



МОДЕЛЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ АРЕОЛ И ПЛОЩАДЬ ПОВЕРХНОСТИ ПОР, РАСПОЛОЖЕННЫХ НА СТОРКАХ ЦЕНТРИЧНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ИЗ РОДОВ *COSCINODISCUS* ENR. И *THALASSIOSIRA* CL.

АНТОН М. ЛЯХ

Аннотация. Вещественный обмен между микроводорослью и средой происходит через поры на поверхности оболочки. В связи с этим характеристики вещественного потока будут связаны с общей площадью поверхности пор микроводоросли. У центричных диатомовых поры располагаются группами на кремниевых пластинках, покрывающих ареолы створок. Предложена модель, которая имитирует радиальное расположение ареол на створках центричных диатомовых, подсчитывает их количество и на основе этой величины оценивает суммарную площадь всех пор створок. На примере двух видов диатомовых *Coscinodiscus* sp. и *Thalassiosira eccentrica* показано, что поры занимают соответственно 4-8% и 7-14% поверхности створок. Эти величины не зависят от диаметра створок и количества ареол на них, они эквивалентны пористости отдельных ареол этих видов. Предположено, что около 10% поверхности створок участвует в вещественном обмене, а 100% поверхности пропускает солнечный свет, поэтому поток вещества, проходящего через створку, соотносится с потоком энергии (света) в отношении 1:10. Предложено для характеристики продукционных процессов микроводорослей использовать соотношение между общей площадью поверхности оболочки и частью ее поверхности, занятой порами.

Ключевые слова: вещественно-энергетический обмен, оболочка микроводоросли, модель, распределение ареол, функциональная морфология

Институт биологии южных морей НАНУ, пр. Нахимова, 2, Севастополь, АР Крым, Украина; 3d.diatoms@gmail.com

Введение

Одноклеточная водоросль взаимодействует с окружающей средой через клеточную оболочку. Процессы фотосинтеза, дыхания, поглощения биогенов, выделения органических веществ – все виды обмена веществом и энергией связаны с поверхностью оболочки микроводоросли. По этой причине, площадь поверхности оболочки вместе с ее объемом широко используют для анализа характеристик вещественно-энергетического обмена. Между тем, вещество проникает внутрь и наружу микроводоросли не через всю поверхность оболочки, а только через микроскопические поры, пронизывающие ее стенки. Поэтому для правильной оценки характеристик вещественного потока важно знать именно суммарную площадь поверхности пор микроорганизма.

Расчетом площади поверхности пор

оболочек одноклеточных водорослей до настоящего момента никто не занимался, так как такие вычисления трудоемки. Для выполнения расчетов необходимы данные о размерах пор и адекватные математические модели распределения пор по поверхности оболочек микроводорослей различных систематических групп. Наиболее перспективным объектом для проведения подобных расчетов являются диатомовые водоросли, покрытые жестким кремниевым панцирем с регулярной морфологической структурой.

Размеры пор диатомовых встречаются в диагностических описаниях. Их можно определить по снимкам, полученным при помощи СЭМ, ТЭМ и зондовой микроскопии. В связи с интенсификацией исследований различных аспектов использования диатомовых в сфере нанотехнологий, в последнее время больше внимания стали

уделять размерам и функции элементов их панциря (ВУКНТИЯРОВА 2009), в том числе порам и ареолам.

Изучение морфогенеза панциря диатомовых приводит к появлению соответствующих моделей формирования его структурных элементов (PARKINSON *et al.* 1999; BENTLEY *et al.* 2005; HICKS *et al.* 2006; LENOCI & CAMP 2008; WILLIS *et al.* 2010). Все они достаточно сложны и абстрактны, так как преследуют своей целью продемонстрировать процесс формирования элементов структуры створки и панциря. Исключительно математический подход использовал M.S. LONGUET-HIGGINS (2001) для описания регулярного гексагонального размещения ареол на створках диатомовых из рода *Thalassiosira*. Предложенная модель проста и красива, но не всегда верна: при достаточно большом диаметре створки полученные размеры ареол у краев и около центра створки отличаются в несколько раз, тогда как в природе размеры ареол диатомовых более стабильны.

В целом, для проведения упомянутых расчетов наиболее интересны именно центричные диатомовые водоросли, у которых ареолы распределяются по поверхности круглых створок панциря радиальными рядами, образуя гексагональный узор. Такими диатомовыми являются, например, представители родов *Coscinodiscus* и *Thalssiosira*. В работе (LOSIĆ *et al.* 2007) детально исследована морфология ареол двух видов этих родов, приведены размеры ареол и пор, а также дана оценка перфорированности ареол этих видов. Однако, задачу об оценке суммарной площади поверхности всех пор створок панциря авторы работы перед собой не ставили.

В связи с этим, в настоящей работе предложен метод имитации распределения ареол по поверхности створок центричных диатомовых, описана методика оценки и приведены значения суммарной площади поверхности пор диатомовых указанных родов.

Материалы и методы исследований

Материалом для исследований послужили данные о размерах структурных элементов панциря двух видов центричных диатомовых водорослей *Coscinodiscus* sp. и *Thalassiosira eccentrica* (Ehrenberg) Cleve, взятые из работы (LOSIĆ *et al.* 2007). Поверхность створок центричных диатомовых покрыта радиальными рядами ареол – сложно устроенными шестиугольными камерами в кремниевых стенках створок. Каждая ареола содержит несколько десятков пор, через которые осуществляется обмен веществом с окружающей средой. В центре створки находится бесструктурное гиалиновое поле, у разных видов оно имеет различную форму (FRYXELL & ASHWORTH 1988). Для простоты расчетов оно считается круглым. Помимо ареол, на поверхности створок центричных диатомовых расположены другие достаточно малочисленные структурные элементы, которые не учитываются в описанной модели.

В качестве исходных данных модели использованы: диаметр створки, диаметр центрального гиалинового поля, диаметр ареолы, диаметр поры, количество пор на одной ареоле. При помощи модели оценивалось количество ареол, расположенных на створке, суммарная площадь поверхности всех пор и площадь поверхности створки. На основе полученных данных рассчитывалась перфорированность створки – отношение площади всех пор к площади створки. Предполагалось, что у обоих видов поверхность створок плоская. Площадь поверхности створки и одной поры вычислялась по формуле площади круга.

Диаметр пор у обоих видов менялся в диапазоне 35-50 нм (LOSIĆ *et al.* 2007). У *T. eccentrica* поры образуют одну компактную группу из примерно 105 ± 5 пор; у представителей *Coscinodiscus* sp. одна ареола содержит 20 групп пор по 5-7 пор в каждой группе (LOSIĆ *et al.* 2007), что составляет 100-140 пор на ареолу. Диаметр ареол по данным тех же авторов у *Coscinodiscus* sp. равен 1700 ± 170 нм, а у *T. eccentrica* – 1240 ± 40 нм. В расчетах использованы величины 1700

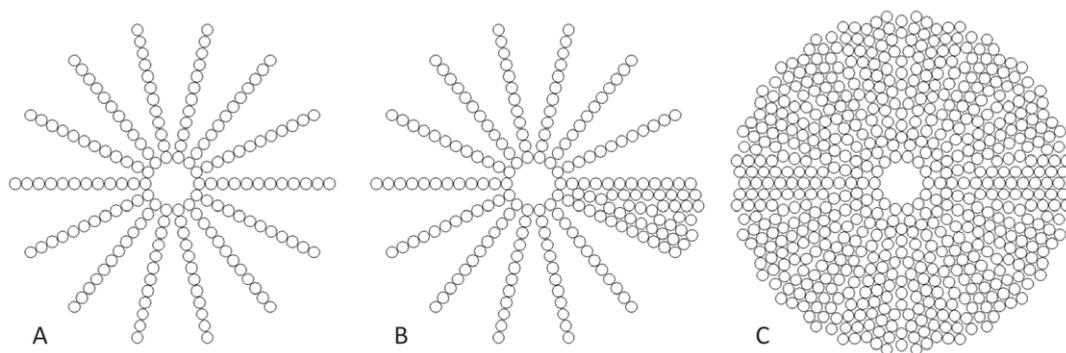


Рис. 1. Заполнение поверхности створки ареолами: **А** – построение радиальных рядов ареол (ребер), которые разделяют створку на одинаковые секторы; **В** – заполнение одного сектора concentрическими рядами ареол заданного размера; **С** – копирование ареол на остальные секторы.

Fig. 1. Filling of a valve area by areolae: **A** – construction of radial rows of areolae that divide valve into equal sectors; **B** – filling of a sector by concentric rows of areolae; **C** – allocation of areolae on other sectors.

нм и 1200 нм соответственно.

Для простоты построений, ареолы имитировались окружностями. Естественные ареолы диатомовых имеют шестиугольную форму, но для решения поставленной задачи – подсчета числа ареол – удобно использовать окружности, тем более, что окружность легко преобразуется в описанный вокруг нее шестиугольник.

На первом этапе моделирования строились радиальные ряды ареол (*ребра*), направленные от центра к краям створки (Рис. 1 А). Исходное число ребер N_r зависело от диаметров ареолы D_{ar} и гиалинового поля D_h :

$$N_r = \text{целая часть от } (2\pi / \theta), \quad (1)$$

$$\theta = 2 \arcsin(D_{ar} / D_{ar} + D_h) \quad (2)$$

Построенные ребра разделяли створку на идентичные секторы, повернутые относительно центра на угол $k \cdot \theta$, $k = 0, \dots, N_r - 1$. Все построения выполнялись только для одного сектора, а затем, при помощи поворотов, они распространялись на остальные. Сектор последовательно, от центра к краям, заполнялся поперечными (concentрическими) рядами ареол так, чтобы ареолы более-менее компактно заполняли пустую поверхность (Рис. 1 Б). Каждая ареола concentрического ряда строилась только

тогда, когда для этого хватало свободного пространства. Построение завершалось, когда ареолы заполняли всю поверхность сектора (Рис. 1 В).

После заполнения створки ареолами, подсчитывалось общее число ареол, которое умножалось на суммарную поверхность пор, расположенных на одной ареоле. Таким способом вычислялась суммарная поверхность всех пор створки. Описанный алгоритм был реализован в виде компьютерной программы, доступной по адресу: <http://3d-microalgae.org/>.

Результаты и их обсуждение

Пример созданной при помощи модели текстуры створки центричной диатомовой водоросли показан на Рис. 2. Здесь все ареолы имеют одинаковый размер. Между ними осталось пустое пространство, в котором можно поместить ареолы меньшего диаметра. Эти ареолы будут окружены пятью соседними. Рядом с ними располагаются ареолы, граничащие с семью соседями. Все остальные ареолы, как и положено, имеют по шесть соседних ареол. Как указывают FRYXELL & ASHWORTH (1988), на створках центричных диатомовых из рода *Coscinodiscus* встречаются ареолы, соприкасающиеся с пятью и семью соседними. Как и в предложенной модели

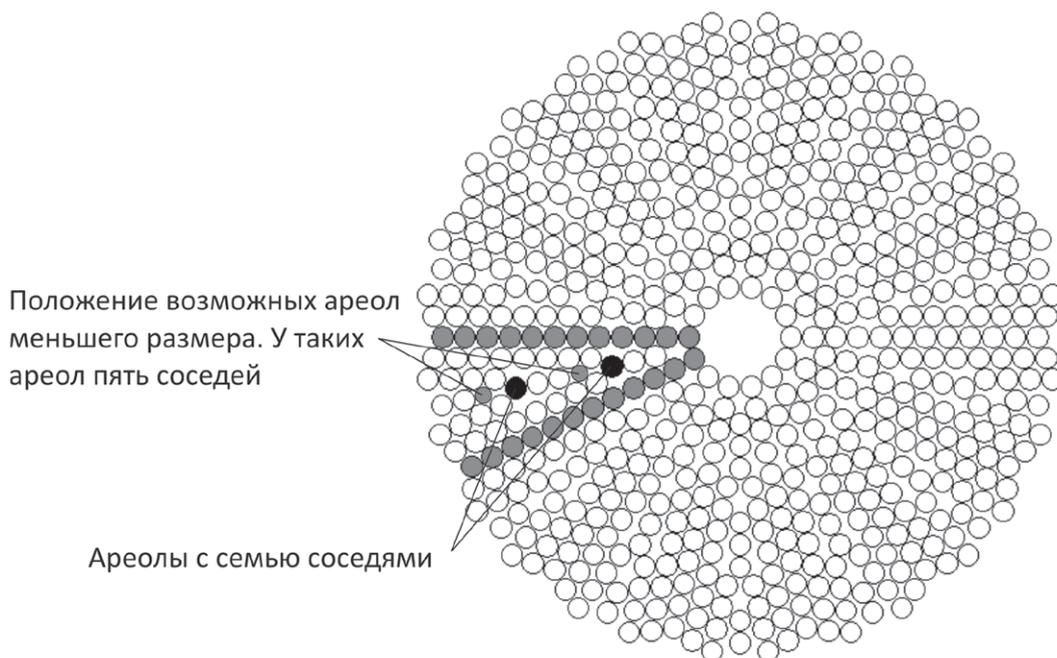


Рис. 2. Имитация распределения ареол по поверхности круглой створки диатомовой водоросли.

Fig. 2. The model of areolae distribution on a surface of circular diatom valve.

они расположены в местах, где происходит раздвоение радиальных рядов ареол. Таким образом, модель правдоподобно имитирует текстуру круглых створок центричных диатомовых водорослей.

Результаты расчетов показывают, что пористость поверхности створок *Coscinodiscus* sp. с большим диаметром ареол составила 4-8%, что оказалось несколько меньше пористости *T. eccentrica* – 7-14%. Полученные величины хорошо согласуются с пористостью отдельных ареол этих же видов: $7,5 \pm 1,5\%$ и $10 \pm 2,5\%$ (Lošic *et al.* 2007). Отсюда следует очевидный вывод о том, что при равномерном заполнении поверхности створки ареолами, ее пористость будет эквивалентна пористости одной ареолы и не будет зависеть от диаметра створки. По-видимому, такую же величину пористости створки будут иметь другие виды центричных диатомовых схожей морфологии.

Биологический смысл полученных результатов состоит в том, что в обменных процессах организма диатомовой

водоросли участвует всего лишь около 10% площади поверхности створки, тогда как вся поверхность створки (100%) используется для фотосинтеза: она влияет на световой поток, проходящий через панцирь. С известной долей условности можно допустить, что вещественный поток, протекающий через поверхность створок, соотносится с энергетическим (световым) потоком в отношении 1:10. Такое соотношение будет справедливым для центричных диатомовых водорослей с ареолами фиксированного размера, равномерно заполняющими всю поверхность створок. Чередование пор и «гладкой» кремниевой поверхности обеспечивает интересные энергетические эффекты: данные структуры начинают работать как фотонные кристаллы (Fuhrmann *et al.* 2004), по сути, оптические фильтры (Noes *et al.* 2008), и как фокусирующие свет дифракционные решетки (De Stefano *et al.* 2007).

Таким образом, при оценке поверхности оболочек одноклеточных водорослей

следует принимать во внимание цель данных расчетов. Так, интенсивность фотосинтеза будет связана именно с общей площадью поверхности клетки, потому что свет улавливается всей поверхностью микроводоросли. Для плавучести организма важно сопротивление формы оболочки погружению, которое пропорционально соотношению общей площади поверхности оболочки и ее объема (АЛЕЕВ 1976). Для характеристики вещественного потока важна именно площадь пор – минимальных отверстий на поверхности оболочки. Так как продукционные процессы одноклеточных водорослей связаны с вещественно-энергетическими потоками, протекающими через поверхность клеточной оболочки, то для их характеристики важно знать соотношение между общей площадью поверхности оболочки и частью ее поверхности, занятой порами.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Анне Жуковой (БГУ, Минск) за помощь при подготовке текста статьи.

Цитируемые источники

АЛЕЕВ Ю.Г. 1976. Нектон. Наук. думка, Киев.

BENTLEY K., COX E.J., BENTLEY P.J. 2005. Nature's batik: a computer evolution model of diatom valve morphogenesis. *J. Nanosc. Nanotech.* **5**: 1–10.

BUKHTIYAROVA L.N. 2009. Frustule functions and functional morphology of Bacillariophyta. *Альгология* **19** (3): 321–331.

DE STEFANO L., REA I., RENDINA I., DE STEFANO M., MORETTI L. 2007. Lensless light focusing with centric marine diatom *Coscinodiscus walesii*. *Opt. Express* **15**: 18082–18088.

FRYXELL G.A., ASHWORTH T.K. 1988. The diatom genus *Coscinodiscus* Ehrenberg: characters having taxonomic value. *Bot. Marina* **31**: 359–374.

FUHRMANN T., LANDWEHR S., EL RHARBI-KUCKI M., SUMPER M. 2004. Diatoms as living photonic crystals. *Applied Physics B* **78**: 257–260.

HICKS Y.A., MARSHALL D., ROSIN P.L., MARTIN R.R., MANN D.G., DROOP S.J.M. 2006. A model of diatom shape and texture for analysis, synthesis and identification. *Mach. Vision Appl.* **17**: 297–307.

LENOCI L., CAMP P.J. 2008. Diatoms structures templated by phase-separated fluids. *Langmuir* **24**: 217–223.

LONGUET-HIGGINS M.S. 2001. Geometrical constraints on the development of a diatom. *J. Theoretical Biology* **210**: 101–105.

LOSIC D., PILLAR R.J., DILGER T., MITCHEL J.G., VOELCKER N.H. 2007. Atomic force microscopy (AFM) characterisation of the porous silica nanostructure of two centric diatoms. *J. Porous Mater.* **14**: 61–69.

NOES J., SUMPER M., VUKUSIC P. 2008. Light manipulation in a marine diatom. *J. Mater. Res.* **23**: 3229–3235.

PARKINSON J., BRECHET Y., GORDON R. 1999. Centric diatom morphogenesis: a model based on a DLA algorithm investigating the potential role of microtubules. *Biochim. Biophys. Acta* **1452**: 89–102.

WILLIS L., PAGE K.M., BROOMHEAD D.S., COX E.J. 2010. Discrete free-boundary reaction-diffusion model of diatom pore occlusion. *Plant Ecol. Evol.* **143** (3): 297–306.

THE MODEL OF AREOLAE DISTRIBUTION AND SURFACE AREA OF PORES LOCATED ON THE VALVES OF CENTRIC DIATOMS *COSCINODISCUS* EHR. AND *THALASSIOSIRA* CL.

ANTON M. LYAKH

Abstract. Chemical substances exchange between microalgae and environment occurs through the pores on the surface of its coat. Therefore, characteristics of substance flow are related to the total area of the pores of microalgae. Pores of centric diatoms are arranged in groups on the siliceous plates that cover the areolae of valves. The mathematical model that simulates the radial areolae arrangement on the valves of centric diatoms and on the basis of estimated number of areolae calculates the total area of the diatom pores is proposed. On the example of two diatom species *Coscinodiscus* sp. and *Thalassiosira eccentrica* it was shown that their pores occupy 4–8% and 7–14% of total valve surface respectively. These

values do not depend on the valve diameter and number of its areolae but are equivalent to the porosity of areolae of these species. It is supposed that about 10% of valve surface takes part in substance exchange and 100% of valve surface absorbs sunlight. Therefore substance flow through the valve is related to the energy flow (sunlight) as 1:10. It is suggested to use the ratio between total area of microalgae surface and area of its pores for the characteristics of microalgae productivity.

Key words: substance-energy exchange, microalgae cover, model, areolae distribution, functional morphology

Institute of Biology of the Southern Seas, 2 Nakhimov av., Sevastopol, Crimea, Ukraine; 3d.diatoms@gmail.com