На правах рукописи

КЛИНДУХ Мария Петровна

Свободные аминокислоты *Fucus vesiculosus* L. Баренцева моря и их динамика под влиянием факторов внешней среды

1.5.16 – Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Севастополь – 2026

Работа выполнена в лаборатории альгологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Мурманский морской биологический институт Российской академии наук» (ММБИ РАН), г. Мурманск

Научный руководитель:
Рыжик Инна Валериевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории альгологии ММБИ РАН, г. Мурманск

Официальные оппоненты:
Курашов Евгений Александрович – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории высшей водной растительности федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук» (ИБВВ РАН), п. Борок, Ярославская область
Тараховская Елена Ролановна – кандидат биологических наук, доцент кафедры «Физиология и биохимия растений» биологического факультета федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» (СПбГУ), г. Санкт-Петербург

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук (ННЦМБ ДВО РАН), г. Владивосток.

Защита диссертации состоится «14» января 2027 года в 14:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.221.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральном исследовательском центре «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», по адресу: 299011, РФ, г. Севастополь, проспект Нахимова, 2. E-mail: dissovet@ibss-ras.ru

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ФИЦ ИнБЮМ по адресу: 299011, РФ, г. Севастополь, проспект Нахимова, 2, или на сайте: https://ibss-ras.ru/science/dissertation-council-24-1-221-01/announcement/3495/
Автореферат разослан «_ _»___ __ _____20___г.

Учёный секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук  Поспелова Наталья Валериевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования и степень её разработанности

Значительную часть побережья Баренцева моря занимает приливно-отливная зона (литораль). Особенностью абиотических факторов литорали является их циклическая изменчивость, связанная с влиянием приливно-отливных циклов, что создаёт для обитающих здесь организмов уникальную комбинацию внешних факторов со сменой среды обитания с водной на воздушную и обратно. Приливно-отливной цикл имеет несколько ритмов: полусуточный (12,5 ч) и синодический (29,5 сут). Поэтому возможность существования организмов на литорали должна быть связана с генетически закрепленными адаптивными механизмами, определяющими сложную систему регуляции их метаболизма. Биохимическая или регуляторная пластичность у растений приливно-отливной зоны рассматривается как индуцированная метаболическая реакция на изменения условий окружающей среды (Ievinsh, 2006).

К приспособлениям, которые обеспечивают возможность произрастания фототрофов в приливно-отливной зоне, можно отнести изменение направленности физиологических процессов (переход с углеводного на белковый обмен), изменение типа фотосинтеза (чередование CAM – C3-типа), активацию антиоксидантной системы, синтез/деградацию веществ, выполняющих сигнальную, регулирующую и другие функции.

На побережье Баренцева моря одними из основных продуцентов – фотоавтотрофных организмов, занимающих зону литорали, являются водоросли-макрофиты. *Fucus vesiculosus* Linnaeus 1753 является наиболее массовым видом бурых водорослей, широко распространённым вдоль побережья Северной Атлантики и Баренцева моря, одним из главных фитоценозообразующих видов (Блинова, 2007; Малавенда и др., 2015; Guiry, Guiry, 2022).

Произрастая в приливно-отливной зоне, *F. vesiculosus* обладает комплексом физиологических и биохимических реакций, которые позволяют ему своевременно реагировать на изменения условий обитания, в частности на осушение/затопление, изменение уровня инсоляции, температуры среды, солёности и другие факторы, значительно меняющиеся в процессе приливно-отливного цикла. Реакции формируются на клеточном и организменном уровне и запускаются в ответ на изменение силы воздействия какого-либо фактора, позволяя поддерживать гомеостаз на постоянном уровне (Воскобойников и др., 2015).

В формировании ответной реакции организма на изменение факторов среды принимают участие ферментные и неферментные системы, различные органические соединения, клеточные метаболиты и их комплексы. Одними из таких веществ являются свободные аминокислоты (САК), выполняющие в клетках разнообразные функции: от непосредственного участия в синтетических процессах до участия в адаптационных перестройках в качестве антиоксидантов, осмолитов, криопротекторов, транспортировщиков и др. (Кузнецов, 2005; Sharma, Dietz, 2006; Kovacik *et al.*, 2010; Coruzzi *et al.*, 2015). Концентрация САК отражает не только интенсивность метаболических процессов в клетках, но и даёт информацию о взаимодействии организма с внешней средой (Kakinuma *et al.*, 2006; Rani, 2007; Wang *et al.*, 2007; Kumar *et al.*, 2010; Angell *et al.*, 2014).

Работы по исследованию качественного состава и концентрации САК у *F. vesiculosus*, как и у многих видов макроводорослей, по большей части носят прикладной характер, и связаны с использованием водорослей в качестве пищевых объектов и исследованием влияния САК на организм человека (Кадникова и др., 2012; Maehre *et al.*, 2014; Peinado *et al.*, 2014; Tabakaeva, Tabakaev, 2016; Vieira *et al.*, 2018), тогда как роль САК в метаболизме самих водорослей рассматривается в значительно меньшей степени (Naldi, Wheeler, 1999; Angell *et al.*, 2014; Birkemeyer *et al.*, 2019). Однако исследования роли САК важно для понимания механизмов адаптационных процессов водорослей, особенно в условиях меняющейся среды. Исследование биохимических изменений, которые происходят во время различных фаз приливно-отливного цикла, помогут объяснить внутренние особенности и закономерности, благодаря которым разные виды водорослей-макрофитов распределены по зонам литорали.

Цель работы: выявить участие свободных аминокислот *F. vesiculosus* Баренцева моря в формировании ответных реакций организма на изменения факторов среды.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Проанализировать качественный состав и концентрацию САК *F. vesiculosus* и сравнить с родственными видами (*F. serratus* и *F. distichus*).
2. Выявить суточную динамику качественного состава и концентрации САК *F. vesiculosus* и факторы её определяющие.
3. Проанализировать динамику качественного состава и концентрации САК *F. vesiculosus* в течение года и их перераспределение по частям таллома.

4. Определить влияние температуры и солёности воды на качественный состав и концентрацию САК *F. vesiculosus* в естественных и экспериментальных условиях.

Научная новизна. Впервые для *F. vesiculosus* Баренцева моря выявлена суточная динамика качественного состава и концентрации САК в летний период (полярный день) и показано влияние на неё приливно-отливного цикла, температуры, солёности.

Впервые для *F. vesiculosus* Баренцева моря определён качественный состав и концентрация САК в разных участках таллома, показано перераспределение аминокислот по таллому в зависимости от сезона года и фазы развития организма (покой, активация роста, рост, накопление запасных веществ). На основании совокупного анализа динамики САК и изменений других физиологических показателей (скорость роста, метаболическая активность клеток, интенсивность фотосинтеза/дыхания) можно определить время наступления/смены фаз развития у *F. vesiculosus*.

Показано, что на концентрацию, соотношение и распределение САК по таллому *F. vesiculosus* оказывают влияние температура и солёность окружающей среды. Характер и степень влияния зависят от фазы развития водоросли. Накопление пролина в осенний период связано с наличием эндогенной регуляции метаболических процессов, направленных на подготовку водорослей к зимнему периоду.

Теоретическая значимость. Полученные результаты дополняют современные сведения о биохимическом составе макроводорослей, свидетельствуют о лабильности пула САК у *F. vesiculosus*, участии САК в формировании ответного отклика водорослей на изменение факторов внешней среды, что может быть использовано для выявления общих и частных закономерностей приспособительных реакций растений, а также механизмов адаптации, определяющих географическое распространение макроводорослей.

Практическая значимость. Данные о концентрации и соотношении САК у *F. vesiculosus* могут использоваться для диагностики состояния водорослей, при оценке состояния окружающей среды, а также при разработке технологий интенсивной аквакультуры водорослей для получения сырья с заданными свойствами. Полученные данные могут быть включены в учебные материалы и циклы лекций по альгологии, биохимии и экологической физиологии растений.

Методология и методы исследования. В качестве теоретико-методологической базы были использованы труды российских и зарубежных учёных, посвящённые

влиянию внешних факторов на водоросли-макрофиты, проблемам их культивирования, исследованию биологически активных компонентов водорослей и их применению в качестве пищевых добавок. Авторами данных работ являются Барашков Г.К., Подкорытова А.В., Макаров М.В., Шошина Е.В., Воскобойников Г.М., Репина О.И., Birkemeyer C., Diouris M., Dittami S.M., Gómez I., Wiencke C., Gupta V., Impellizzeri G., Khaleafa A.F., Mohsen A.F., Kumar M., Munda I., Nygård C.A., Dring M.J., Srivastava L.M., Schmitz K., Lüning K. и др.

При решении поставленных задач были применены общенаучные (анализ литературных данных, индуктивный и дедуктивный методы, наблюдение, эксперимент, статистический анализ) и физико-химические методы исследования (высокоэффективная жидкостная хроматография, ионообменная хроматография, капиллярный электрофорез, спектрофотометрический и гравиметрический методы). Для статистического анализа данных были использованы программы Microsoft Excel 2010 и NCSS 11 Statistical Software.

Положения, выносимые на защиту:

1. Для САК у *Fucus vesiculosus* Баренцева моря характерна суточная динамика, связанная с приливно-отливным циклом.
2. Качественный состав и концентрация САК у *Fucus vesiculosus* Баренцева моря, соотношение аминокислот и их распределение по таллому имеют сезонную динамику, связанную с факторами среды и фазой развития водорослей.
3. Анализ сезонной динамики и распределения САК по таллому позволяет определить временные границы 4 фаз развития *F. vesiculosus* в течение года: покой, активация роста, рост, накопление запасных веществ. Переход в фазу роста у *F. vesiculosus* зависит от действующих температур весной.
4. САК участвуют в формировании ответных реакций *F. vesiculosus* к изменению температуры среды, солёности морской воды и осушению в период приливно-отливного цикла.

Достоверность результатов исследования обеспечивается использованием традиционных и современных апробированных методов исследования, статистической обработкой полученных данных, прохождением процедуры рецензирования при опубликовании материалов диссертации, обсуждении полученных результатов на российских и международных конференциях.

Апробация результатов. Материалы диссертации были представлены в статьях и обсуждались на российских и международных конференциях.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ, в том числе 4 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК, 2 статьи в международных журналах, входящих в базы данных рецензируемой научной литературы Web of Science и Scopus, и 7 публикаций в сборниках материалов и тезисов международных и российских конференций. В статьях, опубликованных в соавторстве, вклад соискателя состоит в разработке исследования, сборе образцов, получении данных, обсуждении и написании текста. Права соавторов публикаций не нарушены.

Связь с плановыми и научными программами. Работы, выполненные и представленные в диссертации, проводились в рамках государственного задания по темам НИР ФГБУН ММБИ РАН.

Личный вклад соискателя. Автором выполнен анализ литературных данных, подготовка, обработка и лабораторные исследования материала, анализ и обобщение полученных результатов. Соискатель принимал активное участие в сборе материала, планировании и проведении экспериментальных работ. Написание текста диссертации осуществлялось лично автором с учётом редакторской правки научного руководителя.

Структура и объём работы. Диссертационная работа включает введение, 3 главы, заключение, выводы, список литературы и приложение. Общий объём работы составляет 190 страниц. В тексте содержится 28 рисунков и 22 таблицы. Библиографический список представлен 229 источниками, из которых 155 опубликованы в иностранных изданиях.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю к.б.н. И.В. Рыжик, д.б.н. М.В. Макарову, д.б.н. Г.М. Воскобойникову, к.б.н. М.Ю. Меньшаковой, к.б.н. М.М. Куклиной, д.фарм.н. Е.Д. Облучинской.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обоснована актуальность исследования, сформулированы цели и задачи, описана научная новизна, изложена практическая и теоретическая значимость, сформулированы положения, выносимые на защиту, указаны сведения о степени достоверности и апробации полученных результатов.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Представлена информация об объектах исследования и специфике среды их обитания, о понятии, видах и механизмах адаптации водорослей к изменению различных факторов среды, о составе пула САК водорослей, их роли и функциях, в том числе в качестве адаптогенов к неблагоприятным условиям среды. Показаны различия в

концентрации САК у разных видов водорослей, представлена их роль и функции, описано распределение САК по таллому водорослей со сложным морфо-анатомическим строением слоевища, представлены данные о влиянии абиотических факторов среды (интенсивность и продолжительность освещения, температура, солёность) на концентрацию САК литоральных и сублиторальных водорослей. Рассмотрена сезонная и суточная динамика САК водорослей, а также связь концентрации САК с фазами жизненного цикла водорослей.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представлены данные о гидролого-гидрохимической характеристике мест отбора проб, сведения о выполненных в рамках научной работы исследованиях и дано описание используемых методов.

Объектами исследования являлись бурые водоросли рода Fucus: *Fucus vesiculosus* Linnaeus 1753, *Fucus distichus* Linnaeus 1767, *Fucus serratus* Linnaeus 1753.

Работа состояла из двух частей: исследование водорослей из природных популяций и экспериментальные работы по выявлению влияния температуры и солёности на качественный состав и концентрацию САК *F. vesiculosus.*

При проведении **натурных наблюдений** измеряли показатели факторов внешней среды. **Интенсивность освещения** (фотосинтетически активная радиация, ФАР) определяли фотометромом LI-185A (LI-COR, Lambda Inst., США). **Приливно-отливной цикл (ПОЦ)** определяли по таблицам приливов-отливов, рассчитанным в программе WXTide 32 version 4.7 (Michael Hopper, США) для конкретного района на дату отбора проб. **Температуру воды и воздуха** на месте сбора водорослей определяли с помощью ртутного термометра (модель ТЛ–4, Россия, ТУ 25-2021.003-88). **Солёность морской воды** определяли с помощью цифрового рефрактометра Milwaukee MA886 (Milwaukee Electronics, США) с автоматической температурной компенсацией.

Исследование **качественного состава и концентрации САК у *F. vesiculosus* и родственных видов (*F. distichus* и *F. serratus*)** проводили на водорослях, собранных в конце июля 2014 в литоральной зоне губы Оскара Баренцева моря. САК определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) в средней части таллома. **Качественный состав и концентрацию САК в разных участках таллома *F. vesiculosus*** исследовали в четырёх участках таллома (апикальные части, средние части, стволики и рецептакулы) водорослей, собранных раз в сезон (апрель, июль, октябрь и декабрь) в 2016 г. в районе Абрам-мыса Кольского залива Баренцева моря. САК определяли методом капиллярного электрофореза. Для оценки **суточных**

изменений отбор материала осуществляли в период полярного дня (14–15 июля 2020 г., в течение 26 часов). Использовали апикальные части таллома. САК определяли методом капиллярного электрофореза. **Для определения сезонных изменений** САК сбор материала осуществляли ежемесячно, в дневной период (с 10 часов до 12 часов утра) в одну и ту же фазу отлива в течение 2016 г. САК определяли методом ВЭЖХ в средней части таллома. **Влияние температуры и солёности** проводили на материале, собранном в апреле 2014 и 2016 годов, в различных губах и заливах Мурманского побережья Баренцева моря. САК определяли методом ВЭЖХ в рецептакулах, апикальных участках и средней части таллома.

Экспериментальные исследования проводили в термостатируемом помещении. Температура и интенсивность освещения зависели от условий эксперимента. Растения предварительно акклимировали к условиям лаборатории.

Влияние отрицательных температур на концентрацию пролина у *F. vesiculosus* исследовали в период с 7 октября по 10 ноября 2010 г. В ходе эксперимента имитировали приливно-отливной цикл, в течение которого изменяли температуру. Контрольные растения переносили на 4 часа в воздушную среду с температурой от 8 °С до 11 °С, экспериментальные – на 4 часа с поэтапным изменением температуры: 3 часа при температуре от минус 11 °С до минус 12 °С, а затем на 1 час при температуре от 3 °С до 5 °С. Длительность эксперимента составила 24 дня. В конце эксперимента для сравнения была измерена концентрация пролина у водорослей из природы. Определение концентрации свободного пролина проводили спектрофотометрическим методом Байтса.

Определение влияние опреснения на качественный состав и концентрацию САК в апикальной части таллома *F. vesiculosus* проводили в августе 2018 года. Водоросли помещали в термостатируемое помещение в аквариумы с водой различной солёности: 33 ‰ (контроль), 20 ‰ и 10 ‰. Температура воды и воздуха составляла от 8 °С до 10 °С. Длительность эксперимента составила 14 суток. Определение качественного состава и концентрации САК проводили методом капиллярного электрофореза.

Методы измерений. Извлечение САК производили из свежих (не позднее чем через 3 ч после сбора) или фиксированных жидким азотом водорослей. Для исследования брали разные части таллома (в зависимости от задач) от 6 растений длиной 25–40 см. Участки талломов измельчали и из общей массы для исследований брали среднюю пробу (ГОСТ 33331-2015, 2016) в трёх-четырёх повторностях.

САК экстрагировали из пробы горячим (60–70 °С) 70 % этанолом. Полученные экстракты очищали методом ионообменной хроматографии с применением катионита КУ–2–8 (Методы…, 1975). Очищенные экстракты анализировали методом **высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ)** (Shimadzu LC-20AD Prominence, Shimadzu, Япония) (Руденко и др., 2010; Захарова и др., 2012) или **капиллярного электрофореза** (Капель-105М, Люмекс, Россия) (Методика…, 2014; Klindukh *et al.*, 2022). Определение концентрации пролина осуществляли **спектрофотометрическим методом Байтса** (Bates *et al.*, 1973) на спектрофотометре ПЭ-5300ВИ (Экрос, Россия) при длине волны 520 нм. Данные представлены в виде мг аминокислоты на г сухой массы водорослей. **Определение массовой доли сухого вещества** в водорослях проводили гравиметрическим методом (ГОСТ 33331 – 2015, 2016).

Статистическая обработка и анализ данных. Биохимические измерения проводили не менее чем в трёхкратной биологической повторности. Проверку на нормальность распределения полученных данных осуществляли с использованием критерия Шапиро-Уилка ($\alpha = 0{,}05$). В большинстве случаев распределение данных не соответствовало закону нормального распределения, поэтому для анализа данных применяли непараметрические методы статистического анализа для независимых переменных (Ивантер, Коросов, 2003). Статистическую достоверность различий оценивали при помощи критерия Манна-Уитни ($p < 0{,}05$). Для определения влияния факторов внешней среды на концентрацию САК у водорослей, а также при сравнении пула САК *F. vesiculosus*, *F. distichus* и *F. serratus*, применяли критерий Краскела-Уоллиса ($\alpha = 0{,}05$). При выявлении значимого влияния определяли наличие зависимости между концентрацией САК и абиотическими факторами с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена ($p < 0{,}05$). Для оценки качественной характеристики силы связи между показателями применяли шкалу Чеддока (Шихалев, 2015). Обработку данных осуществляли в программах Microsoft Excel 2010 (Microsoft Corporation, California, USA, 2010) и NCSS 11 Statistical Software (NCSS, LLC, Kaysville, Utah, USA, 2016). Данные на рисунках и в таблицах представлены в виде медианы измеряемых параметров.

ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Качественный состав и концентрация САК у *Fucus vesiculosus* и родственных видов фукусовых водорослей (*F. distichus* и *F. serratus*) Баренцева моря

Качественный состав пула САК бурых водорослей *F. vesiculosus, F. distichus* и *F. serratus* оказался одинаков, было выявлено 20 САК. Для всех водорослей было характерно преобладание 5–6 аминокислот (в основном аланин, глутаминовая кислота, фенилаланин и серин), относительное содержание остальных не превышало 5 % от суммы САК. По качественному составу САК исследованные виды не отличались от бурых водорослей, произрастающих в других регионах (Клочкова, Березовская, 1997; Dawczynski *et al.,* 2007; Tabakaeva, Tabakaev, 2016; Vieira *et al*., 2018).

Сравнение видов на основании критерия Краскела-Уоллиса показало, что концентрация практически всех САК является видоспецифичным биохимическим показателем. Только концентрации цистина с цистеином и фенилаланина у исследуемых фукусов оказались близкими и значимо не отличались. Суммарная концентрация САК у *F. vesiculosus* и *F. serratus* была одинаковая, а у *F. distichus* оказалась ниже в 1,4–1,5 раза. У *F. vesiculosus* обнаружена более высокая концентрация аспарагиновой кислоты, аргинина, глутаминовой кислоты и суммы полярных гидрофильных аминокислот по сравнению с другими видами фукусов.

Ранее было показано, что полярные гидрофильные аминокислоты увеличивают растворимость пептидов и белков в водных растворах (Якубке, Ешкайт, 1985) и, вероятно, могут участвовать в сохранении структуры и функций белков при длительном осушении водорослей во время отлива. По относительному содержанию данной группы САК исследуемые водоросли располагаются в порядке: *F. vesiculosus* > *F. distichus* > *F. serratus*, что соответствует их устойчивости к осушению (Beer, Kautsky, 1992; Андреев и др., 2012; Ryzhik *et al.,* 2021). Высокое относительное содержание гидрофильных полярных САК у *F. vesiculosus* может являться одной из приспособительных реакций организма к длительному осушению в период отлива и влиять на возможность его произрастания в верхнем горизонте литорали.

3.2 Распределение САК по таллому *F. vesiculosus*

В летний период определяли качественный состав и концентрацию САК в 4-х функционально отличающихся частях таллома *F. vesiculosus:* апикальных и средних участках, стволике и рецептакулах. Качественный состав пула САК во всех участках таллома не отличался и был представлен 20 аминокислотами. Доминировали

глутаминовая и аспарагиновая кислоты, аланин, пролин и фенилаланин. Рассчитанные значения критерия Краскела-Уоллиса показали значимые отличия участков таллома *F. vesiculosus* между собой по концентрации САК. В летний период в апикальных участках суммарная концентрация САК была наибольшая и составляла 18,485 мг·г$^{-1}$ сухой массы водорослей, в рецептакулах содержалось в 1,9 раза меньше САК, в средней части – в 3 раза меньше, а в стволиках – в 6 раз меньше. Пролин оказался единственной САК, которая в апексах содержалась в наименьшей концентрации, по сравнению с остальными участками таллома.

Выявленные различия связаны с разными физиологическими функциями участков таллома, а также с транспортом и перераспределением САК между участками (см. глава 3.5). Наибольшая концентрация САК в апикальной части таллома определяется их транспортом из средней части. Средняя часть слоевища является наиболее развитой по площади и размерам, в ней происходит синтез большей части ассимилятов, которые затем перераспределяются в остальные части таллома. Также средняя часть таллома может выступать в качестве временного хранилища аминокислот как строительных компонентов и/или источника азота для роста. В рецептакулах САК могут использоваться не только в качестве строительных соединений для формирования и созревания гамет, но и способствуют успешному оплодотворению и формированию зигот, быстрому росту проростков фукуса. В стволиках концентрация САК минимальна, так как основная функция данного участка таллома – опорная.

3.3 Суточные изменения качественного состава и концентрации САК у *F. vesiculosus* в период полярного дня

Исследование суточной динамики САК у *F. vesiculosus* проводили на апикальных участках таллома. В летний период скорость роста водорослей высокая, в апикальных участках активно протекают метаболические процессы, связанные с делением и ростом клеток, и здесь заметнее всего проявляется реакция водорослей на изменения внешних факторов среды.

В течение суток качественный состав САК не менялся, хотя относительное содержание отдельных аминокислот изменялось в достаточно широких пределах. Было определено наличие 18 САК (концентрации триптофана, цистина с цистеином и гидроксипролина были ниже предела чувствительности метода). В наибольшем количестве содержались глутаминовая и аспарагиновая кислоты, аланин и фенилаланин.

Изменения концентрации САК в течение суток имели периодический характер: при осушении в отлив концентрация большинства САК увеличивалась, при нахождении

в воде во время прилива - снижалась до минимальных значений. Разница в концентрациях отдельных САК в течение приливно-отливного цикла составила от 1,5 до 3 раз. Суммарная концентрация САК в течение суток колебалась от 2,429 до 6,364 мг·г$^{-1}$ сухой массы. Динамика гидрофильных полярных аминокислот была аналогична изменению суммы САК (рисунок 1).

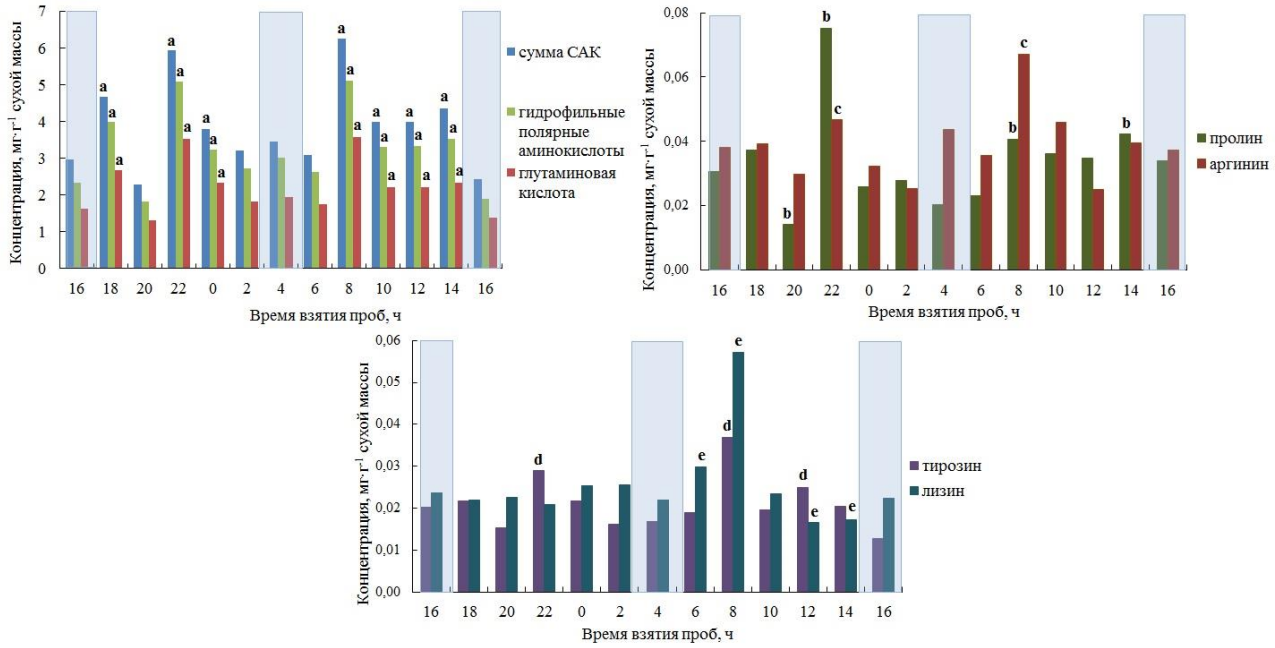


Рисунок 1 – Изменение концентрации суммы и отдельных САК в течение суток у *F. vesiculosus.* Данные представлены в виде медианы. Прямоугольниками отмечены периоды нахождения водорослей в воде. Значимо отличающиеся концентрации суммы САК (a), гидрофильных полярных аминокислот (a), глутаминовой кислоты (a), пролина (b), аргинина (c), тирозина (d), лизина (e) у водорослей при осушении от концентраций у водорослей в воде

Изменения концентрации САК, скорее всего, связаны с переходом водорослей из водной среды в воздушную и обратно. В результате смены условий у водорослей меняется направленность метаболических процессов: в водной среде происходит синтез и накопление углеводов, в воздушной - соединений с аминогруппой (Gupta, Kushwaha, 2017). Увеличение концентрации аспарагиновой и глутаминовой кислот у *F. vesiculosus* в период отлива может говорить о процессах запасания азота через синтез оксалоацетата и α-кетоглутарата и усилении энергетического обмена. Можно отметить повышение в период осушения серина, что свидетельствует об активации гликолатного цикла и высвобождении молекул углекислого газа, которые могут использоваться для фотосинтеза в условиях осушения, изменяя характер течения углеводного обмена (Lobban *et al.*, 1985). Большие концентрации аминокислот, которые синтезируются в

процессе цикла трикарбоновых кислот (ЦТК) (аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота, пролин и др.), а также из пирувата (аланин), указывают на высокий уровень энергетического обмена. Накопление фенилаланина в период осушения водорослей свидетельствует об активации шикиматного цикла. Пусковым механизмом к переключению является повышение уровня активных форм кислорода, которые выступают как сигнальные молекулы, запускающие адаптивные преобразования (Kumar *et al.*, 2011; López-Cristoffanini *et al.*, 2015; Gupta, Kushwaha, 2017).

Рассчитанные критерии Краскела-Уоллиса показали, что факторы внешней среды (температура, интенсивность освещения, уровень морской воды) оказывали значимое влияние на концентрацию практически всех САК. При этом коэффициенты ранговой корреляции Спирмена были низкими, что указывает на отсутствие монотонных зависимостей между концентрациями САК и факторами среды, вероятно, вследствие совместного воздействия последних. Только для аланина была получена заметная корреляционная связь с температурой среды ($\rho = 0,53$) и уровнем ФАР ($\rho = 0,58$).

Изменение концентрации САК в течение приливно-отливного цикла является одной из ответных реакций *F. vesiculosus*, позволяющих водорослям произрастать в условиях литоральной зоны.

3.4 Сезонные изменения качественного состава и концентрации САК у *F. vesiculosus*

Сезонные изменения САК исследовали в средней, физиологически активной части таллома *F. vesiculosus*. Пробы ежемесячно собирали из одного места произрастания (район Абрам-мыса, Кольский залив) с января по декабрь 2016 г.

В талломах *F. vesiculosus* было выявлено 20 САК. Основная часть пула САК была представлена глутаминовой и аспарагиновой кислотами, аланином и пролином. Смены доминирующих аминокислот в составе пула САК в течение года не происходило. Суммарная концентрация САК изменялась в 4,6 раза с минимумом в январе и максимумом в июне (рисунок 2). Колебания САК у *F. vesiculosus* в течение года связаны с изменением концентрации доминирующих аминокислот. У бурой водоросли *F. vesiculosus* данные аминокислоты выступают в качестве одной из резервных форм органического азота, а также в качестве его транспортных форм при распределении по таллому.

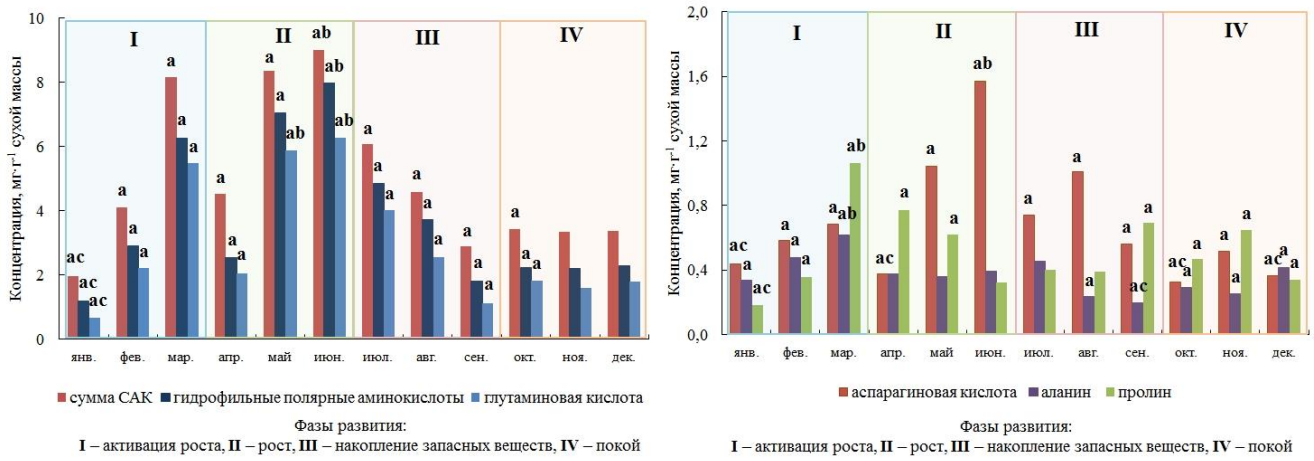


Рисунок 2 – Динамика доминирующих САК и суммы САК в средней части таллома *F. vesiculosus* в течение года. Данные представлены в виде медианы. a –значимо отличающиеся концентрации аминокислот и их групп у водорослей от соседних значений, b –наибольшие концентрации аминокислот за год, c – наименьшие концентрации в течение года

На основании комплексного анализа динамики САК и ряда других физиологических показателей водорослей (скорость роста, метаболическая активность клеток, интенсивность фотосинтеза/дыхания (литературные данные)) были скорректированы фазы развития *F. vesiculosus* и выделены следующие: фаза покоя, фаза активации роста, фаза роста и фаза накопления запасных веществ.

Каждой из фаз развития присуща характерная тенденция изменения концентрации САК. В зимне-весенний период (январь-март) концентрация глутаминовой и аспарагиновой кислот, аланина и пролина у *F. vesiculosus* постепенно увеличивалась, что может быть связано с подготовкой к началу роста. Данный период можно обозначить как фаза активации роста у фукуса. С марта по июнь у *F. vesiculosus* длится фаза роста: происходили изменения в соотношениях и концентрациях САК, связанные с их перераспределением между участками таллома; концентрации аминокислот увеличивались, достигая максимальных для года значений. В апреле наблюдали снижение САК, что связано с оттоком аминокислот из средней части таллома к апикальным участкам. С июля по сентябрь фукус находится в фазе накопления запасных веществ. В этот период концентрации доминирующих аминокислот снижались, за исключением пролина, количество которого немного повышалось (рисунок 2). Скорее всего, что в фазу накопления запасных веществ у *F. vesiculosus* происходит замедление синтеза САК и белков, что может быть связано с переключением на синтез и накопление запасных углеводов. В осенне-зимний период года (сентябрь-январь) *F. vesiculosus* находится в фазе покоя, и концентрация САК низкая, что, скорее всего, связано с отсутствием необходимости в САК, поскольку в этот

период интенсивность метаболизма водорослей значительно снижена. Фазы, выделенные на основании различий в концентрации САК, совпадают с ранее проведёнными исследованиями сезонных изменений метаболической активности *F. vesiculosus* (Ryzhik, 2016).

В разные сезоны года происходит изменение соотношения пластического и энергетического обмена. В зимний период будет усиливаться роль энергетического обмена за счёт расщепления полисахаридов и вовлечения продуктов их распада в ЦТК, так как активность фотосинтетических процессов снижена (цикл Кальвина). Весной и летом будет усиливаться пластический обмен за счёт активации цикла Кальвина и ЦТК (за счёт синтеза предшественников ароматических аминокислот и семейств глутаминовой и аспарагиновой кислот соответственно).

На концентрацию САК у *F. vesiculosus* оказывала влияние не только общая направленность метаболических процессов в определённую фазу развития, но и условия среды, которые регулируют наступление той или иной фазы. Согласно рассчитанным критериям Краскела-Уоллиса значимое влияние на САК в талломах фукусов оказывали солёность воды и температура среды. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена показали наличие положительной зависимости между температурой воздуха и концентрацией глутаминовой кислоты, аспарагиновой кислоты, аргинина, валина, глицина, изолейцина, метионина и гидрофильных полярных аминокислот, а также выявили отрицательную зависимость между солёностью морской воды и концентрацией глутаминовой кислоты, аспарагиновой кислоты, аргинина, валина, гидроксипролина и гидрофильных полярных аминокислот. Суммарная концентрация САК также находилась в положительной зависимости от температуры воздуха и отрицательной зависимости от солёности воды.

3.5 Распределение САК по таллому *F. vesiculosus* в разные сезоны года

Исследование проводили на водорослях, собранных в разные сезоны 2016 года из одного места произрастания (район Абрам-мыса, Кольский залив). Сравнивали качественный состав и концентрацию САК в 4 участках таллома: апикальных частях, средней (основной) части, стволиках и рецептакулах.

По качественному составу САК разные участки таллома фукуса, кроме стволика, не отличались между собой. Пул САК был представлен 18 аминокислотами, преобладали глутаминовая и аспарагиновая кислоты, аланин, пролин и фенилаланин.

Максимальная концентрация, как большинства аминокислот, так и их суммы во всех участка таллома была характерна для весеннего и летнего периодов. В рецептакулах концентрация САК повышалась по мере развития и созревания гамет,

достигая максимума летом. Различия между участками таллома по концентрации САК были наибольшими зимой, наименьшими – весной (рисунок 3). Это может быть связано не столько с различиями в скорости синтеза и использования аминокислот в пределах одного участка таллома, сколько с перераспределением аминокислот между участками. Наименьшие колебания в концентрации отдельных САК и их суммы были определены для средней части таллома. Концентрация и перераспределение САК между участками таллома *F. vesiculosus* зависели от внешних условий среды, а также от фазы развития водоросли (направленности метаболических процессов).

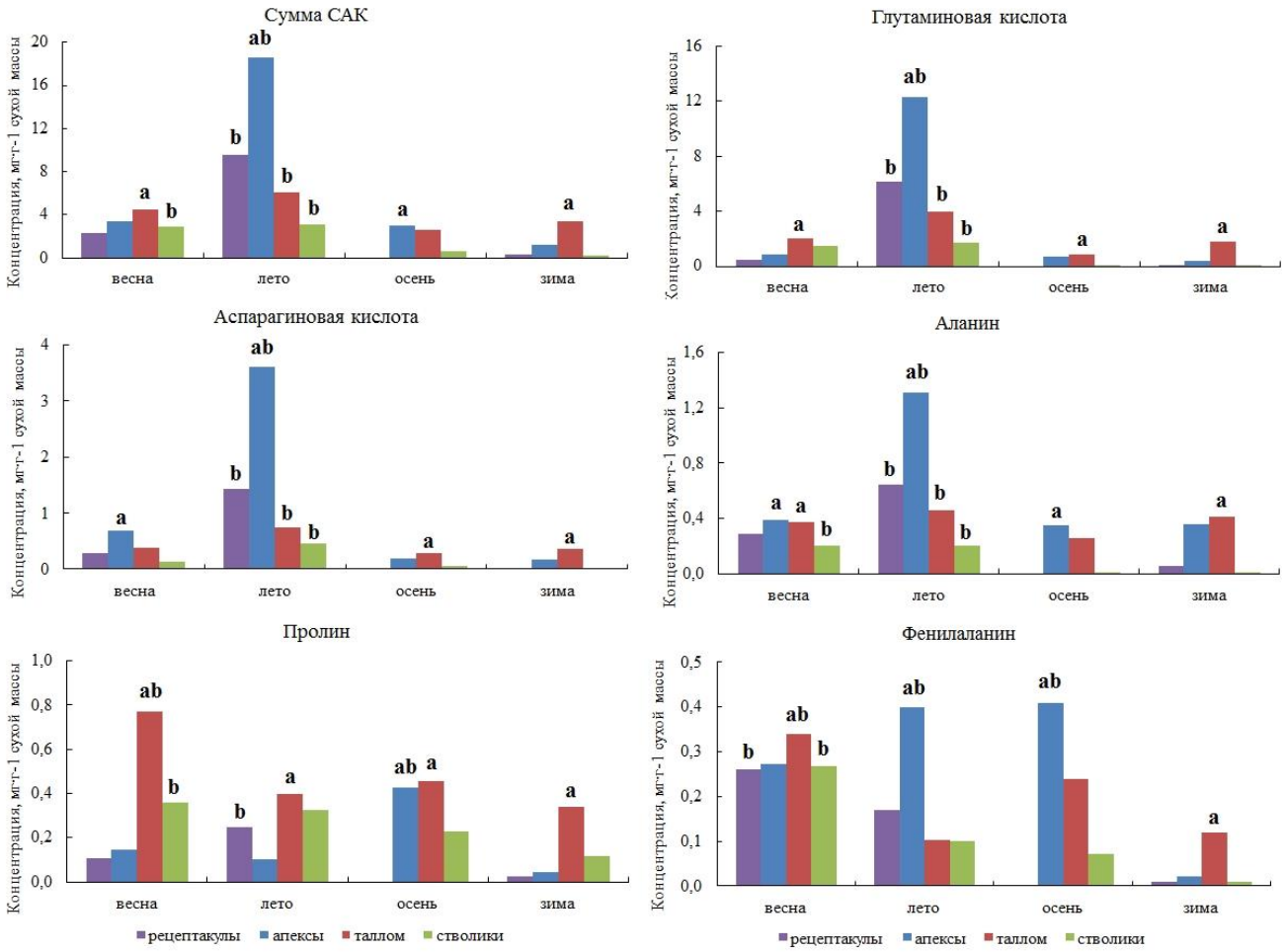


Рисунок 3 – Концентрация доминирующих САК и их суммы в различных участках таллома *F. vesiculosus* из района Абрам-мыса в разные сезоны 2016 года. Данные представлены в виде медианы. a – наибольшие значения концентрации САК между участками таллома в один сезон. b – наибольшие значения концентрации САК в одном и том же участке таллома между разными сезонами

В зимний период практически все САК в наибольшем количестве содержались в средней части таллома. Весной во всех участках таллома наблюдалось увеличение концентрации практически всех САК, а также их суммы, что, скорее всего, связано с синтезом аминокислот *de novo*, необходимым для обеспечения процессов роста. Летом

апексы и рецептакулы содержали большинство САК в наибольшем количестве. В средней части таллома и стволиках у фукуса в этот период года также увеличивалась концентрация доминирующих САК. Осенью во всех участках таллома концентрация большей части САК и их суммы снижалась: процессы роста в это время замедляются, а закладка и рост рецептакулов протекают очень медленно (Кузнецов, Шошина, 2003), соответственно снижаются и потребности в САК.

Вероятно, средняя часть таллома и стволик у *F. vesiculosus* выступают в роли хранилищ запасного азота, накапливаемого водорослями в виде САК. Концентрация и перераспределение САК в талломах *F. vesiculosus* отрегулировано таким образом, чтобы более эффективно использовать доступные и необходимые для успешного роста и размножения ресурсы и энергию в условиях Арктики.

3.6 Влияние температуры и солёности на качественный состав и концентрацию САК у *F. vesiculosus* в естественных условиях

Исследование проводили на водорослях собранных в апреле 2014 и 2016 гг. в разных губах и бухтах Мурманского берега Баренцева моря. В составе пула САК водорослей было определено 20 аминокислот. В наибольшем количестве были обнаружены аланин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты. Водоросли, собранные в разных районах Мурманского побережья, отличались по общей концентрации САК и распределению САК по разным участкам таллома. У фукусов, произрастающих в западной части Мурманского берега и Кольском заливе (бухта Девкина Заводь, губа Ура, район Абрам-мыса, губа Белокаменная) концентрация САК в апексах была выше, чем в средней части таллома. У водорослей, произрастающих в восточной части Мурманского берега (губы Корабельная, Лодейная и Оскара), выявлено обратное распределение: в средней части таллома концентрация САК была выше, чем в апексах (рисунок 4).

Причиной выявленных различий может быть более раннее начало фазы роста у фукусов из акваторий западной части Мурманского берега и Кольского залива и интенсивный транспорт аминокислот в растущие апикальные участки таллома водорослей. У фукусов же с восточной части Мурманского берега рост ещё не начинался, и активного транспорта САК из средней части таллома, зоны их синтеза и накопления, не наблюдалось. Более низкие температуры в акваториях Восточного Мурмана по сравнению с Западным Мурманом и Кольским заливом (на 3–4 °C), вероятно, оказывают тормозящее воздействие на процессы роста водорослей, смещая их активацию на более поздний период (Lüning *et al.*, 1973).

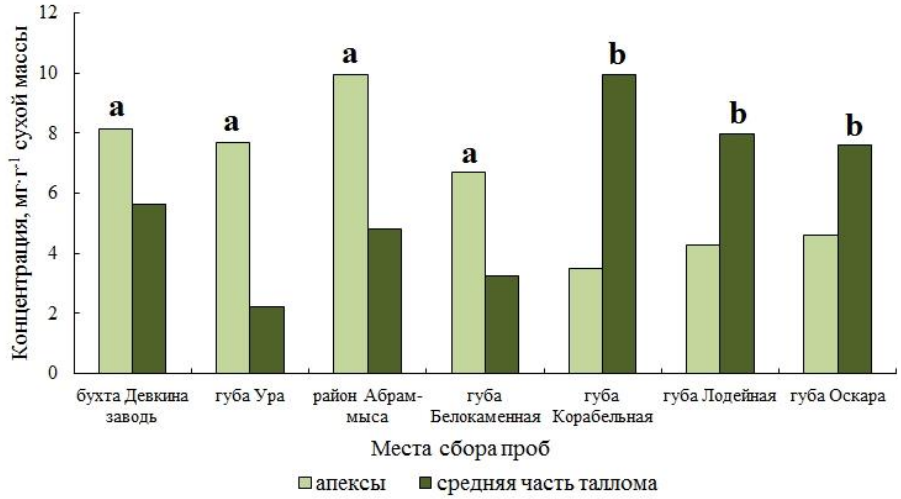


Рисунок 4 – Концентрация суммы САК в апексах и средней части таллома *F. vesiculosus* из разных губ и бухт Мурманского берега в апреле 2014 года. Данные представлены в виде медианы. a – значимо более высокая концентрация суммы САК в апикальных участках таллома. b – значимо более высокая концентрация суммы САК в средней части таллома

Поскольку водоросли собирались в весенний период, то на них оказывали воздействие температура (см. глава 3.6.1) и сезонное изменение солёности (см. глава 3.6.2.).

3.6.1 Температура

Температура морской воды и воздуха при сборе водорослей была более высокой в бухте Девкина Заводь и губе Ура, а в губе Корабельная и губе Лодейная – низкая. Значения температур на исследуемых станциях отличались друг от друга на 1–5 °C. Согласно результатам критерия Краскела-Уоллиса температура воздуха оказывала влияние на концентрацию САК в разных участках таллома *F. vesiculosus* в апреле. Для суммы и большинства САК в апикальных участках таллома рассчитанные коэффициенты ранговой корреляции Спирмена показали наличие положительной зависимости их концентрации от температуры воздуха. В средней части таллома лишь концентрации 6 САК (аспарагиновая и глутаминовая кислоты, изолейцин, лейцин, лизин, триптофан) и суммы всех САК находились в заметной и высокой отрицательной корреляционной зависимости от температуры воздуха в апреле.

Водоросли *F. vesiculosus*, обитающие на литорали южного побережья Баренцева моря, переходят в фазу роста неодновременно. Наступление фазы роста у водорослей весной зависит от значений действующих температур и продолжительности их воздействия за предшествующий период (количество тёплых дней). Низкие температуры среды весной сдвигают начало фазы роста у водорослей на более поздний срок и тем самым замедляют отток аминокислот в апикальные участки, способствуя

временной их аккумуляции в средней части таллома. Изменение соотношения концентраций САК в разных участках таллома и их преобладание в апикальных частях свидетельствует о наступлении периода интенсивного роста у *F. vesiculosus*.

Влияние температуры среды на концентрацию САК *F. vesiculosus* также было показано на водорослях, собранных в апреле 2014 и 2016 гг. Концентрации САК в разных участках таллома *F. vesiculosus* с литорали в районе Абрам-мыса, собранные в апреле 2014 и 2016 гг., значимо различаются согласно критерию Манна-Уитни. Для водорослей, собранных в тёплом 2014 г. ($T_{возд.}$ 6,1 °C, $T_{воды}$ 3,5 °C) были характерны более высокие концентрации как суммы, так и большей части отдельных аминокислот в апикальных, средних участках таллома и рецептакулах. Низкие температуры в 2016 г. ($T_{возд.}$ минус 1,5 °C, $T_{воды}$ 1,3 °C) замедляли синтез и перераспределение САК по разным участках таллома. Наиболее выраженные различия в концентрации отдельных САК в 2014 и 2016 гг. были выявлены для апикальных участков и рецептакулов: разница составляла от 1,6 до 15,5 раз. При этом в 2016 г. во всех участках таллома были выявлены более высокие концентрации пролина, фенилаланина и цистина с цистеином (в 1,7–7,4 раза). Выявленные различия могут быть связаны с тем, что данные аминокислоты у *F. vesiculosus* выполняют функции не только структурных и запасных соединений, но в значительной степени принимают участие в процессах адаптации водорослей к низким температурам весной.

3.6.2 Солёность

Исследование проводили на водорослях *F. vesiculosus*, собранных в апреле 2014 г. в разных губах и бухтах Мурманского берега Баренцева моря. Проведённое исследование (см. глава 3.6.1) показало, что температура среды оказывает влияние на концентрацию САК у *F. vesiculosus* и на их перераспределение между апексами и средней частью таллома. И водоросли, произрастающие на Западном Мурмане, Кольском заливе и Восточном Мурмане, находятся в разных фазах развития. Поэтому влияние солёности исследовали на каждой группе отдельно: водоросли в фазе роста (из бухты Девкина Заводь, губы Ура, района Абрам-мыса и губы Белокаменная) и водоросли в фазе активации роста (из губ Лодейная, Корабельная и Оскара).

Анализ полученных результатов с применением критерия Краскела-Уоллиса показал, что солёность морской воды оказывала влияние на концентрацию практически всех идентифицированных САК и их суммы в разных участках таллома *F. vesiculosus* в апреле. Рассчитанные коэффициенты ранговой корреляции Спирмена показали наличие зависимости между концентрацией САК в апикальных и средних участках таллома *F. vesiculosus* и солёностью воды. Характер влияния солёности на особенности

накопления большей части САК зависит от фазы развития. У водорослей в фазе активации роста концентрации большей части САК были выше при произрастании в условиях нормальной солёности (34 ‰). А у водорослей, уже находящихся в фазе роста, более высокие концентрации аминокислот были выявлены при нахождении в условиях пониженной солёности.

Вероятно, это связано с разными скоростями процессов синтеза и использования САК у водорослей в разные фазы развития. При подготовке к росту у фукусов из акваторий с низкой солёностью синтез и накопление САК происходит медленнее, чем у водорослей из акваторий с океанической солёностью. А у водорослей, находящихся в фазе роста в условиях низкой солёности аминокислоты расходуются медленнее, что приводит к более высокой их концентрации.

Изменение концентрации САК у водорослей при пониженной солёности также может быть следствием изменения экспрессии генов ферментов, участвующих в ассимиляции ионов аммония и синтезе первичных аминокислот, или следствием нарушения активности ферментов, связанных с ассимиляцией неорганических форм азота (Mansour, 2000; Dittami *et al.*, 2011).

3.7 Экспериментальные исследования

3.7.1 Влияние отрицательных температур на концентрацию пролина у *F. vesiculosus*

В литературе имеются сведения об участии аминокислоты пролин в процессах адаптации высших растений и некоторых видов водорослей к низким температурам (Stewart, Larher, 1980; Jackson, Seppelt, 1995; Harris, Logan, 2018). Нами был проведён эксперимент, в процессе которого пытались выяснить выполняет ли пролин аналогичную функцию у *F. vesiculosus.*

В результате эксперимента было показано, что воздействие отрицательных температур не вызвало значительных увеличений концентрации свободного пролина у *F. vesiculosus* ни в течение первых суток, ни при длительном воздействии в сравнении с контрольными образцами. За 24 дня у экспериментальных образцов концентрация пролина увеличилась в 1,7–2,8 раза, а у контрольных – в 2,7–2,8 раза. В естественных условиях за это время концентрация пролина увеличилась в 2,1 раза. Концентрация свободного пролина у водорослей из естественных условий в ноябре значимо отличалась от октябрьских значений (U_{min} = 8, $p \leq 0{,}00001$) и значений у контрольных образцов (U_{min} = 36,5, p = 0,023) согласно рассчитанному критерию Манна-Уитни, но различия с экспериментальными фукусами отсутствовали (U_{min} = 43,5, p = 0,057).

Схожесть накопления пролина при разных температурных условиях показывает детерменированность данного процесса, который можно рассматривать как генетически

обусловленную ответную реакцию организма, связанную с подготовкой водорослей к зимнему периоду. Процесс этот начинается, вероятно, уже в августе, когда происходит изменение спектрального состава света и снижение его интенсивности, уменьшение фотопериода и понижение температуры.

3.7.2 Влияние опреснения на качественный состав и концентрацию САК у *F. vesiculosus*

Проведённый эксперимент показал, что концентрация САК значительно увеличивается уже в первые часы нахождения водорослей в воде пониженной солёности (10 и 20 ‰). Особенно сильно возрастала концентрация аспарагиновой и глутаминовой кислот, аланина, пролина, треонина и лизина (в 9,7–15,2 раза в первые 3 часа по сравнению с контролем). Это свидетельствует об участии данных аминокислот в формировании быстрых ответных реакций на изменение солёности воды. При длительном нахождении *F. vesiculosus* в условиях пониженной солёности концентрация САК снижалась, что указывает на подключение со временем других, более медленных адаптационных механизмов, регулирующих осмотическое давление в клетках. Но для доминирующих аминокислот (глутаминовая и аспарагиновая кислоты, аланин, тирозин), а также изолейцина с лейцином и пролина значимые различия с контролем присутствовали в течение всего эксперимента (рисунок 5).

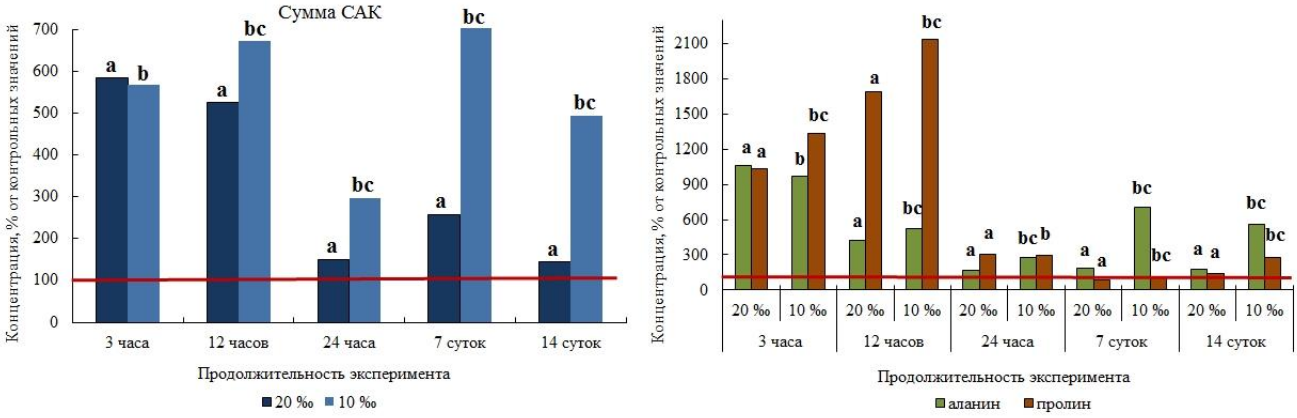


Рисунок 5 – Концентрация суммы САК, аланина и пролина у *F. vesiculosus* при пониженной солёности воды. Данные представлены в виде процентного соотношения медиан концентраций аминокислот при пониженной солёности к медианам концентраций аминокислот у контрольных образцов водорослей. a – значимые отличия 20 ‰ от контроля. b – значимые отличия 10 ‰ от контроля. c – значимые отличия 10 ‰ от 20 ‰. Красной линией обозначена концентрация САК у контрольных образцов водорослей

Анализ полученных результатов с применением критерия Краскела-Уоллиса показал, что солёность воды оказывает значимое влияние на концентрацию САК в клетках *F. vesiculosus* начиная с первых часов воздействия и на протяжении всего

эксперимента. Рассчитанные коэффициенты ранговой корреляции Спирмена показали наличие отрицательной зависимости концентрации САК у *F. vesiculosus* от солёности воды. Наиболее сильно эта зависимость проявилась начиная с 12 часов воздействия и до конца эксперимента.

Накопление аминокислот при понижении солёности подтверждают и данные по концентрации САК у *F. vesiculosus* из акваторий с разной солёностью воды (Munda, 1977; Klindukh *et al.*, 2011, глава 3.6.2 данной работы). К быстрому увеличению концентрации САК в клетках водорослей при пониженной солёности, вероятно, приводит биосинтез аминокислот совместно с замедлением синтеза белков (Klindukh *et al.*, 2022). Увеличение может быть результатом изменения соотношений разных форм углерода (CO_2, HCO_3^-, CO_3^{2-}) в морской воде при её распреснении, или выступать как ответная реакция на снижение концентрации маннита и ионов в клетках *F. vesiculosus* при пониженной солёности (Munda, 1964; Munda, Kremer, 1977; Munda, Garrasi, 1978).

Продолжительное пребывание водорослей в морской воде пониженной солёности влияет на соотношение САК, способствуя увеличению доли глутаминовой и аспарагиновой кислот и снижению относительного содержания остальных САК. Формирование ответной реакции на пониженную солёность затрагивает несколько процессов, вызывает изменение интенсивности пластического и энергетического обмена: через ЦТК – увеличение глутаминовой кислоты, пролина (через синтез α-кетоглутарата) и аспарагиновой кислоты (через синтез оксалоацетата), цикл Кальвина – повышение ароматических аминокислот через шикиматный цикл, и превращение пирувата в ряд других аминокислот (например, аланин). В природных условиях при краткосрочном понижении солёности, в клетках *F. vesiculosus* для поддержания гомеостаза будут принимать участие большинство САК. При продолжительном опреснении часть аминокислот (глутаминовая кислота, аспарагиновая кислота, аланин, изолейцин с лейцином, пролин, тирозин, треонин) остаётся в повышенной концентрации, что говорит об их участии в осморегуляции при длительном нахождении водорослей в условиях пониженной солёности воды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученные в данной работе сведения о составе, концентрациях, относительном содержании и перераспределении САК по таллому *F. vesiculosus* в различные сезоны года и в течение приливно-отливного цикла позволяют проследить их связь с энергетическим и пластическим обменом в клетках водорослей, лучше понять их роль и функции в метаболизме, в поддержании гомеостаза и участии в формировании

быстрых реакций в ответ на изменение факторов внешней среды, а также оценить стратегию адаптивных механизмов водорослей к условиям существования в литоральной зоне.

ВЫВОДЫ

1. У трёх видов фукусовых водорослей Баренцева моря качественный состав САК одинаков, но суммарная концентрация и соотношение отдельных аминокислот различаются: у *F. vesiculosus* и *F. serratus* суммарная концентрация САК в 1,4–1,5 раза выше, чем у *F. distichus*. Для *F. vesiculosus* характерно высокое относительное содержание гидрофильных полярных САК по сравнению с родственными видами, что можно рассматривать как один из приспособительных механизмов к длительному осушению в период отлива, позволяющему водоросли произрастать в верхнем горизонте литорали.

2. Концентрация САК у *F. vesiculosus* имеет суточную динамику, которая определяется приливно-отливным циклом: максимум наблюдается при осушении водорослей в период отлива, минимум – у погруженных в воду водорослей.

3. Разные участки таллома *F. vesiculosus* отличаются по концентрации и соотношению САК, что связано с их функциональными особенностями и влиянием внешних факторов среды. Летом и осенью концентрация САК наибольшая в апикальных участках таллома, а зимой и весной – в средней части таллома. Анализ сезонной динамики концентрации и распределения САК по таллому позволяет выявить 4 фазы развития *F. vesiculosus* в течение года: покой, активация роста, рост, накопление запасных веществ, и определить их временные границы.

4. Температура и солёность оказывают влияние на концентрацию, соотношение и распределение САК по таллому *F. vesiculosus*. В естественных условиях весной температура обусловливает переход водорослей в определённую фазу годового развития, а ответная реакция на изменение солёности зависит от фазы развития водоросли. В фазу активации роста у водорослей, находящихся в распреснённых условиях, концентрация САК ниже, чем в морских, а в фазу роста – выше.

5. Экспериментально показано, что у водорослей, находящихся в фазе роста, понижение солёности воды вызывает увеличение концентрации САК в 2–15 раз в течение первых часов воздействия. Через 24 часа концентрация САК снижается, но остаётся повышенной продолжительное время.

6. Изменение концентрации и соотношения САК свидетельствует об их участии в формировании ответных реакций у *F. vesiculosus* при изменении факторов

внешней среды (температуры, солёности и осушению в период приливно-отливного цикла) путём модулирующего воздействия на энергетический и пластический обмен.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Клиндух, М. П.** Содержание пролина в бурой водоросли *Fucus vesiculosus* L.: природные и экспериментальные данные / **М. П. Клиндух** // Вестник ЮНЦ РАН. – 2011. – Т. 7, № 4. – С. 61-65.

2. **Клиндух, М. П.** Сравнительное изучение свободных аминокислот бурой водоросли *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 литорали Мурманского берега Баренцева моря / **М. П. Клиндух**, Е. Д. Облучинская // Биология моря. – 2018. – Т. 44, № 3. – С. 200-206.

3. **Клиндух, М. П.** Динамика содержания свободных аминокислот в бурой водоросли *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 Баренцева моря в течение года / **М. П. Клиндух** // Морской биологический журнал. – 2022. – Т. 7, № 3. – С. 44-59. DOI: 10.21072/mbj.2022.07.3.05

4. **Клиндух, М. П.** Сезонные особенности содержания свободных аминокислот в различных участках таллома бурой водоросли *Fucus vesiculosus* L. Баренцева моря / **М. П. Клиндух**, И. В. Рыжик, М. Ю. Меньшакова // Наука Юга России. – 2023. –Т. 19, № 1. – С. 59-67. DOI: 10.7868/25000640230107

Статьи, опубликованные в рецензируемых изданиях из списка Web of Science и/или Scopus:

5. **Klindukh, M.** Changes in physiological and biochemical parameters of Barents Sea *Fucus vesiculosus* Linnaeus 1753 in response to low salinity / **M. Klindukh**, I. Ryzhik, M. Makarov // Aquatic Botany. – 2022. – Vol. 176. – 103469. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2021.103469

6. **Klindukh, M. P.** Influence of environmental factors on the contents of free amino acids in *Fucus vesiculosus* in the Barents Sea during the day / **M. P. Klindukh**, I. V. Ryzhik, M. V. Makarov // E3S Web of Conferences. – 2023. – Vol. 390. – 05008. https://doi.org/10.1051/e3sconf/202339005008

Работы в материалах конференций и сборниках тезисов:

7. **Клиндух, М. П.** Исследование свободных аминокислот бурых и красных водорослей Баренцева моря методом ВЭЖХ / **М. П. Клиндух** // Тезисы докладов международной научной конференции «Арктическое морское природопользование в XXI веке – современный баланс научных традиций и инноваций (к 80-летию ММБИ

КНЦ РАН)». – Апатиты: КНЦ РАН, 2015. – С. 107-109.

8. **Клиндух, М. П.** Содержание свободных аминокислот в разных частях таллома и в онтогенезе бурой водоросли *Fucus vesiculosus* / **М. П. Клиндух**, Е. Д. Облучинская // Материалы международной научно-практической конференции «Современные эколого-биологические и химические исследования, техника и технология производств». – Мурманск: МГТУ, 2015. – С. 222-226.

9. **Клиндух, М. П.** Состав и содержание свободных аминокислот в бурой водоросли *Fucus vesiculosus* из разных биотопов Мурманского побережья Баренцева моря / **М. П. Клиндух** // Перспективные направления исследований экосистем арктических и южных морей России: Матер. XXXIV конф. молодых учёных ММБИ КНЦ РАН, посвящённой 50-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Д.Г. Матишова. – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2016. – С. 50-55.

10. **Клиндух, М. П.** Массовые свободные аминокислоты в апикальной и средней частях таллома бурой водоросли *Fucus vesiculosus* / **М. П. Клиндух** // Исследование экосистем морей Арктики: Материалы XXXV конференции молодых учёных ММБИ КНЦ РАН, посвящённой Году экологии в России / [отв. ред. Д.В. Моисеев]. – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2017. – С. 39-44.

11. **Клиндух, М. П.** Свободные аминокислоты водоросли *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae: Fucales) Баренцева моря в весенний период / **М. П. Клиндух** // Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге 22-28 апреля 2018 года. – СПб.: БИН РАН, 2018. – С. 24.

12. **Клиндух, М. П.** Аминокислоты бурой водоросли *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae: Fucales) Баренцева моря в летний период / **М. П. Клиндух** // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Материалы докладов IV Всероссийской научной конференции с международным участием, 24-28 сентября 2018 г., Санкт-Петербург, Россия. – СПб.: «Реноме», 2018. – С. 222-223.

13. **Клиндух, М. П.** Суточная динамика свободных аминокислот в бурой водоросли *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 Баренцева моря в период полярного дня / **М. П. Клиндух**, М. Ю. Меньшакова // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: тез. докл. Международ. науч. конф., посвящ. 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий», 13–18 сентября 2021 г., Севастополь, Российская Федерация. – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2021. – С. 377-378. ISBN 978-5-6044865-5-9. https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-5-9