0.436	1.528 ± 0.209	0.61
Ветви $K_2 (t > 1)$	3	0.0009 - 0.1	74	1.236 ± 0.287	0.765 ± 0.078	0.58
Ветви $K_1 (t \leq 3)$	4	0.011 - 0.24	8	2.805 ± 0.359	2.423 ± 0.277	0.93
Ветви $K_1 (t > 3)$	5	0.175 - 1.5	19	1.587 ± 0.291	0.525 ± 0.309	0.14
Вертикальные «побеги», $h = 0.5 \text{ м}$	6	3 - 15	19	1.743 ± 0.115	0.785 ± 0.138	0.66
Вертикальные «побеги», $h = 4 \text{ м}$	7	4 - 23	17	-1.650 ± 0.175	1.131 ± 0.165	0.76
Вертикальные «побеги»*, $h = 4 \text{ м}$	8	0.58 - 23	22	1.038 ± 0.077	0.930 ± 0.041	0.96
Полог популяции цистозиры	9	20-3300	55	1.867 ± 0.185	0.912 ± 0.047	0.88
Обобщающая регрессия**	10	0.001-3000	187	1.656 ± 0.251	0.990 ± 0.009	0.98
$C_w = f(V_n), C_w = f(V_{n+k}), \text{рис. 10 б}$						
Осевые структуры ($K_0 - K_{04}$)	1	0.0001 - 0.15	234	2.494 ± 0.099	0.008 ± 0.008	0.004
Ветви $K_2 (t = 0.5 \leq 1)$	2	0.003 - 0.75	36	0.637 ± 0.224	-0.599 ± 0.055	0.78
Ветви $K_2 (t > 1)$	3	0.1 - 0.52	74	0.726 ± 0.284	-0.246 ± 0.076	0.13
Ветви $K_1 (t \leq 3)$	4	0.016 - 14.6	8	1.213 ± 0.143	-0.617 ± 0.044	0.97
Ветви $K_1 (t > 3)$	5	8 - 83.9	19	1.638 ± 0.211	-0.724 ± 0.163	0.54
Вертикальные «побеги», $h = 0.5 \text{ м}$	6	130 - 665	19	1.198 ± 0.119	-0.164 ± 0.147	0.07
Вертикальные «побеги», $h = 4 \text{ м}$	7	132 - 1986	17	1.490 ± 0.135	-0.329 ± 0.098	0.43
Вертикальные «побеги»*, $h = 4 \text{ м}$	8	6.26 - 202	22	1.333 ± 0.081	0.033 ± 0.046	0.03
Полог популяции цистозиры	9	420 - 150000	55	0.906 ± 0.191	-0.036 ± 0.049	0.01
Обобщающая регрессия**	10	0.1 - 150000	187	0.739 ± 0.251	-0.008 ± 0.009	0.004

h – глубина взятия проб; * - вертикальные побеги в условиях эксперимента; ** - ветви $K_2 (t > 1)$, ветви $K_1 (t > 3)$, вертикальные «побеги» с глубины 0.5 и 4 м, полог популяции цистозиры.

$$\log V_{n+k} = \log a + b \log W_{\text{свр}} \quad (2)$$

(численные значения коэффициентов уравнений 1 и 2 представлены в табл. 1).

Вся совокупность данных, представленная на рис. 10 а, разделилась на две группы: в первую (регрессия 1) вошли осевые структуры цистозиры; во вторую группу (регрессия 10) - ветви первого и второго порядков, достигшие зрелого возраста, вертикальные побеги и целые растения цистозиры в собственных надтелесных обитаемых пространствах, а также пологи популяции цистозиры.

Названные регрессии имеют одинаковые углы наклона, близкие к 45° , коэффициент b в уравнениях 1 и 2 соответственно равен 0.911 и 0.990 (табл. 1). Это означает, что с увеличением растительной массы в телесных и надтелесных системах численные значения соотношений между живой массой и объёмом обитаемого пространства удерживаются на относительно постоянном уровне. В то же время углы наклона частных регрессий, относящихся к конкретным объектам, в разной степени отличаются от угла наклона обобщающей регрессии 10. Регрессии 2 и 4 отражают процесс разветвления «парашюта» соответственно ветвей второго и первого порядка и в этом случае увеличение объёма надтелесного пространства опережает увеличение телесной массы растения.

На рис. 10 б для тех же объектов показано соотношение объёма обитаемого пространства и концентрации в нём сухой массы растений (C_w). Данные разделились на те же две группы, что и на рис. 10 а. Концентрация сухого вещества в телесном объёме осевых структур цистозиры варьирует в диапазоне 200 – 500 мг (сух. массы)/см³ при том, что объём их обитаемого пространства изменяется более чем на три порядка величин. Значения C_w объектов второй группы на порядок ниже первой и распределяются полосой в диапазоне при-

мерно одного порядка (1 – 20 мг (сух. массы)/см³).

Таким образом, в обитаемых пространствах телесных и надтелесных систем поддерживаются собственные устойчивые диапазоны значений концентраций сухого вещества, отражающие разные способы заполнения пространства. В свою очередь регрессии 2 и 4 соединяют эти две группы объектов, демонстрируя тем самым переход из одного устойчивого состояния, присущего телесным системам, в другое, характерное надтелесным.

В наших работах [19, 26, 28 – 30, 36] было показано, что концентрация сухого вещества в геометрических объёмах обитаемых пространств разных групп наземных и водных, низших и высших растений и их структурных элементов закономерно снижается по мере увеличения их геометрического объёма, связь между этими параметрами описывается уравнением:

$$\log C_w = \log a + b \log V_{n+k} \quad (3)$$

Это правило соблюдается и в иерархии обитаемых пространств цистозиры (рис. 10 б, табл. 1), увеличение V_{n+k} сопровождается снижением C_w в размерных рядах каждого класса объектов (ветвей (K_1 и K_2) и вертикальных «побегов»). Особенностью является то, что у названных объектов в зрелом возрасте верхние и нижние значения C_w не выходят за пределы общего для них коридора – 1 – 20 мг (сух. массы)/см³.

В условиях эксперимента, в направленном потоке воды, C_w в надтелесных обитаемых пространствах вертикальных побегов не связана с величиной V_{n+1} (рис. 10 б, линия 8). В этих условиях элементы слоевища плотно прилегают друг к другу, а надтелесные обитаемые пространства вертикальных «побегов» принимают сигарообразную форму (рис. 1 л).

Сигарообразная форма обитаемых пространств вертикальных «побегов» характерна и для слоевищ, произрастающих на глубине 0.5 м в условиях активной подвижности воды, и для них не обнаружена обсуждаемая связь (3) (рис. 10 б, линия б). Не обнаружена она и для полога популяции цистозиры.

Возвращаясь к поставленной в статье задаче, можно сказать, что обитаемое пространство иерархически организованной фитосистемы иерархически расчленено на геометрические отсеки, в которых концентрация био-

органического вещества поддерживается на определенных уровнях.

При этом важно отметить, что в обитаемых пространствах телесных и надтелесных биокосных фитосистем поддерживаются собственные устойчивые диапазоны значений объемной концентрации сухого вещества, отражающие разные способы заполнения растениями пространства.

1. Алеев Ю. Г. Экоморфология. - К.: Наук. думка, 1986. - 424 с.
2. Амирджанов А. Г., Потанов Н.С., Велиев С.Я., Кирпичев И.В. Определение поглощения солнечной радиации виноградника // Физиология растений. - 1973. - 20, вып. 6. - С. 1198 - 1203.
3. Вернадский В. И. Избранные сочинения. - М.: Наука, 1988. - 328 с.
4. Добровольский В. В. Основы биогеохимия. - М.: Высшая школа, 1998. - 413 с.
5. Докучаев В. В. Сочинения, т. 1—7. - М.: Изд-во АН СССР, 1949. — 1953.
6. Еремеев В. Н., Игумнова Е. М., Тимченко И. Е. Моделирование причинно-следственных связей в морских экосистемах // Морск. экол. журн. - 2002. - 1, 1. - С. 16 - 32.
7. Завалко С. Е., Ковальчук Н. А. Ярусность как средство стабилизации и оптимизации вертикальной структуры сообщества черноморских макрофитов // Ботан. журн. - 1994. - 79, 3. - С. 30 - 39.
8. Иванов В. А., Любарцева С. П., Михайлова Э. Н., Шапиро Н. Б. Современные междисциплинарные модели экосистемы Черного моря // Морск. экол. журн. - 2003. - 2, № 1. - С. 12 - 31.
9. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1975. - 248 с.
10. Полевая геоботаника / Под ред. А. А. Корчагина, Е. М. Лавренко, В. М. Понятовский. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. - 3. - 530 с.
11. Карманов И. В., Судницына Т. Н., Ильина Н. А. Пространственная структура сложных сосняков. - М: Наука, 1987. - 199 с.
12. Ковардаков С. А., Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Попов А. Е. Комплексная адаптация цистозиры к градиентным условиям (научные и прикладные проблемы). - К.: Наук. думка, 1985. - 217 с.
13. Молчанов Е. Ф., Маслов И. И. Зольный состав бурых водорослей // Бюл. Никит. Ботан. Сада.- 1983. - Вып. 51. - С. 15 - 20
14. Парчевский В. П., Парчук Г. В. Анализ морфологических признаков черноморских цистозир в онтогенетическом ряду в природных условиях. // III Всесоюз. совещ. по мор. альгологии - макрофитобентосу. - К.: Наук. думка, 1979. - С. 96 - 98.
15. Перельман А. И. Геохимия. - М: Высшая школа, 1989. - 528 с.
16. Празукин А. В. Структурные и функциональные изменения черноморской цистозиры в условиях эвтрофирования (Иерархический подход): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 1991. - 25 с.
17. Празукин А. В. Экспериментальные водные биокосные фитосистемы (структура, функция). / Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. - Севастополь: Аквавита, 1999. - С. 47- 69.
18. Празукин А. В. Структура кронового пространства слоевища черноморской бурой водоросли цистозиры (*Cystoseira crinita* (Desf.) Vory) // 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. Структурное подобие биокосных фитосистем разного уровня организации // Вісник Одеського національного університету. - 2003. - 8, Вип. 3. - С. 25 - 34.

21. Празукин А. В., Хайлов К. М. Размерный спектр и внешний углеродный обмен структурных элементов слоевища цистозеры // Экология моря. - 1986. - Вып. 24. - С. 34 - 42.
22. 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.
23. 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.
24. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. - Л.: Гидрометеопиздат, 1975. - 342 с.
25. Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. Дудки И. А. - К.: Наук думка, 1984. - 308с.
26. Хайлов К. М., Александров Б. Г., Юрченко Ю. Ю. Соотношение геоморфологических и биологических характеристик водных биокосных смесей // Морск. экол. журн. - 2003. - 2, № 2. - С. 65 - 80.
27. Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. - Киев: Наук. думка, 1983. - 253 с.
28. 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.
29. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. - Киев: Наук. думка, 1992. - 280 с.
30. Хайлов К. М., Празукин А. В., Рабинович М. А., Чепурнов В. А. Связь биологических параметров фитообрастания с физическими параметрами экспериментальных "рифовых" конструкций в евтрофируемой морской акватории // Водные ресурсы. - 1994. - 21, № 2. - С. 166 - 175
31. 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.
32. Хайлов К. М., Сиренко Л. А. Биомасса и продуктивность водных фитосистем: сравнительная оценка, прогноз // Альгология. - 2001. - 11, № 1. - С. 122 - 135
33. 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
34. Шмидт-Ниельсон К. Размеры животных: почему они так важны? - М.: Мир, 1987. - 259 с.
35. Фирсов Ю. К. Иерархический структурно-функциональный анализ морской многоклеточной водоросли цистозера барбата: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 1984. - 20 с.
36. Юрченко Ю. Ю. Биогеохимический подход в изучении обрастания и задачах конструирования искусственных рифов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 2000. - 21 с.

Поступила 14 февраля 2005 г

Ієрархічне розділення населеного простору і його заповнення біоорганічною речовиною на прикладі чорноморської водорості цистозіри [*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory]. О. В. Празукин. На прикладі багатоклітинної водорості цистозіри показано, що населений простір ієрархічно організованої фітосистеми ієрархічно поділено на геометричні камери, в яких концентрація біоорганічної речовини підтримується на певних рівнях. В населених просторах тілесних і надтілесних біокосних фітосистем підтримуються власні стійкі діапазони значень об'ємної концентрації сухої речовини, які відтворюють різні способи заповнення простору автотрофною речовиною.

Ключові слова: водні біокосні фітосистеми, населений простір, просторова ієрархія, концентрація біоорганічної речовини, рослинний покрив, багатоклітинні водорості, *Cystoseira crinita*

Hierarchical partitioning of living space and its filling by bioorganic matter on an example the Black Sea seaweed *Cystoseira* [*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory]. A. V. Prazukin. On an example, multicellular seaweed *Cystoseira* is shown, that the living spaces hierarchically organized phytosystems is hierarchically dismembered on geometrical

compartments, in which the concentration of bioorganic matter is supported at the certain levels. In living spaces corporal and overcorporals bioinert phytosystems the own steady ranges of values of volumetric concentration of dry weight reflecting different ways of filling of space by autotrophic matter are supported.

Key words: bio-inert systems, living space, spatial hierarchy, concentration of bioorganic matter, vegetative canopy, multicellular algae, *Cystoseira crinita*