



УДК 581.1:581.132:582.26/27

**А. В. Празукин**, канд. биол. наук, с. н. с., **К. М. Хайлов**, докт. биол. наук, гл. науч. сотр.,  
**С. А. Ковардаков**, канд. биол. наук, ст. н. с.

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

### СРАВНЕНИЕ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СООТНОШЕНИЙ В МОРСКИХ ФИТОСИСТЕМАХ РАЗНОГО УРОВНЯ ОРГАНИЗАЦИИ НА ОСНОВЕ ИХ УНИФИЦИРОВАННОГО ОПИСАНИЯ

По результатам определения интенсивности фотосинтеза в тканях слоевища водоросли (организменный уровень) и в пологах, т.е. в заключенных в ограниченном пространстве популяциях или сообществах водорослей (надорганизменный уровень), рассчитаны и выражены в одинаковых размерностях и единицах измерения потоки углерода, проходящие через объемы и внешние поверхности этих фитосистем. Сравнение показывает, что в биокосных объектах организменного (телесного) и надорганизменного (надтелесного) уровня организации закономерно снижается концентрация биоорганического вещества с увеличением длины пути, проходимого углеродом в пространстве систем. Внутренние потоки углерода телесных и надтелесных объектов, различающихся по составу и пространственной композиции, коррелируют одинаковым образом с длиной пути, проходимого углеродом в пространстве системы, а потоки, рассчитанные на единицу внешней поверхности, стабилизируются, варьируя относительно некоторого среднего значения. Между отдельным растением и групповой пространственной совокупностью растений существует структурно-функциональное подобие. Те и другие можно описывать совершенно одинаковым образом и сравнивать по одним и тем же параметрам.

**Ключевые слова:** водные биокосные фитосистемы, искусственный риф, обитаемое пространство, фитообращение, одноклеточные и многоклеточные водоросли, концентрация биоорганического вещества, интенсивность фотосинтеза, структурно-функциональное подобие

Идея о сходстве листа высшего растения и наземного фитоценоза, когда-то казавшаяся слишком общей для конкретно-научного исследования и обсуждения, получила, тем не менее, разностороннее фактологическое подтверждение [5, 20]. Более того, обнаружилось аналогии в структурно-функциональной организации растительной клетки и хлоропласта [4], в процессах адаптации на уровне хлоропластов и целого листа [6].

Эти и многие другие исследования позволили в начале 80-х годов прошлого столетия А. А. Ничипоровичу поставить задачу целенаправленного исследования структурно-функционального подобия разных уровней организации наземной растительности, «...чтобы, сочетая потенциальные возможности, работу фотосинтезирующих систем всех уровней организации (от реакционных центров и хлоропластов до фитоценозов) и в со-

вершенстве согласуя их с другими важными функциями жизнедеятельности растений ...создавать совершенные производительные системы...» [5, стр. 31]. В 80 - 90-е годы 20-го столетия идея многоуровневой регуляции урожая растений вошла как важная часть в теорию максимальной продуктивности производственных посевов [10, 11]. Аналогичным образом, включая вопросы регуляции урожая и качества биомассы на плантациях водорослей, развивалась идея иерархической структурно-функциональной организации водных растений и растительности [3, 7, 12 - 15, 22].

Реальной научно-практической задачей, на начало текущего столетия становится обобщение биологических, физиологических, экологических данных о структурно-функциональной организации всей наземно-водной фитосферы. Однако разнообразие подлежащих обобщению данных, размерностей, единиц измерения так велико, что приходится искать способы компактного унифицированного описания, позволяющего по общим параметрам и в общей метрике сравнивать фитосистемы разного уровня организации, химического и биологического состава и пространственной композиции. Задача этой статьи - проиллюстрировать такую возможность применительно к морским фитосистемам организменного (телесного) и надорганизменного (надтелесного) уровня организации.

**Материал и методы.** Структурно-функциональные соотношения сравниваются на уровне организма и растительного полога. Уровень организма (растения) представлен морской многоклеточной водорослью цистозирой косматой (*Cystoseira crinita* (Desf.) Borg) (рис. 1 а). Ее структурно-функциональная организация описана в [3, 7, 12, 13].

Уровень растительного полога представлен тремя композиционными вариантами.

Первый - сообщество морских одноклеточных водорослей, естественным образом

сформировавшееся на опорных конструкциях в форме "щетки" (рис. 1 д, е), состоящей из тонких пластмассовых стержней (диаметр,  $d = 0.3$  см, высота,  $h = 5.5, 6$  и  $10$  см) и из рыболовной лески ( $d = 0.03$  см,  $h = 3$  см). Плотность расположения первых варьировала от 5.4 до 107 экз./дм<sup>2</sup>; структур из лески - от 67 до 1230 экз./дм<sup>2</sup>. Опорные конструкции разного размера (длина горизонтальной стороны опорной конструкции  $m = 3 - 30$  см) были установлены на подводном стенде в мелководной бухте Черного моря, и за 20 сут (с 15 мая по 3 июня 1993 г.) обросли одноклеточными водорослями разных видов (фотографии натуральных объектов представлены в [13 - 16]). В сообществе преобладала колониальная форма диатомовых - ликмофора (*Licmophora flabellata* Ag.), образующая кустики, внешне весьма похожие на некоторые виды многоклеточных водорослей. Вследствие этого на опорной конструкции образовывался сложный полог (рис. 1 е).

Второй вариант - полог из тех же видов одноклеточных водорослей, занимающий пространство между ребрами опорной конструкции в форме ребристого конуса (рис. 1 б). Геометрический объем межреберного пространства (рис. 1 в, г) - 0.32 - 10.6 см<sup>3</sup>. Конусы находились на подводном стенде в тех же условиях и в те же сроки, что и опорные блоки в предыдущем варианте.

Третий вариант - полог, образованный морской водорослью ламинарией сахаристой (*Laminaria saccharina* (L.) Lamour (Phaeophyta)), растущей на горизонтально укрепленных в морской бухте (Баренцево море, июль 1994 г.) сетках (рис. 1 ж) при плотности популяции в двух вариантах 17 и 37 экз/м<sup>2</sup>. Высота полога 0.5 м, объем 0.5 м<sup>3</sup>.

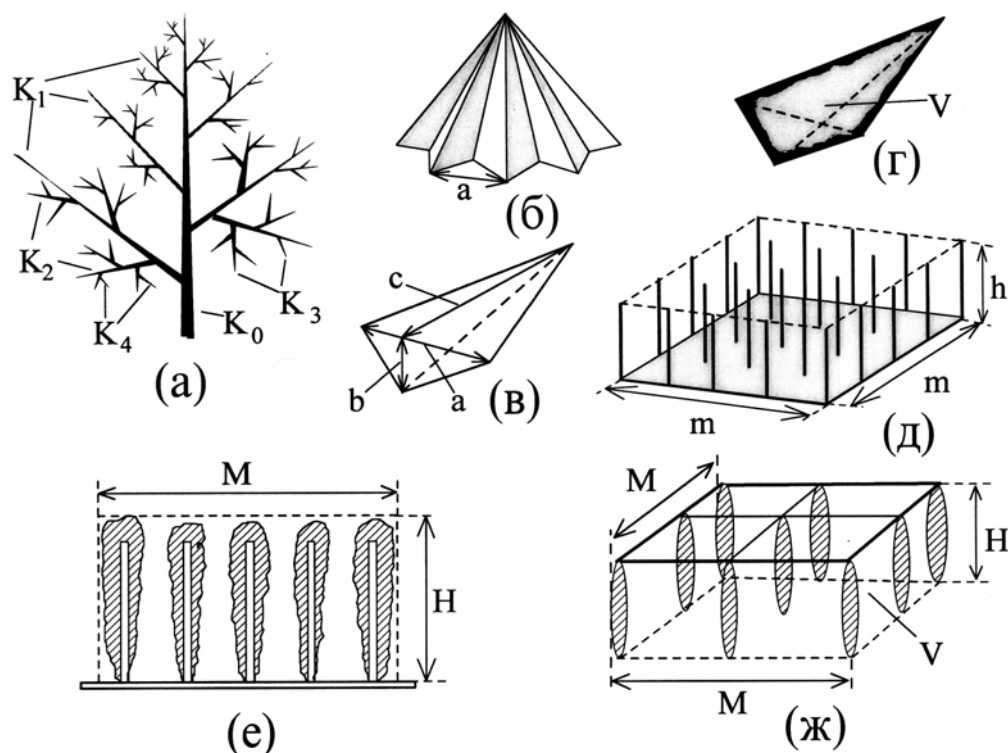


Рис. 1. а - Схема морфологической структуры слоевища цистозиры. б, в - опорная конструкция типа "конус" и отдельно ее межрёберное пространство до (в) и после (г) заселения диатомовыми водорослями. д, е - опорные конструкции типа "щетка" до и после заселения диатомовыми водорослями. ж - искусственный полог ламинарии на горизонтально укрепленной сетке

Условные обозначения:  $K_0, K_1 - K_4$  - ствол, осевые структуры цистозиры первого-четвертого порядка;  $M, H, V_{\Gamma}$  - длина горизонтальной стороны, высота и геометрический объем растительного полога;  $h$  - высота стержня;  $m$  - длина горизонтальной стороны опорной конструкции;  $a, b, c$  - геометрические параметры межрёберного пространства

Fig. 1. Morphological structure of a whole thallus of the multicellular alga cystoseira (a). Two types models of "artificial reefs" (type - "brushes" (б, в, г), type - "cone" (д, е) ) before (б, д) and after (г, е) settle of sessile diatoms. Artificial canopies of the multicellular alga laminaria on the horizontally disposed net (ж).

Agreed mark:  $K_0, K_1 - K_4$  - trunk, axial morphological structures 1 - 4 orders;  $M, H, V_{\Gamma}$  - horizontal side, height and geometrical volume of the plant canopy;  $h$  - height of the trod;  $m$  - length of the horizontal side of the models of "artificial reefs";  $a, b, c$  - geometrical parameters of the intercostal space

У всех изучавшихся объектов измеряли и рассчитывали следующие параметры:

а) Геометрический объем занимаемого пространства  $V_{\Gamma}$ ,  $см^3$  ( для растительного полога - это объем в пределах контура, проведенного по окончаниям растений (рис. 1 е, ж,  $V_{\Gamma} = M \cdot M \cdot H$ ) или по окончаниям структурных элементов опорной конструкции, если поселившиеся растения не сильно выходят за пределы ее объема (рис. 1 д,  $V_{\Gamma} = m \cdot m \cdot h$ ).

Объем межрёберного пространства (рис. 1 в, г) рассчитывали по формуле пирамиды. Линейные параметры объектов измеряли с помощью линейки и штангенциркуля. Для тела растения геометрический объем - это его индивидуальный объем.  $V_{\Gamma}$  осевых структур цистозиры рассчитывали по формулам усеченного конуса, а их длину и диаметр измеряли с помощью бинокля при соответствующем увеличении.);

б) Геометрическую поверхность занимаемого пространства  $S_{\Gamma}$ , см<sup>2</sup> (для полога это - граничная поверхность, проходящая по контуру окончаний структурных элементов опорных блоков или по окончаниям поселившихся растений; соответственно: для полога на опорных конструкциях в форме “щетки” (рис. 1 д, е) -  $S_{\Gamma} = m(4h+m)$ ,  $S_{\Gamma} = M(4H+M)$ ; для полога ламинарии (рис. 1 ж) -  $S_{\Gamma} = 2M(2H+M)$ ; для полога в межреберном пространстве (рис. 1 в) -  $S_{\Gamma} = a \cdot c/2$ ; для тела растения - его индивидуальная (ассимиляционная) поверхность. Площадь поверхности осевых структур цистозеры рассчитана по формулам усеченного конуса.);

в) Показатель  $V_{\Gamma}/S_{\Gamma} = L$ , см. Интерпретируем  $L$  как характерную длину пути, которую проходят атомы и молекулы питательных веществ, в нашем случае углерода, на пути от всех точек на поверхности  $S_{\Gamma}$  объекта во все точки внутри его объема  $V_{\Gamma}$  или обратно [8, 9, 17, 18];

г) Концентрацию сухого вещества (сумма биоорганических веществ и зольных элементов)  $C_w$ , мг см<sup>-3</sup> (для полога это - частное от деления суммарной сухой массы организмов обрастания ( $W_B$ ) на геометрический объем занимаемого системой пространства ( $V_{\Gamma}$ ):  $C_w = W_B/V_{\Gamma}$ ; для тела растения - отношение его сухой массы ( $W_{сух}$ ) к его геометрическому объему:  $C_w = W_{сух}/V_{\Gamma}$ );

д) Интенсивность фотосинтеза у слоевищ цистозеры определяли стандартным радиоуглеродным методом в модификации, учитывающей специфику морских водорослей [3, 12, 13], и рассчитывали для каждого порядка осевых структур (на рис. 1 обозначены символами  $K_1 - K_4$ ) в единицах углерода, накопленного за единицу времени на единицу живого телесного объема осевой структуры:  $\mu_v = P/V_{\Gamma} \cdot t$ , где  $P$  - количество углерода, накопленное за время  $t$ . По тем же экспериментальным и морфометрическим данным рассчитывали плотность потока углерода на единицу внеш-

ней поверхности оси,  $\mu_s = P/S_{\Gamma} \cdot t$  и на единицу длины метаболического пути  $L$  в ней,  $\mu_L = P/L \cdot t$ . В фитообрастании на опорных конструкциях радиоуглеродным методом определяли интенсивность фотосинтеза ( $\mu_v$ ), рассчитывая его не на единицу объема ткани растения, а на единицу геометрического объема полога. Значения  $\mu_v$  полога выражали в тех же единицах, что и в осевых структурах цистозеры. Рассчитывали также поток углерода на единицу поверхности полога ( $S_{\Gamma}$ ) на обеих опорных конструкциях ( $\mu_s$ ) и линейную плотность потока в занимаемом ими пространстве ( $\mu_L$ ).

Схема и условия проведения радиоуглеродных экспериментов по определению видимого фотосинтеза в растениях и в растительных пологах на опорных блоках были одинаковы. Слоевища цистозеры в возрасте до 2-х лет без видимого обрастания отбирали (3 июня) в прибрежной зоне Черного моря с глубины 0.2 м и помещали в полиэтиленовую ванну с 5 л морской воды, в которой был растворен меченый по углероду бикарбонат натрия ( $NaH^{14}CO_3$ ), при этом удельная активность составляла 100 мкКи/л. В среднем на 1 л воды приходилось 0.76 г сырой биомассы (количество, позволяющее избежать субстратного и светового лимитирования). Обмен  $^{14}CO_2$  с атмосферой не учитывали. pH морской воды за время эксперимента оставалась на уровне 8.2. Ванну термостатировали (17°C) морской водой, размещая на берегу моря в специальную, затененную от солнечного света выгородку. Освещенность над поверхностью воды в ваннах составляла 14 - 18 клк, что в пересчете [26] на величину мощности солнечного излучения равняется 6.75 - 8.68 мВт см<sup>-2</sup>.

По окончании 6.5-часовой экспозиции (с 8 ч до 14.30) отмытые от радиоактивного

раствора (вначале морской, а затем дистиллированной водой, вода подкислялась) растения подсушивали и расчленяли на ствол и осевые структуры 1-го - 4-го порядка и далее высушивали (105°C) до постоянного веса. Затем оси каждого порядка, взятые с одного слоевища, разделялись на размерно-весовые группы с шагом 0.1 мг сухой массы. В каждой размерной группе определяли численность осей, их общую сухую и среднюю массу, а также интенсивность видимого фотосинтеза рассчитанного на единицу массы.

Опорные блоки с водорослями помещали на 4.5 ч (с 8 ч до 12.30) в две полиэтиленовые ванны с 5 л морской воды (с указанной выше удельной активностью бикарбоната натрия) в каждой. Расположение блоков в ваннах исключало их взаимное затенение. За время опыта вода в ваннах перемешивалась, температура воды сохранялась неизменной (17°C). По окончании экспозиции конструкции с водорослями отмывали от радиоактивного раствора (процедура обработки та же, что и для слоевищ цистозеры), фитообрастания с блоков снимали, высушивали (105°C) до постоянного веса и радиометрировали.

е) Прирост слоевищ ламинарии сахаристой в условиях Баренцева моря (б. Дальнезеленецкая, июль, температура воды - 10°C) определяли за период 26 сут., на основании чего рассчитывали удельную скорость роста  $\mu_w^{рост} = \ln(W_t/W_0)/t$  (где:  $W_t$  - начальная и  $W_0$  - конечная масса растения;  $t$  - продолжительность эксперимента). Далее, учитывая поправку на выведение -10% (технология проведения эксперимента и формулы вычисления величины интенсивности общего выведения углерода представлены в [2]) и используя среднюю величину содержания органического углерода в сухой массе ламинарии (347 мг г<sup>-1</sup>), рассчитывали интенсивность входного потока углерода, количество углерода, накопленного в единицу времени на единицу объема полога ( $\mu_v$ ).

По тем же данным рассчитывали плотность потока углерода на единицу геометрической поверхности полога,  $\mu_s$  и на единицу длины метаболического пути  $L$  в нем,  $\mu_L$ .

Полученные величины приводили к температурным условиям экспериментов на Черном море (17°C), для чего использовали коэффициент 1.66, рассчитанный по [21]. Интенсивность светового потока, в период роста ламинарии, не измеряли, но в августе на широте 60° с. ш. средняя за 9 сут. интенсивность света при непрерывном измерении у поверхности воды [23] составила 3350 ккал м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup> (около 16 мВт см<sup>-2</sup>).

Отметим, что в наших исследованиях мы учитывали следующие моменты: 1. По [24], величина солнечной радиации на широте 40° с. ш. (немного южнее Крымского п-ва) в начале июня равняется 955 кал см<sup>-2</sup> день<sup>-1</sup>, а на широте 70° с. ш. (немного севернее Кольского п-ва) в середине июля - 933 кал см<sup>-2</sup> день<sup>-1</sup> (указанные сроки и географические положения примерно соответствуют нашим исследованиям); 2. В работе [25] описаны световые кривые 22 видов макрофитов Балтийского моря; насыщающая интенсивность света у большинства видов составляет 5 - 10 мВт см<sup>-2</sup>.

Унификация описания позволяет проследить отдельно у каждой группы объектов и у всех объектов в общей метрике, как складываются структурно-функциональные соотношения у телесных (осевые структуры цистозеры) и надтелесных (пологи) биокосных фитосистем..

**Результаты.** На рис. 2 показано соотношение нескольких параметров осевых структур цистозеры и характерной длины метаболического пути в них, а на рис. 3 - аналогичные соотношения для трех разных растительных пологов.

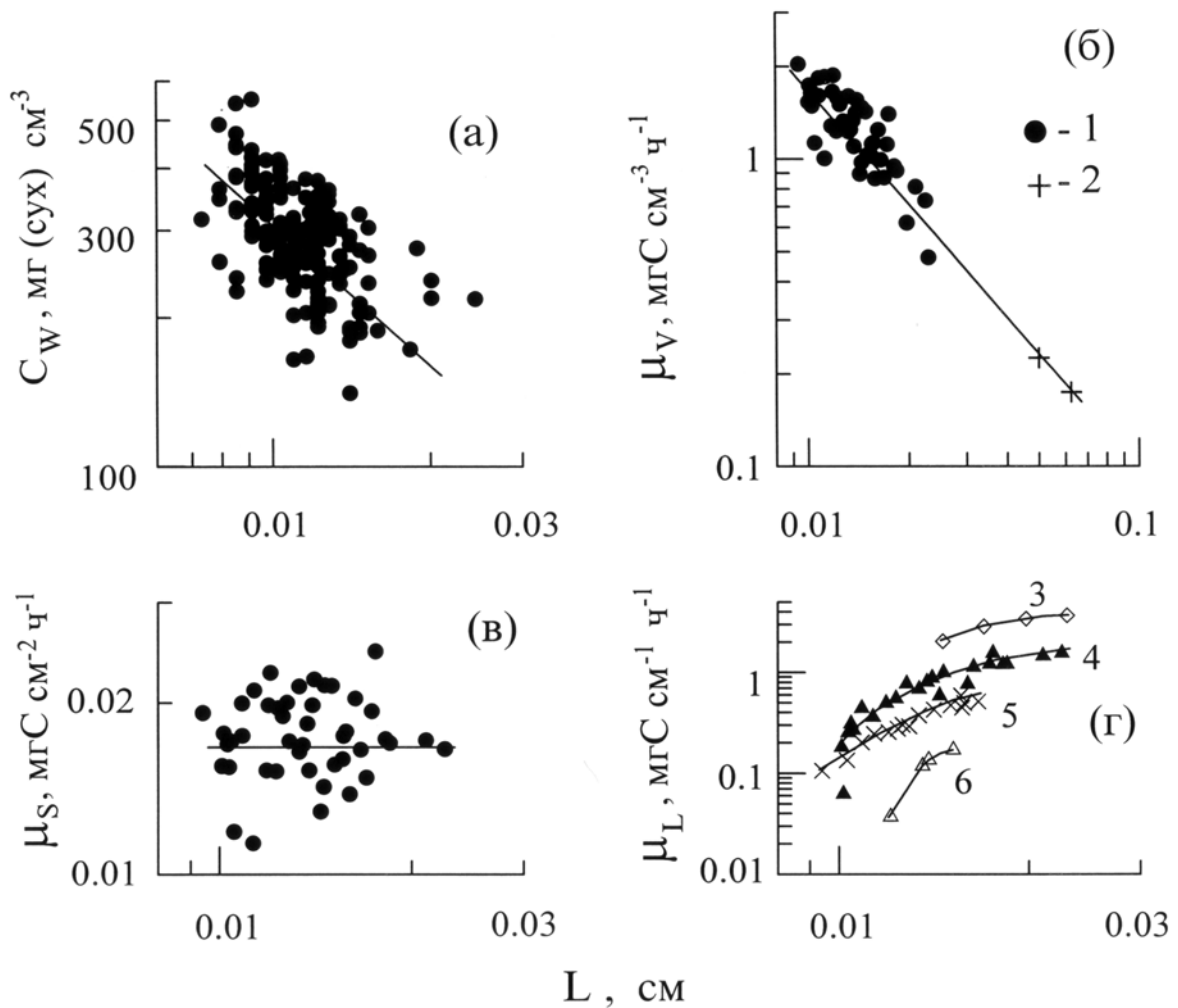


Рис. 2. Связь концентрации сухого вещества в геометрическом объеме  $C_w$  (а), объемной интенсивности фотосинтеза  $\mu_v$  (б), поверхностной плотности потока углерода  $\mu_s$  (в) и его линейной плотности  $\mu_L$  (г) с характерной длиной метаболического пути  $L$  у осевых структур цистозеры

1 - осевые структуры 1 - 4 порядков ( $K_1 - K_4$ ), 2 - ствол ( $K_0$ ), 3 - 6- порядки ветвления от предшествующих к последующим: 3 -  $K_1$ , 4 -  $K_2$ , 5 -  $K_3$ , 6 -  $K_4$

Fig. 2. Relation between the length of nutrients path from one hand, and from the other hand, concentration of dry matter in the volume living space ( $C_w$ , mg of dry organic matter/cm<sup>3</sup>, а) and intensity of carbon flow per unit of volume ( $\mu_v$ , mgC/cm<sup>3</sup>/hour, б), per unit of surface ( $\mu_s$ , mgC/cm<sup>2</sup>/hour, в) and per unit of length of nutrients path ( $\mu_L$ , mgC/cm/hour, г) for axial morphological structures *Cystoseira crinita*. 1 - axial morphological structures 1 - 4 orders ( $K_1 - K_4$ ), 2 - trunk ( $K_0$ ), 3 -  $K_1$ , 4 -  $K_2$ , 5 -  $K_3$ , 6 -  $K_4$

В осевых структурах концентрация сухого вещества,  $C_w$  в телесном пространстве связана с длиной метаболического пути  $L$  соотношением (рис. 2 а):

$$\log C_w = (1.07 \pm 0.09) - (0.71 \pm 0.08) \log L \quad (1)$$

Количество наблюдений,  $n = 48$ ; коэффициент детерминации,  $R^2 = 0.85$ .

Аналогичное соотношение для двух полов (рис. 3 а):

$$\log C_w = (0.49 \pm 0.24) - (1.31 \pm 0.12) \log L \quad (2)$$

$n = 54$ ;  $R^2 = 0.68$ ;

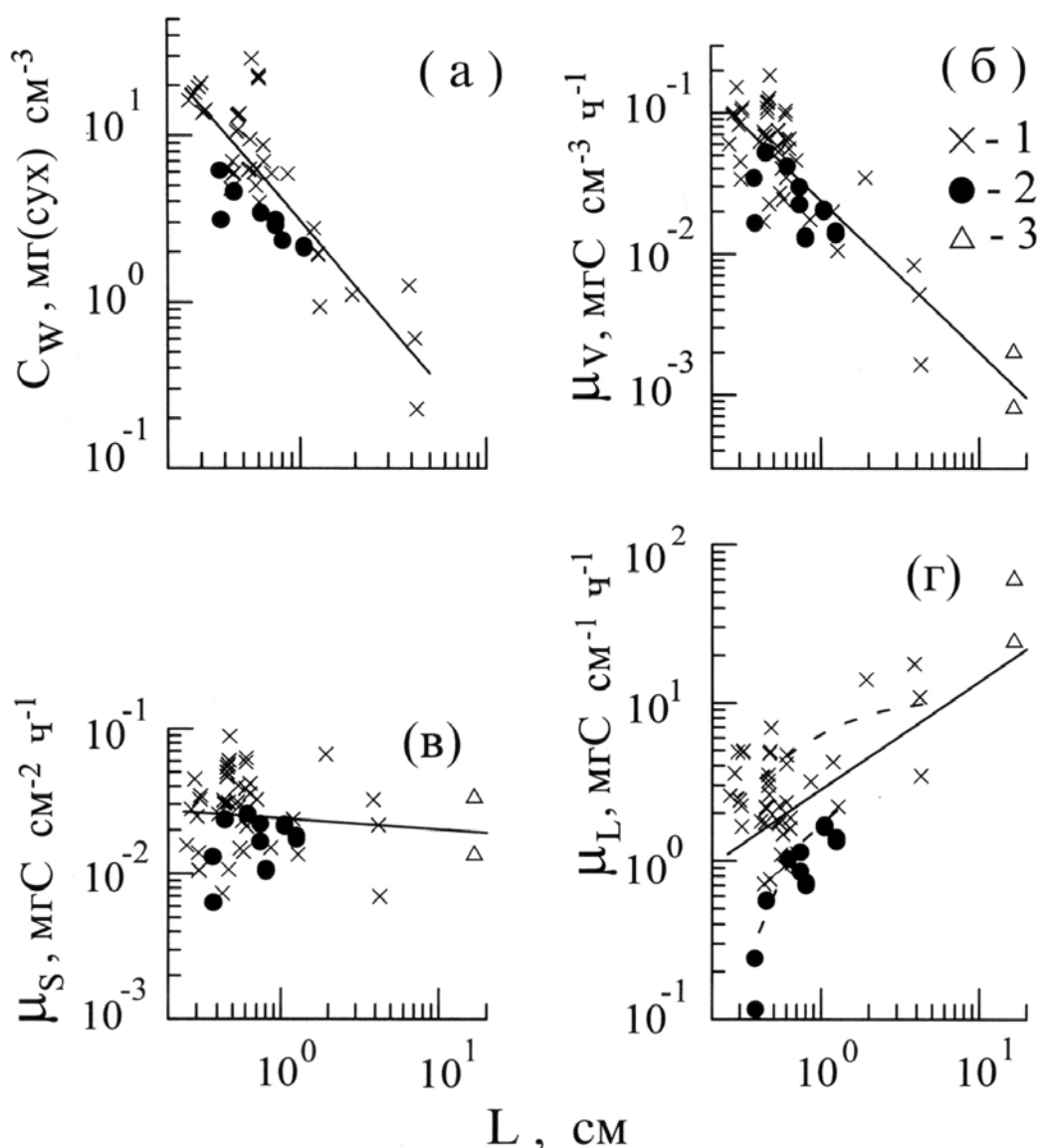


Рис. 3. Связь концентрации сухого вещества в геометрическом объёме  $C_w$  (а), объёмной интенсивности фотосинтеза  $\mu_v$  (б), поверхностной плотности потока углерода  $\mu_s$  (в) и его линейной плотности с  $\mu_L$  (г) с характерной длиной метаболического пути  $L$  в пологах диатомовых водорослей на опорных конструкциях (1-"щётки", 2- "конусы") и в искусственном пологе ламинарии (3)

Fig. 3. Relation between the length of nutrients path from one hand, and from the other hand, concentration of dry matter in the volume living space ( $C_w$ , mg of dry organic matter/cm<sup>3</sup>, а) and intensity of carbon flow per unit of volume ( $\mu_v$ , mgC/cm<sup>3</sup>/hour, б), per unit of surface ( $\mu_s$ , mgC/cm<sup>2</sup>/hour, в) and per unit of length of nutrients path ( $\mu_L$ , mgC/cm/hour, г) for canopies of sessile diatoms on the experimental of "artificial reefs" (1 - "brushes", 2 - "cone") and artificial canopies of *Laminaria saccharina* (3)

Объёмная интенсивность углеродного обмена  $\mu_v$  связана с  $L$  осевых структур цистозы соотношением (рис. 2 б):

$$\log \mu_v = -(2.20 \pm 0.07) - (1.23 \pm 0.07) \log L \quad (3)$$

$n = 48; R^2 = 0.85.$

Аналогичное соотношение для трех пологов (рис. 3 б):

$$\log \mu_v = -(1.62 \pm 0.26) - (1.08 \pm 0.09) \log L \quad (4)$$

$n = 56; R^2 = 0.71.$

Иначе в обоих типах систем соотносится с  $L$  плотность потока углерода на единицу длины пути  $L$  (рис. 2 г, 3 г). Нелинейность в двойных логарифмических координатах функции  $\mu_L(L)$  указывает на существенное ограничение потока с увеличением  $L$ . Экстраполяция кривых предполагает выход  $\mu_L$  на плато с разными для разных объектов значениями. Примечательно, что в осевых структурах цистозиды (рис. 2 г) плотность потока углерода снижается с увеличением номера порядка ветвления, т.е. следуя очередности их образования в слоевище (и соответственно с уменьшением их собственного возраста). В пологах на опорных блоках (рис. 3 г) наблюдаются те же особенности: экспоненциальность и различие плотности потока углерода в пологе на "щётках" (уровень  $\mu_L$  выше) и на конусах (уровень  $\mu_L$  ниже). Значения  $\mu_L$  в пологе ламинарии выше, чем в пологах одноклеточных водорослей, но лишь вследствие большей длины пути углерода.

Унификация описания объектов телесного и надтелесного уровня организации (биологической и экологической принадлежности) позволяет сопоставить их в общей метрике (рис. 4). Судя по распределению данных, фитосистемы относятся к одному множеству (в биогеохимии они рассматриваются как биокосные системы [1]), и их параметры соотносятся друг с другом, следуя соотношениям, сходным с (1) - (4):

$$\log C_w = (0.61 \pm 0.19) - (0.98 \pm 0.02) \log L \quad (5)$$

$$n = 268; R^2 = 0.93.$$

$$\log \mu_V = -(1.61 \pm 0.21) - (0.92 \pm 0.02) \log L \quad (6)$$

$$n = 102; R^2 = 0.94.$$

**Обсуждение.** Идея структурно-функционального подобия листа и фитоценоза [20] на протяжении последней четверти 20-го века получила разностороннее подтверждение и развитие, оказавшись частью широкого и очень своевременного сложившегося взгляда, соединяющего разные уровни организации

жизни наземной [5] и водной [12, 13] части фитосферы. Все очевиднее, что фитосистемы разного уровня организации, долго изучавшиеся порознь (растения в биологии, популяции и сообщества в экологии), описываемые в разных терминах и размерностях (что весьма затрудняет и даже исключает их сравнение друг с другом), могут быть выражены единообразно, рассмотрены в общей метрике и объективно сопоставлены друг с другом. При этом выясняется, что два физиологически значимых поточных параметра ( $\mu_V$  и  $\mu_L$ ) закономерно связаны с обобщенным расстоянием  $L$ , которое проходит вещество (в наших оценках фотосинтеза и роста - это углерод) в пространстве фитосистем.

На фоне различия телесных и надтелесных объектов по многим частным признакам, внутреннее наполнение их обитаемого пространства совершенно одинаково (живая телесная масса - биоорганическое вещество, зольные элементы и вода - в осевых структурах цистозиды и биоорганическое вещество, зольные элементы и телесная и надтелесная вода с растворенными в ней веществами в растительном пологе ламинарии и в пологах одноклеточных водорослей), что и объясняет их базовое сходство: чем внутренний метаболический путь больше, тем больше линейная плотность потока через занимаемое пространство, но тем меньше объемная интенсивность обмена в нем.

Закономерной связи интенсивности потоков с длиной пути, проходимого веществом, соответствует такое же закономерное снижение с увеличением  $L$  концентрации живого вещества в пространстве системы (телесном и надтелесном).



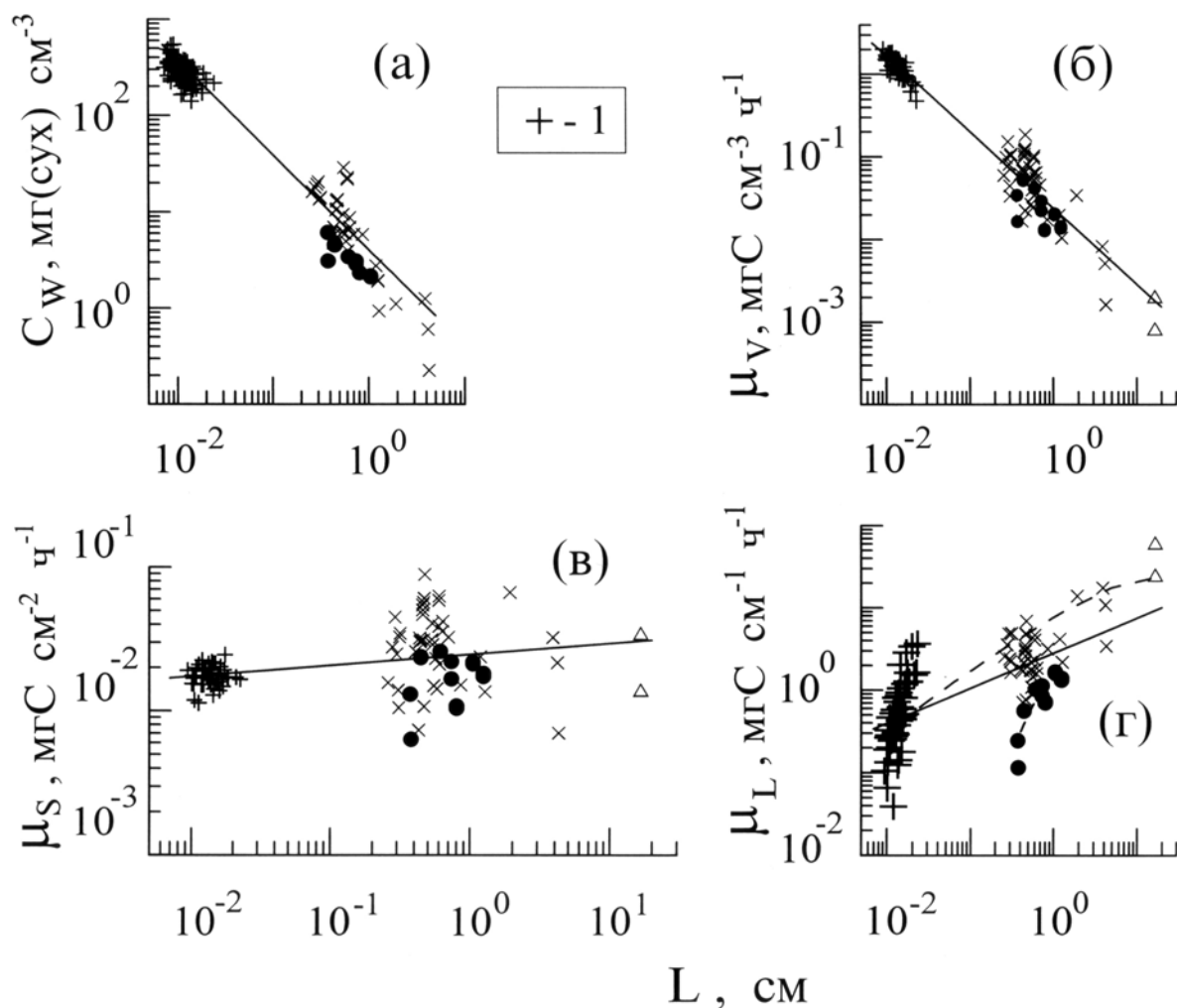


Рис. 4. Связь концентрации сухого вещества в геометрическом объёме  $C_w$  (а), объёмной интенсивности фотосинтеза  $\mu_v$  (б), поверхностной плотности фотосинтетического потока углерода  $\mu_s$  (в) и его линейной плотности  $\mu_L$  (г) с характерной длиной метаболического пути  $L$  у телесных (осевые структуры цистозирсы первого - четвертого порядка (1)) и у надтелесных (пологи диатомовых водорослей на опорных конструкциях и искусственный полог ламинарии) фитосистем. Остальные обозначения те же, что и на рис.3

Fig. 4. Relation between the length of nutrients path from one hand, and from the other hand, concentration of dry matter in the volume living space ( $C_w$ , mg of dry organic matter/cm<sup>3</sup>, а) and intensity of carbon flow per unit of volume ( $\mu_v$ , mgC/cm<sup>3</sup>/hour, б), per unit of surface ( $\mu_s$ , mgC/cm<sup>2</sup>/hour, в) and per unit of length of nutrients path ( $\mu_L$ , mgC/cm/hour, г) for biogeochemical aquatic phytosystems at different levels of organization (thallus *Cystoseira crinita* (1), canopies of sessile diatoms on the experimental of "artificial reefs" and artificial canopies of *Laminaria saccharina*). The others marks as shown on the fig. 3

Соотношение  $C_w$  и  $L$  на рис. 4 а описывается уравнением (5), значение коэффициента  $b$  в котором приближается к 1 ( $b = 0.98 \pm 0.02$ ). Понятно, что при  $b = 1$ :

$$C_w \cdot L = W/V \cdot V/S = W/S = \text{const.} \quad (7)$$

Вывод (7) означает, что в исследованных нами объектах под единицей поверхности находится одна и та же масса вещества растений (при понятной вариации относительно среднего значения).

Поскольку вывод (7) ранее был сделан по другим данным, на гораздо более разнообразном множестве природных фитосистем [13 - 15], мы считаем его достаточно обоснованным.

В соотношении  $\mu_v$  и  $L$  (6) для всего ряда объектов (рис. 4 б) коэффициент  $\mathbf{b}$  также близок к 1 ( $\mathbf{b} = 0.92 \pm 0.02$ ). При  $\mathbf{b} = 1$ :

$$\mu_v \cdot L = P/Vt \cdot V/S = P/St = \mu_s = \text{const.} \quad (8)$$

Вывод (8) означает, что в сравниваемых объектах поток углерода на единицу поверхности, варьируя под действием не учтенных переменных, стремится к постоянной величине. Выражение (8) иллюстрируют рис. 2 в, 3 в и 4 в. В осевых структурах цистозир и в пологах дисперсия значений  $\mu_s$  велика вследствие сравнительно узкого диапазона  $L$ . Однако, при совмещении тех же объектов в общей метрике (рис. 4 в) стабилизация потока углерода на единицу внешней поверхности систем выступает очень наглядно: при диапазоне  $L$  в 3 порядка большая часть значений  $\mu_s$  различается менее, чем на порядок. Малое значение углового коэффициента при  $\log L$  в уравнении

$$\log \mu_s = - (1.61 \pm 0.21) + (0.07 \pm 0.02) \log L \quad (9)$$

и низкое значение коэффициента корреляции ( $R^2 = 0.10$ ) указывают на отсутствие связи  $\mu_s$  с  $L$ . Вывод, аналогичный (8), ранее был сделан [13, стр.185] по данным об интенсивности фотосинтеза у нескольких видов морских многоклеточных водорослей.

Выводы (7) и (8) дополняют друг друга и означают следующее: биокосные (в понимании В. И. Вернадского [1]) фитосистемы, различающиеся по уровню организации, составу и пространственной композиции, формируются таким образом, что в них стабилизируется два важных и взаимосвязанных параметра: плотность живого вещества на единицу внеш-

ней поверхности системы и плотность потока углерода на единицу той же поверхности. Другие использованные нами параметры (длины и радиусы морфологических структур, интенсивности фотосинтеза и роста, концентрации живого вещества в тканях и пологах) принимают при формировании этих фитосистем лишь те значения, при которых выполняются соотношения (7) и (8). Понятно, что постоянство  $\mu_s$  (на фоне ее варибельности) является естественным следствием "солнечной константы". Сказанное означает лишь то, что жизнь растений на разных уровнях организации идеально адаптирована к постоянному потоку солнечной энергии. На качественном уровне это тривиально, но в доказательстве, тем не менее, нуждается.

Что касается связи линейной плотности потоков углерода с  $L$  (рис. 4 г), то сопоставленные в общей метрике, эти данные не создают такого же впечатления подобия сравниваемых объектов, которое наблюдается по другим параметрам. Однако, примечательно, что в осевых структурах цистозир при диапазоне  $L$  менее одного порядка линейная плотность потока углерода возрастает на два порядка. Возможно (по нашим данным не доказывается), что в совокупности осевых структур и пологов соотношение  $\mu_L$  и  $L$  следует кривой с насыщением (пунктирная линия), как и в пределах каждой группы (рис. 2 г и 3 г). В таком случае предельные значения  $\mu_L$  могут быть одной из причин ограничения высоты крон и пологов растений. Это предположение совпадает с представлением ботаников, что после многометровых по толщине пологов древесных растений появились эволюционно более совершенные (и, как теперь можно думать, метаболически более выгодные) тонкие пологи сначала кустарников, а затем и травянистых растений [19].

**Выводы. 1.** В биокосных объектах телесного и надтелесного уровня организации закономерно снижается концентрация сухого вещества с увеличением длины пути, проходимого углеродом в пространстве систем. **2.** Внутренние потоки углерода телесных и надтелесных объектов, различающихся по составу и пространственной композиции, коррелируют одинаковым образом с длиной пути, проходимого углеродом в пространстве системы, а по-

токи, рассчитанные на единицу внешней поверхности, стабилизируются, варьируя относительно некоторого среднего значения. **3.** Между отдельным растением и групповой пространственной совокупностью растений существует структурно-функциональное подобие. Те и другие можно описывать совершенно одинаковым образом и сравнивать по одним и тем же параметрам.

1. Вернадский В. И. Живое вещество. - М.: Наука, 1978. - 358 с.
2. Завалко С. Е. Транспорт ассимилированного углерода по профилю пластины ламинарии сахаристой на плантации и в природных зарослях // Гидробиол. журн. - 1993. - **29**, № 5. - С. 31 - 39.
3. Ковардаков С. А., Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Попов А. Е. Комплексная адаптация цистозеры к градиентным условиям (научные и прикладные проблемы). - Киев: Наук. думка, 1985. - 217 с.
4. Мокронос А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. - М.: Наука, 1981. - 196 с.
5. Ничипорович А. А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений / Физиология фотосинтеза. - М.: Наука, 1982. - С. 7 - 19.
6. Оя В. М., Лайск А. Х. Адаптация фотосинтетического аппарата к профилю света в листе // Физиология растений. - 1976. - **23**, вып. 3. - С. 445 - 453.
7. Празукин А. В. Структурные и функциональные изменения черноморской цистозеры в условиях эвтрофирования (Иерархический подход): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 1991. - 25 с.
8. Празукин А. В. Экспериментальные водные биокосные фитосистемы (структура, функция). / Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. - Севастополь: Акватита, 1999. - С. 47- 69.
9. Празукин А. В. Структура кронового пространства слоевища черноморской бурой водоросли цистозеры (*Cystoseira crinita* (Desf.) Bory) // Альгология. - 2000. - **10**, № 2. - С. 119 -130.
10. Сепп Ю. В., Тооминг Х. Г. Ресурсы продуктивности картофеля. - Л.: Наука, 1991. - 261 с.
11. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. - Л.: Гидрометеиздат, 1984. - 263 с.
12. Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. - Киев: Наук. думка, 1983. - 253 с.
13. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. - Киев: Наук. думка, 1992. - 280 с.
14. Хайлов К. М., Празукин А. В., Минкина Н. И., Павлова Е. В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи соврем. биологии. - 1999. - **119**, № 1. - С. 3 - 14
15. Хайлов К. М., Празукин А. В., Рабинович М. А., Чепурнов В. А. Связь биологических параметров фитообрастания с физическими параметрами экспериментальных "рифовых" конструкций в эвтрофируемой морской акватории // Водные ресурсы. - 1994. - **21**, № 2. - С. 166 - 175
16. Хайлов К. М., Празукин А. В., Смолев Д. М. Формирование и рост поселений водорослей на экспериментальных объектах // Ботанич. журн. - 1995. - **80**, № 9. - С. 21 - 34.

17. Хайлов К. М., Сиренко Л. А. Биомасса и продуктивность водных фитосистем: сравнительная оценка, прогноз // Альгология. - 2001. - **11**, № 1. - С. 122 – 135.
18. 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
19. Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. - М.: Наука, 1981. - 168 с.
20. Шульгин И. А., Ничипорович А. А., Климов С. В., Мурей И. А. К структурной организации листа как оптико-фотосинтезирующей системы // Физиология растений. - 1977. - **24**, Вып. 4. - С. 684 – 692.
21. Aruga Y. Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton. II. Photosynthesis of algae in relation to light intensity and temperature // Bot. Mag. - Tokio. - 78. - P. 360 – 365.
22. Chapman A. R. O. Biology of seaweed. Levels of organization. - University Park Press, Baltimore, 1979. - 134 p.
23. Elmgren R. Gunning B. Ecological studies of two shallow brackish water ecosystems // Contrib. ASKO Lab., Univ. Stockholm (Sweden). - 1974. - № 6. - P. 43 - 51.
24. Gates D. M. Energy exchange in the biosphere. - New York: Harper and Row, 1962. - 151 p.
25. King R. J., Schramm W. Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations // Mar. Biol. - 1976. - **37**. - P. 215 - 219.
26. Wetzel R.G. Limnology. – CBS College Publ., 1983. – 767 p.

Поступила 14 января 2003 г.

**Comparison of structurally-functional relations in marine phytosystems of different level organization on the basis of their uniform description.** A. V. Prazukin, K. M. Khailov, S. A. Kovardakov. For the aquatic biogeochemical phytosystems at different levels of organization (the thallus of multicellular algae, canopies of sessile cellular and multicellular algae on the experimental of “artificial reefs”) the correlations between the length of nutrients path from one hand, and from the other hand, concentration of bioorganic matter in the systems and the rate of photosynthesis were described. The rate of photosynthesis was calculated per unit of volume, per unit of surface and per unit of length of nutrients path the systems. General biogeochemical similarity in considered objects is discussed.

**Key words:** biogeochemical aquatic phytosystems, artificial reefs, living space, phytofouling, cellular and multicellular algae, concentration of bioorganic matter, rate of photosynthesis, structural- functional similarity.

**Порівняння структурно-функціональних співвідношень в морських фітосистемах різного рівня організації на основі їх уніфікованого опису.** О. В. Празукін, К. М. Хайлов, С. А. Ковардаков. За результатами визначення інтенсивності фотосинтезу в тканинах слоевища водорості (організмівий рівень) і в рослинних пологах, тобто укладених в обмеженому просторі популяціях чи сукупностях водоростей (надорганізмівий рівень), обраховані і виражені в однакових розмірностях і одиницях виміру потоки вуглецю, які проходять через об’єми і зовнішні поверхні цих фітосистем. Порівняння показує, що в біокісних об’єктах організмівого (тілесного) і надорганізмівого (надтілесного) рівня організації закономірно знижується концентрація біоорганічної речовини із збільшенням довжини шляху, який проходить вуглець у просторі систем. Внутрішні потоки вуглецю тілесних і надтілесних об’єктів, відрізняються за складом і просторовою композицією, співвідносяться однаковим способом з довжиною шляху, який проходить вуглець в просторі системи, а потоки, розраховані на одиницю зовнішньої поверхні, стабілізуються, змінюючись відносно деякого середнього значення. Між окремою рослиною і груповою просторовою сукупністю рослин існує структурно-функціональна подібність. Ті і інші можна описати подібним способом і порівнювати одними і тими параметрами.

**Ключові слова:** водні біокісні фітосистеми, штучний риф, населений простір, фітообростання, одноклітинні і багатоклітинні водорості, концентрація біоорганічної речовини, інтенсивність фотосинтезу, структурно-функціональна подібність.