

УДК 582.26: 58; 581.4

**МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ ПОДХОД В ОЦЕНКЕ
ВЕЛИЧИНЫ ПЛОЩАДИ ПОВЕРХНОСТИ
ТАЛЛОМА МНОГОКЛЕТОЧНОЙ ВОДОРΟΣЛИ
CALLITHAMNION CORYMBOSUM (J. E. SMITH) LYNGB**

А.В. Празукин

Институт морских биологических исследований
имени А.О. Ковалевского РАН, Севастополь

На примере многоклеточной водоросли *Callithamnion corymbosum* рассматривается схема морфометрии и расчетов, позволяющих вычислить величину площади поверхности (S , см²) на уровне осевых структур ($0k$) и ветвей (k) разных порядков. Представлены регрессионные уравнения, определяющие связь между площадью поверхности ветвей второго (S_2) и третьего (S_3) порядка ветвления и длиной осевых структур соответствующего порядка ветвления (l_{02} , l_{03} , см): $\log S_2 = -0.702 + 1.105 \log l_{02}$; $\log S_3 = -0.728 + 1.564 \log l_{03}$.

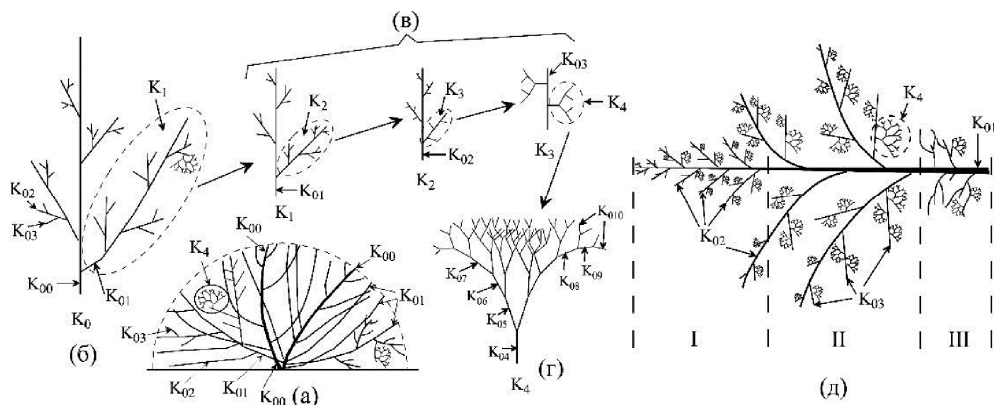
Ключевые слова: каллитамнион, *Callithamnion corymbosum*, площадь поверхности, удельная поверхность, архитектура слоевища, морфометрия слоевищ, иерархия, многоклеточные водоросли, таллом, Черное море

Введение. В физиологических и экологических исследованиях часто проводятся расчеты поточных характеристик по отношению к физиологически активной поверхности растений (Мокроносков, 1981; Хайлов, 1984; Хайлов и др., 1992). Для водных многоклеточных водорослей такой поверхностью является вся поверхность таллома. По отношению к сложно-разветвленным слоевищам водорослей используется поэтапная технология определения площади их поверхности (Фирсов, 1984; Хайлов, Фирсов, 1985; Хайлов и др., 1992; Празукин, 2015), и, в соответствии с особенностями морфологии того или иного объекта, существуют определенные нюансы её исполнения.

Цель настоящей работы: на примере многоклеточной водоросли *Callithamnion corymbosum* (J. E. Smith) Lyngb. продемонстрировать морфометрический подход в оценке величины площади поверхности слоевища и оценить роль каждого класса морфологических структур *C. corymbosum* в формировании её ассимиляционной поверхности.

Материал и методика. В апреле-мае 2015 г., в период наших исследований, на преимущественно затененных участках горизонтальных и вертикальных стенках скал открытых участков Севастопольского побережья до глубин 30-40 см *S. corymbosum* формировала сплошные заросли (растительный покров).

Для подробной морфометрии слоевищ *S. corymbosum* отбирали отдельные кустики растений (рис. 1а), формируемые одним вертикальным «побегом» (K_0 , рис. 1 б). В структуре вертикального побега отчетливо выделяется главная ось (K_{00}), которая является основой для всех последующих порядков осевых структур ($K_{01} - K_{010}$, рис. 1 б – г) и ветви разного уровня организации ($K_1 - K_4$, рис. 1 в, г). «Ветвь» рассматривается нами как сложноразветвленный элемент слоевища (иерархически организованный ансамбль осевых структур), обладающий собственной морфофункциональной структурой, закономерно меняющейся во времени (Фирсов, 1984; Хайлов и др., 1992; Празукин 2008, 2015). В таком случае, ветвь первого порядка (K_1 , рис. 1 в, д) – это ось первого порядка (K_{01}) со всеми осевыми структурами последующих порядков ветвления ($K_{02} - K_{010}$), аналогично, ветвь второго порядка (K_2 , рис. 1 в) – это ось второго порядка (K_{02}) со всеми осевыми структурами последующих порядков ветвления ($K_{03} - K_{010}$). Ветвь четвертого порядка (K_4) состоит из осевых структур $K_{04} - K_{010}$, ветвящихся дихотомически (рис. 1 г).



Р и с . 1 . Различные уровни организации *Callithamnion corymbosum*: а – куст, образованный двумя вертикальными «побегами»; схема осевого аппарата вертикального «побега» (б) и ветвей первого - третьего (в) и четвертого (г) порядков; д – схема осевой структуры ветви первого порядка $K_{00}, K_{01} - K_{010}$ – осевые структуры нулевого («ствол»), первого – десятого порядка ветвления; K_0 – вертикальный «побег»; $K_1 - K_4$ – ветви первого – четвертого порядка; I – III – морфологические отделы ветви первого порядка выделяемые вдоль оси K_{01}

Особенностью структуры слоевища *C. corymbosum* является то, что основная масса растения и его фотосинтезирующая поверхность (S) создается за счет относительно небольшого числа крупных ветвей первого порядка (K_1 , рис. 1 в, д), отрастающих от самой нижней части оси K_{00} . Это позволило нам сосредоточить внимание на морфометрии крупных ветвей первого порядка. Ветви первого порядка расчленили на ось K_{01} и ветви второго порядка (K_2). Последние, в соответствии с длиной оси K_{02} , делили на три условные группы: «мелкие» (0.2 – 0.6 см), «средние» (>0.6 – 0.8 см) и «крупные» (1.3 – 1.8 см). Крупные ветви K_2 были, как правило, немногочисленными и располагались в среднем отделе ветви K_1 (рис. 1 д). Далее, из каждой размерной группы ветвей отбирали по три-пять K_2 и каждую ветвь расчленили на ось K_{02} и ветви K_3 . Подробно морфометрировали ветви четвертого порядка (K_4 , рис. 1 г).

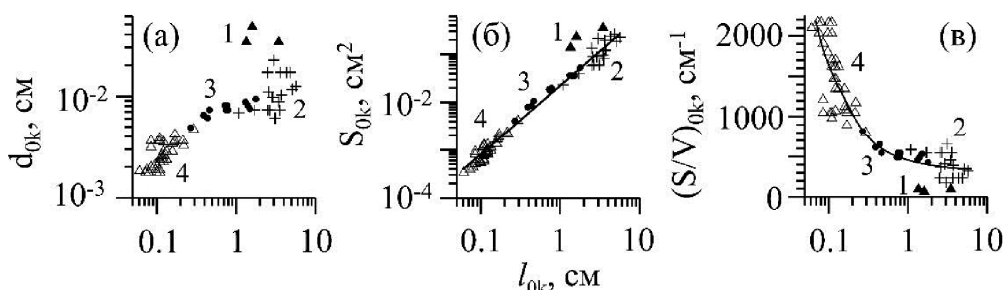


Рис. 2. Связь между диаметром (d_{0k}), площадью поверхности (S_{0k}) и удельной поверхностью ($(S/V)_{0k}$) осевых структур разного порядка ветвления *Callithamnion corymbosum*, – с одной стороны, и, соответственно, с их длиной (l_{0k}), с другой. Осевые структуры нулевого, «ствол» (1), первого (2), второго (3) и третьего (4) порядка ветвления

Во всех случаях с помощью бинокулярной лупы МБС-1 измеряли длину (l_{0k}) и диаметр (d_{0k}) осевых структур нулевого, первого – десятого порядка ветвления. Величина диаметра осевых структур рассчитывалась как средняя по результатам нескольких измерений на разных участках структур. Подсчитывали общую численность структур последующего порядка (n_{0k+1}) на осевых структурах предыдущего ($0k$).

Геометрический объем (V_{0k} , cm^3) и геометрическую поверхность (S_{0k} , cm^2) осевых структур рассчитывали по формулам, подходящим для аппроксимации их геометрических фигур: цилиндра, усеченного конуса, полусферы и их комбинаций (Выгодский, 1965).

Результаты и обсуждение. Вначале рассмотрим структурную организацию слоевища *C. corymbosum*, что позволит на следующем этапе рассмотрения представить алгоритм расчета площади поверхности этого вида водорослей.

Слоевище *C. corymbosum* в своей структуре сочетает моноподиальное (осевые структуры нулевого – четвертого порядка, рис. 1 а, б) и дихотомическое (ветви четвертого порядка, рис. 1 г) типы ветвления. Для осевых структур каждого порядка ветвления характерны собственные диапазоны варьирования значений параметров: длины (l_{0k}), диаметра (d_{0k}), объема (V_{0k}), площади поверхности (S_{0k}) и удельной поверхности $(S/V)_{0k}$ (рис. 2, 3). В ряду порядков, от первого до четвертого, длина, диаметр, площадь поверхности и объем осевых структур быстро снижаются, а удельная поверхность повышается. Особенность такой динамики l_{0k} и d_{0k} состоит в том, что в ряду порядков длина уменьшается в 130 раз быстрее диаметра. Для цистозеры косматой (*Cystoseira crinita* (Desf.) Borg) этот показатель равен четырем (Хайлов и др., 1992), а для бриопсиса перистого (*Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag.) - трем (Празукин, 2007). У *C. corymbosum* моноподиальное ветвление ограничено четырьмя порядками ветвления, у цистозир – четырьмя, реже – пятью-шестью, у бриопсиса перистого – пятью. Можно предположить, что существуют минимальные размеры структур (l_{0k} , d_{0k}) и их соотношения, при которых дальнейшее моноподиальное ветвление становится невозможным, и в случае с *C. corymbosum* осевые структуры пятого и последующих порядков ветвления ветвятся дихотомически (рис. 1 г).

Возможно, и при дихотомическом ветвлении существует ограничение в количестве последовательных генераций осевых структур. В структуре ветвей четвертого порядка *C. corymbosum* их насчитывается 4 – 6 (рис. 3). При дихотомическом ветвлении численность осевых структур в каждой последующей генерации удваивается, но это правило нарушается на завершающем акте ветвления, и в этом случае численность структур снижается (рис. 3).

В ряду порядков структур (K_{04} – K_{010}) происходит одновременно как уменьшение значений длины (l_{0k}), так и диаметра (d_{0k}) без существенного изменения их пропорций (рис. 3). Наблюдаемое снижение значений l_{0k} и d_{0k} нельзя рассматривать как прямое следствие дихотомического ветвления. Так, например, у церамииума шиповидного (*Ceramium echionotum* J. Ag.) при аналогичном типе ветвления у осевых структур уменьшение значений длины и диаметра обнаруживается только на завершающих этапах ветвления (Хайлов и др., 1992).

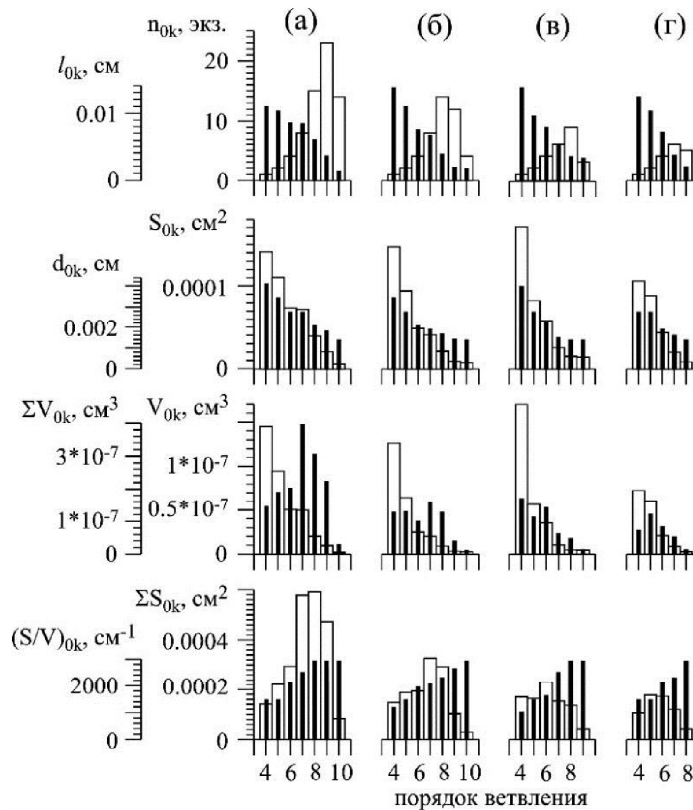


Рис. 3. Средние значения индивидуальных параметров и значения кумулятивных характеристик осевых структур разных порядков ветвления у четырех ветвей четвертого порядка (K_4) *Callithamnion corymbosum*, взятых с ветвей второго порядка разного размерного диапазона: «крупные» (а), «средние» (б, в), «мелкие» (г) (см. табл. 1)
 V_{0k} – объём осевой структуры; n_{0k} , ΣV_{0k} , ΣS_{0k} , – соответственно, численность, суммарный объём и суммарная площадь поверхности осевых структур каждого порядка ветвления. Обозначение остальных параметров те же, что на рис. 2

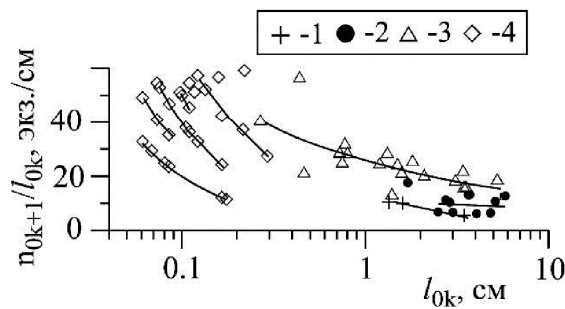


Рис. 4. Плотность размещения осевых структур последующего порядка на осевых структурах предыдущего порядка (n_{0k+1}/l_{0k}) как функция длины осевых структур (l_{0k}) *Callithamnion corymbosum*
 1 – 4 – плотность размещения осевых структур первого – четвертого порядка ветвления на структурах предыдущего порядка

Суммарная поверхность ($\sum S_{0k}$) и суммарный объём ($\sum V_{0k}$) структур в ряду порядков ветвления ветви четвертого порядка *C. corymbosum* изменяются по одновершинной зависимости, а их соотношение $(S/V)_{0k}$ увеличивается (рис. 3). По отношению ко всей ветви K_4 величина площади поверхности укладывается в диапазоне от 0.00116 до 0.0018 см^2 , а удельная поверхность – от 1600 до 1800 см^{-1} (табл. 1, 2).

В табл. 1 и 2 представлены средние значения параметров осевых структур и ветвей первого и четвертого порядка ветвления, что позволяет проследить последовательность «сборки» ветвей, начиная с третьего и заканчивая первым порядком ветвления.

Общий объем ($V_{\text{сл}}$) и общая поверхность ($S_{\text{сл}}$) слоевища складываются, соответственно, из объема и поверхности ствола (оси нулевого порядка, V_{00} , S_{00}) и объема и поверхности всех ветвей первого порядка ($\sum V_1$, $\sum S_1$):

$$V_{\text{сл}} = V_{00} + \sum V_1,$$

$$S_{\text{сл}} = S_{00} + \sum S_1.$$

Т а б л и ц а 1

Средние значения параметров осевых структур и ветвей 1-4 порядков ($K_1 - K_4$)

Ветви первого порядка (K_1)					Ветви второго порядка (K_2)				Ветви третьего порядка (K_3)				K_4
S_{1i} , см^2	S_{01i} , см^2	Размерные группы ветвей K_2 по L_{02} , см	Ветви второго порядка (K_2)		S_{2i} , см^2	S_{02i} , см^2	l_{02i} , см	n_{03}/l_{02i} , экз./см	S_{3i} , см^2	S_{03i} , см^2	l_{03i} , см	n_{04}/l_{03i} , экз./см	S_{4i} , см^2
			n	$\sum S_{2i}$, см^2									
6,271	246 E-3	Мелкие (0.2-0.6)	62	373 E-2	602 E-4	83 E-4	0,39	393 E-1	338 E-5	70 E-5	97 E-3	412 E-1	7 E-4
		Средние (>0.6-0.8)	4	76 E-2	1893 E-4	168 E-4	0,76	289 E-1	784 E-5	86 E-5	11 E-2	542 E-1	12 E-4
		Крупные (1.3-1.8)	5	154 E-2	3070 E-4	222 E-4	1,58	216 E-1	833 E-5	113 E-5	15 E-2	263 E-1	18 E-4
V_{1i} , см^3	V_{01i} , см^3	L_{02} , см	n	$\sum V_{2i}$, см^3	V_{2i} , см^3	V_{02i} , см^3	l_{02i} , см	n_{03}/l_{02i}	V_{3i} , см^3	V_{03i} , см^3	l_{03i} , см	n_{04}/l_{03i}	V_{4i} , см^3
5189 E-6	846 E-6	Мелкие (0.2-0.6)	62	28 E-4	451E-7	148E-7	0,39	393 E-1	198E-8	447E-9	97 E-3	412 E-1	38 E-8
		Средние (>0.6-0.8)	4	5 E-4	133E-6	299E-7	0,76	289 E-1	470 E-8	553E-9	11 E-2	542 E-1	69 E-8
		Крупные(1.3-1.8)	5	10 E-4	202E-6	250E-7	1,58	216 E-1	518E-8	827E-9	15 E-2	263 E-1	11 E-7

В свою очередь, объем (V_1) и поверхность (S_1) ветвей первого порядка складываются, соответственно, из объема и поверхности оси первого порядка (V_{01} , S_{01}) и объема, и поверхности всех ветвей второго порядка ($\sum V_2$, $\sum S_2$):

$$V_1 = V_{01} + \sum V_2, (1)$$

$$S_1 = S_{01} + \sum S_2, (2)$$

Последовательно раскрывая уравнения (1) и (2), получаем:

$$V_1 = V_{01} + n_{02} (\bar{V}_{02} + n_{03} (\bar{V}_{03} + n_{04} \bar{V}_4)), (3)$$

$$S_1 = S_{01} + n_{02} (\bar{S}_{02} + n_{03} (\bar{S}_{03} + n_{04} \bar{S}_4)). (4)$$

По отношению к ветвям второго порядка можно записать:

$$V_2 = V_{02} + n_{03} (\bar{V}_{03} + n_{04} \bar{V}_4), (5)$$

$$S_2 = S_{02} + n_{03} (S_{03} + n_{04} S_4), (6)$$

а по отношению к ветвям третьего порядка:

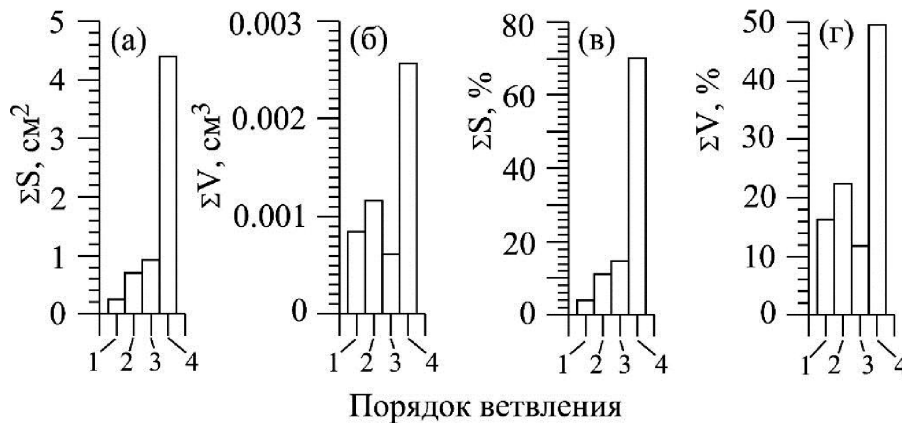
$$V_3 = V_{03} + n_{04} \bar{V}_4, (7)$$

$$S_3 = S_{03} + n_{04} \bar{S}_4. (8)$$

Т а б л и ц а 2

Средние значения удельной поверхности (S/V) осевых структур и ветвей первого - четвертого порядка

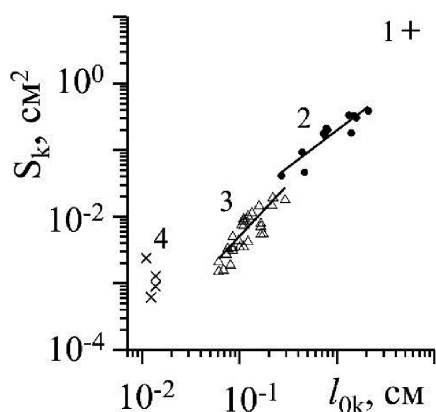
Осевые структуры и ветви первого порядка		Размерные группы ветвей K ₂ по L ₀₂ , см	Осевые структуры второго - третьего порядка		Ветви второго - четвертого порядка		
(S/V) ₀₁ , см ⁻¹	(S/V) ₁ , см ⁻¹		(S/V) ₀₂ , см ⁻¹	(S/V) ₀₃ , см ⁻¹	(S/V) ₂ , см ⁻¹	(S/V) ₃ , см ⁻¹	(S/V) ₄ , см ⁻¹
291	1209	Мелкие (0.2-0.6)	562	1560	1334	1709	1752
		Средние (>0.6-0.8)	562	1561	1421	1669	1683
		Крупные (1.3-1.8)	891	1365	1519	1608	1654



Р и с . 5 . Суммарная площадь поверхности (а) и суммарный объем (б) осевых структур (1 – 3 – K₀₁ - K₀₃) и ветвей четвертого порядка (4 – K₄) в структуре ветви первого порядка (K₁) *Callithamnion corymbosum* и вклад названных структур в общую поверхность (в) и объем (г) ветви K₁

По сути, мы имеем дело с процессом формирования ветвей и, в целом, всего слоевища. Его можно представить как результат иерархического «обрастания»: на растущей осевой структуре нулевого порядка («стволе») появляются дочерние оси-эпифиты (K₀₁), а на них, в свою очередь, – дочерние оси (K₀₂) и т. д. (рис. 1). В этом случае, при

расчетах общей поверхности ветви или всего слоевища становится важной такая характеристика как плотность размещения осевых структур последующего порядка на осевых структурах предыдущего (n_{0k+1}/l_{0k}). Как следует из рис. 4, эта характеристика является функцией длины осевых структур предыдущего порядка ветвления (l_{0k}), и названная связь хорошо обнаруживается по отношению к осевым структурам третьего и четвертого порядка ветвления. Плотность размещения K_{04} на структурах третьего порядка во многом зависит и от индивидуальных размеров структур второго порядка (l_{02} , табл. 1), что проявляется в широком диапазоне варьирования значений (11.4 - 59.2 экз. см⁻¹) этого показателя (n_{04}/l_{03} , рис. 4). В целом, в ряду порядков от нулевого до третьего плотность размещения осевых структур увеличивается с 5.5 экз. см⁻¹ на осевых структурах нулевого порядка до 59.2 экз. см⁻¹ на осевых структурах третьего порядка.



Р и с . 6 . Зависимость площади поверхности (S_k) ветвей первого – четвертого порядка ветвления от длины осевых структур соответствующего порядка ветвления (l_{0k}) 1 – 4 – ветви первого – четвертого порядка ветвления

В композиционной структуре ветви первого порядка (K_1 , рис. 1 д) *S. corymbosum* выделяются две группы морфологических объектов: собственно осевые структуры первого – третьего порядка ветвления ($K_{01} – K_{03}$, рис. 1 д) и ветви четвертого порядка (K_4 , рис. 1 д). Вторые, по сравнению с первыми, отличаются относительно небольшими значениями индивидуальных характеристик (l_{0k} , V_{0k} , S_{0k}), но, в то же время, они превосходят осевые структуры первого – третьего порядка по величине удельной поверхности $(S/V)_{0k}$, рис. 2 в, табл. 2) и по численности их в структуре ветви K_1 , а значит и по суммарной площади поверхности ($\sum S$). За счет ветвей четвертого порядка формируется 70% площади поверхности ветви первого порядка (рис. 5). Учитывая и тот факт, что ветви четвертого порядка обладают

наиболее активной фотосинтезирующей поверхностью (Празукин, 2015), по сравнению со структурами предыдущих порядков ветвления (K_{01} - K_{04}), то можно заключить, что эти структуры выполняют основную роль в формировании общего потока карбонатного углерода ветви K_1 и всего растения в целом. Аналогичная картина наблюдается и в структуре ветвей K_1 *B. plumosa*. Поверхность ветви K_1 этого вида на 72.6 % складывается из поверхностей «коротких» (мелкоразмерных) осевых структур, доля которых в общей массе ветви составляет 53 % (Празукин, 2007).

Теперь обратимся непосредственно к вопросу об определении величины площади поверхности слоевища *C. Corymbosum* и его морфологических структур.

По результатам измерений морфологических параметров ветвей K_2 и K_3 (табл. 1), взятых с одной и той же ветви K_1 *C. Corymbosum*, была проведена численная «сборка» вышеназванных объектов, рассчитана их площадь поверхности (S_k , см²) и построены зависимости ($S_k = f(l_{0k})$, рис. 6), описываемые следующими уравнениями регрессии:

$$\text{Log}S_2 = -0.702 + 1.105 \text{log}l_{02} \quad (R^2 = 0.84, n = 12), \quad (9)$$

$$\text{Log}S_3 = -0.728 + 1.564 \text{log}l_{03} \quad (R^2 = 0.68, n = 35). \quad (10)$$

Таким образом, площади поверхностей ветвей второго и третьего порядка можно легко определить, рассчитав её по регрессионным уравнениям: (9) и (10). Для определения площади поверхности ветвей первого порядка потребуются дополнительные расчеты, учитывающие особенности её структуры (рис. 1 д).

Согласно уравнению (2) площадь поверхности ветви первого порядка (S_1) равна сумме площадей поверхностей оси первого порядка (S_{01}) и всех ветвей второго порядка ($\sum S_2$). Для установления величины S_{01} достаточно измерить длину (l_{01}) и диаметр (d_{01}) осевой структуры и рассчитать S_{01} по формуле усеченного конуса (Выгодский, 1965). Для расчета величины $\sum S_2$ вначале необходимо по уравнению (9) рассчитать величину S_2 каждой ветви K_2 , а затем полученные значения суммировать.

Определение величины площади поверхности ветви K_2 можно осуществлять и в результате ее индивидуальной «сборки». S_2 - как сумма площадей поверхностей оси второго порядка (S_{02}) и всех ветвей третьего порядка ($\sum S_3$): $S_2 = S_{02} + \sum S_3$. В таком случае, площадь поверхности каждой ветви третьего порядка (S_3) рассчитывается по уравнению (10).

Заключение. Можно сказать, что для установления величины площади поверхности ветвей первого – третьего порядка *C. corymbosum* достаточно измерить такие легко определяемые морфологические параметры, как длину (l_{0k}) и диаметр (d_{0k}) осевых

структур соответствующего порядка ветвления и воспользоваться регрессионными уравнениями (9) и (10).

Список литературы

- Выгодский М.Я. 1965. Справочник по элементарной математике. М.: Наука. 424 с.
- Мокроносов А.Т. 1981. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука. 195 с.
- Празукин А.В. 2007. Различные приемы описания фитосистем разного уровня организации на примере зеленой водоросли бриопсис (*Bryopsis Lamouroux*) Черного моря // Морской экологический журнал. Т. 6. № 1. С. 66-87.
- Празукин А.В. 2008. Морфофункциональные образы растения (на примере многоклеточных водорослей) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 9. С. 206-218.
- Празукин А.В. 2015. Экологическая фитосистемология. М.: Перо. 375 с.
- Фирсов Ю.К. 1984. Иерархический структурно-функциональный анализ морской многоклеточной водоросли *Cystoseira barbata*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 20 с.
- Хайлов К.М. 1984. Два способа выражения интенсивности фотосинтеза у морских макрофитов в связи с их функциональной морфологией // Биология моря. № 6. С. 36-39.
- Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. 1992. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. Киев: Наукова думка. 280 с.
- Хайлов К.М., Фирсов Ю.К. 1985. Расчет величины ассимиляционной поверхности *Sargassum* на разных уровнях организации // Ботанический журнал Т. 70. № 2. С. 215-221.

MORPHOMETRIC APPROACH IN DEFINING THE SURFACE AREA OF THE THALLUS IN MULTICELLULAR ALGA *CALLITHAMNION CORYMBOSUM* (J. E. SMITH) LYNGB

A.V. Prazukin

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of the Russian Academy of Sciences, Sevastopol

The multicellular alga *Callithamnion corymbosum* was chosen as a model for the estimation of its surface area. Here we present the equations to calculate the surface area (S_2 , cm^2) at the axis (0k) as well as at different

levels of the branching (k). We provide regression equations, defining the relation between surface areas of the second- (S_2) and third-order (S_3) branches to the length of the axial structures of the corresponding orders of the branching (l_{02} , l_{03} , см): $\log S_2 = -0.702 + 1.105 \log l_{02}$; $\log S_3 = -0.728 + 1.564 \log l_{03}$.

Keywords: *Callithamnion corymbosum*, surface area, relative surface area, architectonics, morphometry, thallus, hierarchy, multicellular algae, Black Sea.

Об авторе

ПРАЗУКИН Александр Васильевич – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела функционирования морских экосистем, ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А.О.Ковалевского РАН», 299011, Севастополь, пр-т Нахимова, д. 2, e-mail: prazukin@mail.ru.

Празукин А.В. Морфометрический подход в оценке величины площади поверхности таллома многоклеточной водоросли *Callithamnion corymbosum* (J. E. Smith) Lyngb / А.В. Празукин // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2016. № 4. С. 195-205.