

УДК 582.272+574.24+581.192+58.009  
DOI: 10.7868/25000640230107

## СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ СОДЕРЖАНИЯ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ В РАЗНЫХ УЧАСТКАХ ТАЛЛОМА БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ *FUCUS VESICULOSUS* L. БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2023 г. М.П. Клиндух<sup>1</sup>, И.В. Рыжик<sup>1</sup>, М.Ю. Меньшакова<sup>2</sup>

**Аннотация.** Исследован состав и содержание свободных аминокислот (САК) в разных участках таллома бурой водоросли *Fucus vesiculosus* в различные сезоны года. По составу пула САК участки таллома в основном не отличались, преобладающими САК были глутамат, аспарат, аланин, пролин и фенилаланин. САК по таллому в разные сезоны были распределены неравномерно, характер распределения зависел от жизненной стадии растения. Во всех частях таллома наибольшее содержание как большинства отдельных САК, так и их суммы было выявлено весной и летом. Зимой и весной количество САК было максимально в средней части таллома, а летом и осенью – в апикальных участках. Наиболее равномерно САК по таллому были распределены в период интенсивного роста, при этом отмечали максимальное из всех сезонов содержание САК –  $18,620 \pm 0,251$  мг/г сухой массы (апикальные участки). Наибольшие различия в содержании САК в разных участках таллома были выявлены зимой. В этот период определено минимальное содержание САК у фукусов, которое составляет  $0,198 \pm 0,007$  мг/г сухой массы (стволики). В рецептакулах как временных образованиях пул САК увеличивался по мере роста и созревания гамет. На основании функционального значения было предположено, что средняя часть таллома и стволлик выступают в роли временных хранилищ: накопление САК в стволике происходило весной и летом, а в средней части таллома – весной, летом и зимой. На содержание и перераспределение аминокислот в талломе влияли внешние факторы среды, а также направленность метаболических процессов, которые связаны с фазами развития водоросли. В частности, значительное увеличение доли свободного пролина в пуле САК в стволиках *F. vesiculosus* осенью и зимой могло быть связано с воздействием низких и отрицательных температур.

**Ключевые слова:** свободные аминокислоты, сезонные изменения, апикальные участки, средняя часть, рецептакулы, стволлик, *Fucus vesiculosus*.

### SEASONAL FEATURES OF THE CONTENT OF FREE AMINO ACIDS IN DIFFERENT PARTS OF THE THALLUS OF THE BROWN ALGAE *FUCUS VESICULOSUS* L. IN THE BARENTS SEA

M.P. Klindukh<sup>1</sup>, I.V. Ryzhik<sup>1</sup>, M.Yu. Menshakova<sup>2</sup>

**Abstract.** The composition and content of free amino acids (FAAs) in different parts of the thallus of the brown alga *Fucus vesiculosus* in different seasons of the year were studied. In terms of the composition of the FAA pool, the parts of the thallus basically did not differ; the dominant FAAs were glutamate, aspartate, alanine, proline, and phenylalanine. It was shown that FAAs were irregularly distributed over the thallus in different seasons, the nature of the distribution depended on the life stage of the algae. In all parts of the thallus, the highest content of both the majority of individual FAAs and the amount of FAAs was revealed in spring and summer. In winter and spring, the amount of FAAs was at its maximum in the middle part of the thallus, and in summer and autumn, in the apical parts. The most even distribution of FAAs over the

<sup>1</sup> Мурманский морской биологический институт Российской академии наук (Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation), Российская Федерация, 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17, e-mail: klindukh.maria@yandex.ru

<sup>2</sup> Мурманский арктический государственный университет (Murmansk Arctic State University, Murmansk, Russian Federation), Российская Федерация, 183038, г. Мурманск, ул. Капитана Егорова, 15

thallus was observed during the period of intensive growth, with the maximum content of FAAs of all seasons being  $18.620 \pm 0.251$  mg/g dry weight (apical parts). The greatest differences in the content of FAAs between thallus parts were revealed in winter. During this period, the minimum content of FAAs in *F. vesiculosus* was revealed, which is  $0.198 \pm 0.007$  mg/g dry weight (stipes). In receptacles, as temporary formations, the FAA pool increased with the growth and maturation of gametes. Based on the functional significance, it was assumed that the middle part of the thallus and the stipe act as temporary storages: accumulation of the FAAs in the stipe occurred in spring and summer, and in the middle part of the thallus, in spring, summer, and winter. The content and translocation of amino acids in the thallus were influenced by external environmental factors, as well as the direction of metabolic processes associated with the developmental phases of the algae. In particular, a significant increase in the proportion of free proline in the FAA pool in the stipes of *F. vesiculosus* in autumn and winter could be associated with the effect of low and negative temperatures.

**Keywords:** free amino acids, seasonal changes, apical parts, middle part, receptacles, stipe, *Fucus vesiculosus*.

## ВВЕДЕНИЕ

Для высших наземных растений характерна четкая дифференциация частей по строению и функциям. Для водорослей в большинстве своем подобное не характерно, исключения составляют отдельные представители бурых водорослей, например фукоиды. Сложное морфо-анатомическое строение их таллома предполагает формирование зачатков функциональной дифференциации, что выражается в различии биохимического состава каждого из участков слоевища.

Внутри талломов водорослей происходит транспорт низкомолекулярных органических соединений, таких как углеводы, спирты, аминокислоты и др., между различными участками таллома [1–4]. Для представителей бурых водорослей рода *Fucus* также характерно перераспределение органических соединений между участками таллома [5].

Различия в содержании тех или иных веществ в разных участках таллома формируются не только за счет транспорта соединений, но и за счет скорости их синтеза и катаболизма. Исследований, подтверждающих гетерогенность в содержании свободных аминокислот (САК) внутри талломов водорослей, немного. Проведенные ранее работы показали, что в разных участках таллома водорослей *Macrocystis pyrifera*, *Laminaria japonica* (*Saccharina japonica*), *Sargassum fusiforme* и *Ascoseira mirabilis* пул САК отличается по содержанию [6–10]. Однако пластина и стволик *Laminaria cloustonii* (*L. hyperborea*) с атлантического побережья Великобритании в летний период содержали одинаковое количество САК [11].

Для *Fucus vesiculosus* в весенний и летний периоды были показаны различия в содержании САК в разных участках таллома [12; 13]. Но эти сведе-

ния не позволяют дать оценку того, как и насколько значительно изменяется состав и содержание САК вдоль таллома в разные сезоны года.

Данные о распределении САК по таллomu необходимы для корректного отбора проб при проведении как экспериментальных, так и натуральных исследований, а также для выявления участия и роли отдельных аминокислот или группы САК в различных физиологических процессах. Целью данного исследования было определить особенности распределения САК по таллomu *F. vesiculosus* в разные сезоны года и выявить их связь с функциями, выполняемыми различными участками таллома.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Талломы водорослей *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Phaeophyceae: Fucales) собирали во время отлива со среднего горизонта литоральной зоны в районе Абрам-Мыса Кольского залива Баренцева моря ( $68^{\circ}58'$  с.ш.,  $33^{\circ}01'$  в.д.) в 2016 г. Сбор осуществляли раз в сезон: в апреле, в июле, в октябре и в декабре. Свежесобранные талломы (6 образцов) с 7–10 дихотомическими ветвлениями разделяли на части: апикальная часть, средняя (основная) часть таллома, стволик и рецептакулы. Навески каждой из частей таллома фиксировали 96%-м этанолом и хранили до обработки в темном прохладном месте. Масса навесок варьировала в зависимости от содержания в них САК – от 1,5 до 2,5 г.

Извлечение САК и определение их содержания проводили согласно ранее описанной методике [14]. Аминокислоты цистин и цистеин, а также лейцин и изолейцин определяли совместно. Аминокислота триптофан не была обнаружена в водорослях, что может быть связано с ее окислением в процессе очистки водорослевого экстракта на

ионообменной смоле с использованием 4 н соляной кислоты. Данные представлены в виде средних значений (мг/г сухой массы водорослей) из 3 биологических повторностей с указанием стандартного отклонения.

Содержание сухого вещества в водорослях определяли стандартным методом [15]. Измерение проводили в 3-кратной повторности.

С помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) определяли наличие зависимости содержания САК от участка таллома водоросли и от сезона сбора. Двухфакторный дисперсионный анализ (MANOVA) проводили для выявления силы влияния выбора участка таллома и сезона сбора водорослей на содержание САК. Для выявления значимых отличий в содержании САК в разных участках таллома у *F. vesiculosus* в различные сезоны года использовали метод множественного сравнения Тьюки – Крамера ( $\alpha = 0,05$ ). Статистическую обработку данных и вычисления осуществляли в программах Microsoft Excel 2010 (Microsoft Corporation, США, 2010) и NCSS 11 Statistical Software (NCSS, LLC, США, 2016) ( $p < 0,05$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В разных участках таллома *F. vesiculosus* идентифицировано 18 САК, относящихся к протеиногенным аминокислотам. Состав пула САК в апикальных, средних участках таллома и рецептакулах не изменялся в разные сезоны года. В стволиках весной и летом состав САК совпадал с таковым в остальных исследуемых частях таллома, осенью гистидин отмечался в следовых количествах, а зимой отсутствовал цистеин (табл. 1).

Для пула САК в апикальных, средних участках таллома и рецептакулах было характерно преобладание аланина, аспарагиновой и глутаминовой кислот во все сезоны года. В стволиках у *F. vesiculosus* данные аминокислоты являлись доминирующими лишь весной и летом. Доля фенилаланина во всех исследуемых участках таллома увеличивалась весной и осенью, достигая 7,5–13,8 % от суммы САК. В средней части таллома и стволиках фукусов также оказалось высоким относительное содержание пролина во все сезоны года (6,6–17,4 и 10,4–58,1 % от суммы САК соответственно). Доля остальных идентифицированных САК в основном не превышала 5 % от их суммы в различных участках таллома вне зависимости от сезона года (табл. 1).

Содержание отдельных САК, а также их сумма значительно различались в зависимости от сезона года и участка таллома. При этом максимальная сумма САК была определена в апикальных участках летом ( $18,620 \pm 0,251$  мг/г сухой массы), а минимальная – в стволиках зимой ( $0,198 \pm 0,007$  мг/г сухой массы). В рецептакулах пул САК увеличивался по мере их роста и созревания гамет (от  $0,293 \pm 0,030$  до  $9,572 \pm 0,665$  мг/г сухой массы) (рис. 1).

Для всех участков таллома характерно более высокое содержание как большинства отдельных САК, так и их суммы в весенне-летний период. В апексах и средней части таллома пул САК был больше, чем в стволиках и рецептакулах, при этом средняя часть таллома содержала больше свободных аминокислот весной и зимой по сравнению с апексами в 1,3 и 2,7 раза соответственно (рис. 1).

Изменения содержания САК в течение года в разных участках таллома были как значительными (например, наибольшее содержание глутаминовой кислоты в стволиках летом и наименьшее содержание зимой отличалось в 212 раз), так и отсутствовали (содержание серина в средней части таллома в течение года было практически одинаковым). Минимальные колебания в содержании отдельных САК и их суммы были определены для средней части таллома, тогда как в остальных участках таллома содержание разнилось более чем в 5 раз (рис. 1).

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что на содержание аланина, аргинина, глицина и пролина большее влияние оказывал участок таллома, в котором определяли аминокислоты, а на содержание аспартата, глутамата, фенилаланина, валина, треонина, цистина с цистеином, валина и на сумму САК значительнее влиял сезон сбора водорослей. На количество лейцина с изолейцином, лизина, метионина, серина и тирозина влияние оказывало совместное действие этих двух факторов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что содержание САК в разных участках таллома *F. vesiculosus* отличается во все сезоны года. Наибольшие различия в содержании САК в разных участках таллома были выявлены зимой, а наименьшие – весной (рис. 1). Неоднородность количества САК связана не только с разными скоростями синтеза и использования аминокислот в разных частях таллома, но и с

**Таблица 1.** Относительное содержание аминокислот в различных участках таллома *F. vesiculosus* (% от суммарного содержания САК в участке таллома)**Table 1.** Relative content of FAAs in different parts of the *F. vesiculosus* thallus (% of the total content of FAAs in the thallus area)

Аминокислота Amino acid	Весна (апрель) Spring (April)				Лето (июль) Summer (July)				Осень (октябрь) Autumn (October)			Зима (декабрь) Winter (December)			
	Апексы Apexes	Средняя часть Middle part	Стволик Stipe	Рецептакулы Receptacles	Апексы Apexes	Средняя часть Middle part	Стволик Stipe	Рецептакулы Receptacles	Апексы Apexes	Средняя часть Middle part	Стволик Stipe	Апексы Apexes	Средняя часть Middle part	Стволик Stipe	Рецептакулы Receptacles
Аланин Alanine	11,4	8,3	7,1	12,7	7,0	7,5	6,4	6,7	11,7	9,7	2,0	28,5	12,3	2,3	17,7
Аргинин Arginine	1,6	0,3	1,0	1,8	0,4	0,4	0,5	0,4	3,9	4,4	5,6	2,2	1,0	7,3	5,6
Аспаргат Aspartate	19,8	8,4	4,6	12,6	19,3	12,2	14,6	14,9	6,4	10,5	8,9	13,9	10,9	5,6	9,3
Валин Valine	1,4	0,8	0,8	1,7	0,4	0,5	0,7	1,0	1,8	1,0	0,9	2,0	0,8	2,1	1,1
Гистидин Histidine	0,8	0,4	1,2	1,0	0,5	0,7	1,4	1,1	0,1	0,2	0,0	0,9	1,4	1,1	3,2
Глицин Glycine	1,7	0,9	0,7	1,4	0,5	0,6	0,9	0,6	3,0	1,4	1,9	1,2	0,7	1,8	3,0
Глутамат Glutamate	26,1	45,6	51,6	19,8	66,0	66,3	54,5	64,7	23,5	33,2	17,2	33,8	53,5	3,8	29,6
Изолейцин + лейцин Isoleucine + Leucine	1,0	0,8	3,0	1,9	0,3	0,4	0,6	0,5	4,6	4,9	2,3	1,3	0,8	1,7	1,8
Лизин Lysine	0,2	0,2	1,6	0,2	0,2	0,2	0,3	0,3	0,5	0,6	0,6	0,5	0,3	0,8	0,6
Метионин Methionine	0,2	0,1	0,4	0,4	0,0	0,1	0,1	0,1	0,3	0,0	0,7	1,2	0,1	1,1	3,6
Пролин Proline	4,3	17,1	12,3	4,8	0,6	6,6	10,4	2,6	14,4	17,4	36,2	3,7	10,1	58,1	8,0
Серин Serine	2,1	1,2	1,7	2,0	0,8	1,0	1,6	2,1	7,1	1,9	2,6	3,6	1,6	1,9	5,2
Треонин Threonine	1,7	1,1	2,9	2,3	0,8	0,7	1,0	1,8	2,6	1,9	3,2	2,4	0,8	5,7	4,5
Тирозин Tyrosine	1,2	1,4	0,4	3,5	0,2	0,4	0,6	0,4	5,3	3,5	4,6	1,7	0,5	2,5	2,4
Фенилаланин Phenilalanine	7,9	7,5	9,2	11,3	2,1	1,7	3,2	1,8	13,8	9,0	11,3	1,6	3,5	4,2	3,5
Цистеин + цистин Cysteine + Cystine	18,7	5,9	1,5	22,9	0,7	0,8	3,2	1,0	0,9	0,2	2,1	1,7	1,7		0,9

транспортом данных соединений из одних участков в другие. Для высокоорганизованных бурых водорослей было показано перераспределение фотоассимилятов (маннита, аминокислот) между частями таллома. При этом направление тока веществ зависело от расположения зоны роста, куда в основном и осуществлялся отток веществ из других участков таллома [7; 13; 16; 17]. Также было определено, что

скорость роста оказывает влияние на интенсивность транспорта веществ в зоны с меристематической тканью [18]. Схожие различия в содержании САК в разных участках таллома были определены у японской ламинарии *Laminaria japonica*: в период роста разница в содержании САК в верхней и нижней частях слоевища составляла 4–4,6 раза, а при разрушении пластины осенью достигала 8,3 раза [6].

В рассматриваемых участках таллома содержание как практически всех отдельных САК, так и их суммы увеличивалось весной по сравнению с зимним периодом, что, вероятнее всего, связано с интенсивным ростом водорослей в это время года, а также с возможностью накопления азотсодержащих соединений для использования в периоды дефицита азота в воде. Весной метаболическая активность клеток фукуса повышается, увеличивается интенсивность фотосинтеза и скорость роста таллома [19; 20]. Синтез САК тоже будет возрастать, а образующиеся аминокислоты будут перераспределяться по таллomu из участков, где они синтезируются в большем количестве (средняя часть таллома), в другие части (апексы, рецептакулы и стволик). Вероятно, это приводит к более равномерному содержанию САК в разных участках таллома весной. В этот период значимого преобладания большинства отдельных САК в какой-то определенной части таллома не наблюдали. И, несмотря на то, что суммарное содержание САК, а также содержание глутамата, пролина и фенилаланина выше в средней части таллома, остальные аминокислоты присутствовали в наибольшем количестве в апексах, стволиках и рецептакулах (рис. 1). Причиной такого распределения САК в таллome фукуса могут быть как колебания внешних факторов среды (температура, соленость), влияющих на скорость синтеза и использования САК, так и различия в метаболических процессах и их скоростях в разных участках таллома в зависимости от выполняемых функций.

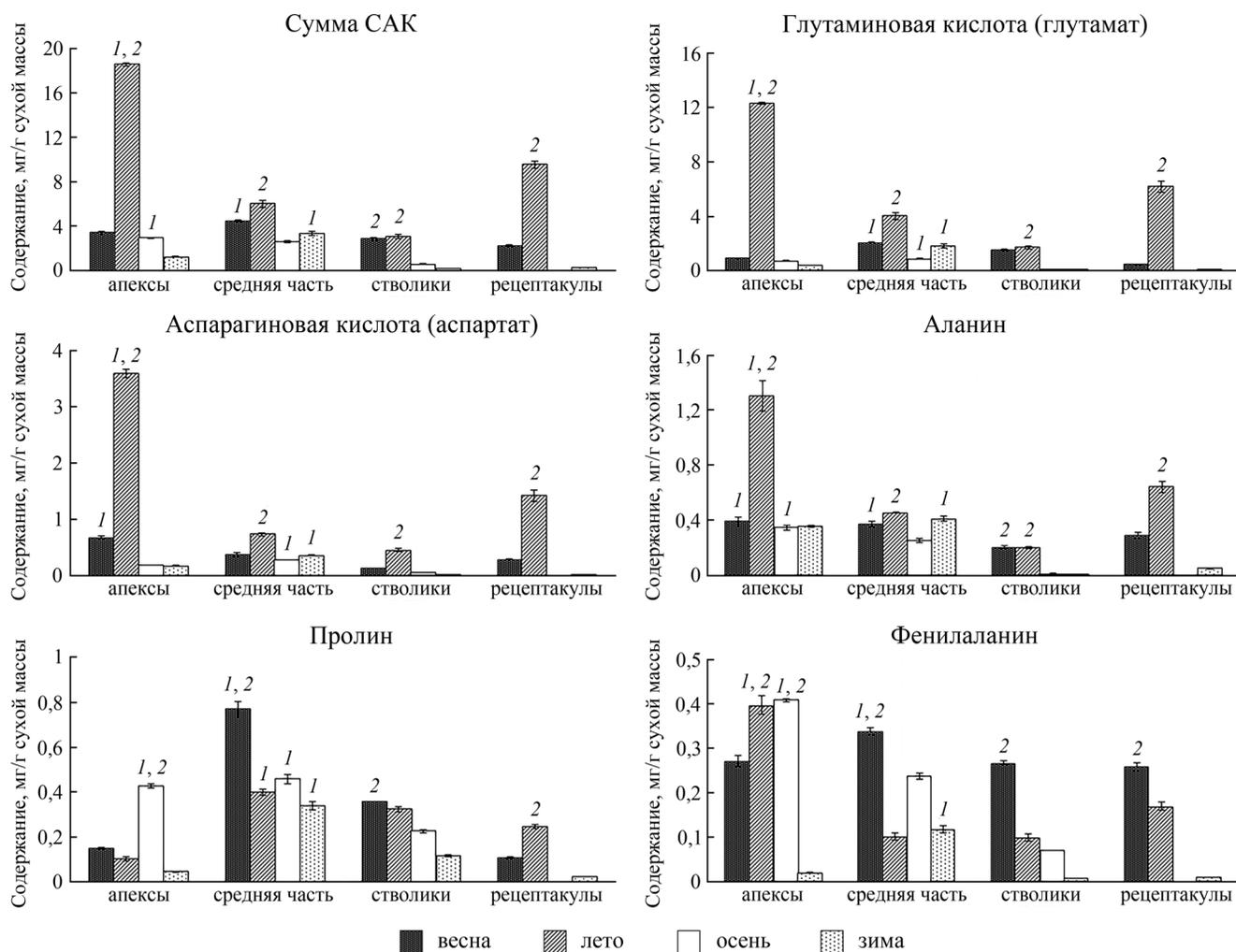
Проведенное в 2014 г. исследование показало, что в апреле содержание САК в разных участках таллома *F. vesiculosus* зависит от внешних факторов. Температура оказывает влияние на начало периода интенсивного роста и тем самым на отток и перераспределение САК между участками таллома. Пониженная соленость способствует накоплению САК в *F. vesiculosus*, вероятнее всего, за счет замедления синтеза белка, и, как следствие, снижения скорости роста [12]. Согласно эксперименту, проведенному норвежскими учеными, пониженная соленость негативно влияет на рост *F. vesiculosus* [21].

Летом в апикальных участках таллома и рецептакулах содержание большинства отдельных САК и их суммы увеличилось до наибольших значений в году. При этом в средней части таллома и стволиках содержание доминирующих и еще 3–5 аминокислот тоже возрастало, но количество остальных снижалось по сравнению с весенними значениями. В летний период метаболическая активность кле-

ток фукуса держится на высоком уровне, как и интенсивность фотосинтеза, а рост таллома продолжается не за счет увеличения линейных размеров, а за счет прироста массы [19; 20]. Увеличение содержания САК в летний период у *F. vesiculosus*, когда конкуренция за биогенные элементы у растений возрастает, может свидетельствовать о поглощении азота из среды в количествах, превышающих необходимые затраты на рост и размножение. Макрофиты могут накапливать избыточные количества азота в виде САК, особенно за счет увеличения содержания основных составляющих пул аминокислот [22–24]. Преобладание САК в апикальных участках таллома летом, скорее всего, является результатом интенсивного роста таллома, что стимулирует отток аминокислот из средних участков таллома в его верхние части. В рецептакулах фукус может накапливать аминокислоты в качестве структурных компонентов для развития и созревания гамет. Средняя часть таллома и стволик у *F. vesiculosus* напрямую не участвуют в процессах роста и размножения. Увеличение в них содержания аминокислот летом, как и весной, может быть связано с их накоплением в качестве запасных источников азота.

Осенью содержание большей части САК, как и их суммарное содержание, снижалось в апикальных участках, средних участках таллома и стволиках *F. vesiculosus* в сравнении с летними значениями. В этот период года водоросли *F. vesiculosus* переходят в состояние пониженной метаболической активности, завершают накопление веществ, необходимых для переживания периода низкой солнечной активности и отрицательных температур. Процессы роста замедляются, а закладка и рост рецептакул протекает очень медленно [19; 20]. Поэтому и необходимость в синтезе САК снижается, что приводит к уменьшению их содержания во всех участках таллома. Осенью основная часть САК также содержалась в большем количестве в апексах, но это, скорее всего, является результатом медленного расходования накопленных ранее аминокислот вследствие замедления роста и синтеза белка.

Зимой суммарное содержание САК, как и содержание практически всех идентифицированных аминокислот, в апикальных участках и стволиках у *F. vesiculosus* снижалось по сравнению с осенними значениями, достигая минимума за год. В средней части таллома пул САК, наоборот, увеличивался. Снижение содержания САК в этот период года, вероятно, связано с отсутствием условий для их синтеза и постепенным расходом на закладку и



**Рис. 1.** Содержание суммы САК и доминирующих аминокислот в различных участках таллома *F. vesiculosus*. Данные представлены в виде средних значений  $\pm$  стандартное отклонение ( $n = 3$ ). 1 – отмечены наибольшие значения между участками таллома за сезон, согласно критерию Тьюки – Крамера; 2 – отмечены наибольшие значения между сезонами в одном и том же участке таллома, согласно критерию Тьюки – Крамера.

**Fig. 1.** The content of the total amount of FAAs and dominant amino acids in different parts of the thallus of *F. vesiculosus*. Data are presented as means  $\pm$  standard deviation ( $n = 3$ ). 1 – the highest values between thallus parts per season are noted, according to Tukey-Kramer test; 2 – the highest values between seasons are noted in the same part of the thallus, according to the Tukey-Kramer test.

формирование рецептакул. Процессы метаболизма и роста у *F. vesiculosus* замедлены зимой [19; 20], и, как следствие, отток и перераспределение продуктов фотосинтеза, в том числе САК, тоже будет замедлен или отсутствовать. В результате формируются значительные различия в содержании САК в разных частях таллома (рис. 1). Зимой в наибольшем количестве практически все САК содержались в средней части таллома. Скорее всего, эта часть таллома у *F. vesiculosus* служит для аккумуляции и хранения большей части аминокислот до начала периода роста. У *Macrocistis pyrifera* в январе также было выявлено более высокое содержание САК в пластине по сравнению с основанием [8].

Значительное увеличение доли свободного пролина в стволиках *F. vesiculosus* осенью и зимой (до 36 и 58 % от суммы САК) может быть связано с воздействием низких и отрицательных температур. Показано, что свободный пролин повышает устойчивость растений к низким температурам и, вероятно, выполнял роль криопротектора в клетках водорослей [25; 26]. Возможно, в стволиках *F. vesiculosus* пролин участвует в защите клеток от образования кристаллов льда, способствуя сохранению их целостности. Разрушение клеток стволика может привести к откреплению водоросли от субстрата и вероятной гибели. Чтобы подтвердить криопротекторную роль свободного пролина

в клетках стволиков *F. vesiculosus*, необходимо проведение экспериментальных исследований.

Сравнение полученных в этом исследовании данных с результатами по содержанию и распределению САК в талломе *F. vesiculosus* из района Абрам-Мыс в 2014 г. показало, что в апреле при более высоких температурах внешней среды САК в основном аккумулируются в апикальных участках таллома и рецептакулах [12]. Пониженная температура воды и воздуха в апреле 2016 г. приводила к более низкому содержанию САК во всех участках таллома *F. vesiculosus* (апикальных, талломе, рецептакулах) (рис. 1). Данные по температуре и солености в месте отбора проб в 2014 и 2016 гг. представлены в таблице 2.

Неравномерность в содержании САК внутри таллома наблюдалась у бурых водорослей *Macrocystis pyrifera* и *Ascoseira mirabilis* [7; 10]. Причем у антарктической *A. mirabilis*, как и у исследуемого фукуса, в период активного роста таллома содержание САК повышалось во всех участках таллома, а при замедлении роста – снижалось [10]. У *Laminaria japonica* летом и осенью прослеживалась четкая направленность в содержании САК вдоль таллома: от наибольшего в базальном участке до наименьшего в дистальном [6]. Аналогичное распределение было получено нами у *F. vesiculosus*: летом и осенью содержание САК возрастало от стволика к апексам и рецептакулам (рис. 1). Летом у *F. vesiculosus* с литорали Белого моря тоже определили разное содержание САК в различных частях таллома. Но в отличие от исследуемого фукуса беломорские водоросли отличались высокими количествами САК не только в апексах, но и в стволиках [13]. Различия в распределении САК в талломах фукусов из Белого моря и исследуемых водорослях могут быть связаны с внешними условиями произрастания и с различиями во времени сбора. Важным внешним фактором, который оказывает существенное влияние на содержание САК в растениях, является концентрация неорганического азота в воде [22–24]. Низкие значения данного параметра среды в местах произрастания *F. vesiculosus* в Белом море могли привести к пониженному содержанию САК в средней части таллома водорослей. *Fucus vesiculosus*, исследуемые в данной работе, были собраны в районе Абрам-Мыса Кольского залива, где прибрежные воды испытывают сильную антропогенную нагрузку, в том числе обусловленную эвтрофикацией. Наличие населенного пункта и регулярного

**Таблица 2.** Данные по температуре на момент сбора проб водорослей в 2014 и 2016 гг. в районе Абрам-Мыса (Кольский залив)\*

**Table 2.** Temperature data at the time of algae sampling in 2014 and 2016 in the area of Abram-Mys (Kola Bay)\*

Дата Date	Температура, °C Temperature, °C	
	воды water	воздуха air
14.04.2014	3,5	6,1
15.04.2016	1,3	-1,55

*Примечание.* \* – измерение температуры производили ртутным термометром (модель ТЛ-4, Россия, ТУ 25-2021.003-88) в период отбора проб.

*Note.* \* – temperature was measured with a mercury thermometer (model TL-4, Russia, TU 25-2021.003-88) during sampling.

стока промышленно-бытовых вод вблизи места сбора талломоов обеспечивают круглогодичное присутствие в воде нитратных и аммонийных форм азота [27]. Это способствует более высокому содержанию аминокислот во всех участках таллома *F. vesiculosus* с литорали в районе Абрам-Мыса летом по сравнению с фукусами из Керетской губы Белого моря [13]. Также на различия в содержании и распределении САК у водорослей из Белого и Баренцева морей мог повлиять месяц сбора материала для исследования. В июле, когда отбирали материал на побережье Баренцева моря, водоросли только начинали переходить в фазу накопления запасных веществ для подготовки к зимнему периоду, тогда как *F. vesiculosus* из Белого моря собирали в августе, когда водоросли уже могли накопить какое-то количество запасных веществ (главным образом полисахаридов), что могло повлиять на снижение содержания азотистых соединений в средней части таллома.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разные участки таллома *F. vesiculosus* в основном не отличались по составу пула САК. Но для стволика *F. vesiculosus* было выявлено изменение в составе САК в зависимости от сезона года. Основными доминирующими аминокислотами в составе пула САК в разных участках таллома водоросли являлись глутаминовая кислота, аспарагиновая кислота, аланин, пролин и фенилаланин. Наибольшее содержание как большинства САК, так и их суммы во всех участках таллома было выявлено весной и летом. Наименьшие колебания в содержании отдельных САК и их суммы были опреде-

лены для средней части таллома. Содержание и перераспределение САК между участками таллома *F. vesiculosus* зависели от внешних условий среды, а также от фазы развития водоросли. Средняя часть таллома и стволик у *F. vesiculosus*, вероятно, выступают в роли хранилищ запасного азота, накапливаемого водорослями в виде САК. Содержание и перераспределение САК в талломах *F. vesiculosus* устроено таким образом, чтобы более эффективно использовать доступные и необходимые для успеш-

ного роста и размножения ресурсы и энергию в суровых условиях Арктики.

Работа выполнена в рамках госзадания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, утвержденного для ММБИ РАН, по теме «Донные биоценозы Баренцева моря, его водосборного бассейна и сопредельных вод в современных условиях» (№ государственной регистрации 122020900044-2, № в ГЗ FMEE-2022-0001).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Schmitz K., Lobban C.S. 1976. A survey of translocation in laminariales (Phaeophyceae). *Marine Biology*. 36(3): 207–216. doi: 10.1007/BF00389281
- Lobban C.S., Harrison P.J., Duncan M.J. 1985. *The physiological ecology of seaweeds*. New York, Cambridge University Press: 242 p.
- Raven J.A. 2003. Long-distance transport in non-vascular plants. *Plant, Cell & Environment*. 26(1): 73–85. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.00920.x
- Gómez I., Huovinen P. 2012. Chapter 2. Morpho-functionality of carbon metabolism in seaweeds. In: *Seaweed Biology. Novel Insights into Ecophysiology, Ecology and Utilization*. Berlin, Heidelberg, Springer: 25–46. doi: 10.1007/978-3-642-28451-9\_2
- Diouris M., Floc'h J.Y. 1984. Long-distance transport of <sup>14</sup>C-labelled assimilates in the Fucales: directionality, pathway and velocity. *Marine Biology*. 78(2): 199–204. doi: 10.1007/BF00394701
- Подкорытова А.В. 1980. Динамика некоторых свободных аминокислот ламинарии японской в процессе роста и образования репродуктивной ткани. В кн.: *Исследования по технологии рыбных продуктов*. Владивосток, ТИНРО: 53–57.  
Podkorytova A.V. 1980. [The dynamics of some free amino acids of *Laminaria japonica* in the process of growth and the formation of reproductive tissue]. In: *Issledovaniya po tekhnologii rybnikh produktov*. [Research on technology of fish products]. Vladivostok, TINRO: 53–57. (In Russian).
- Wheeler P.A., North W.J. 1981. Nitrogen supply, tissue composition and frond growth rates for *Macrocystis pyrifera* of the coast of southern California. *Marine Biology*. 64(3): 59–69. doi: 10.1007/BF00394081
- Gerard V.A. 1982. Growth and utilization of internal nitrogen reserves by the giant kelp *Macrocystis pyrifera* in a low-nitrogen environment. *Marine Biology*. 66(1): 27–35. doi: 10.1007/BF00397251
- Nagahisa E., Kanno N., Sato M., Sato Y. 1994. Variations in D-aspartate content with season and part of *Hizikia fusiformis*. *Fisheries Science*. 60(6): 777–779.
- Gómez I., Wiencke C. 1998. Seasonal changes in C, N and major organic compounds and their significance to morpho-functional processes in the endemic Antarctic brown alga *Ascoseira mirabilis*. *Polar biology*. 19(1): 115–124. doi: 10.1007/s003000050222
- Channing D.M., Young G.T. 1953. 503. Amino acids and peptides. Part X. The nitrogenous constituents of some marine algae. *Journal of the Chemical Society*: 2481–2491.
- Klindukh M.P., Obluchinskaya E.D. 2018. A comparative study of free amino acids of the brown alga *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 from the intertidal zone of the Murman Shore, Barents Sea. *Russian Journal of Marine Biology*. 44(3): 232–239. doi: 10.1134/S1063074018030069
- Birkemeyer C., Osmolovskaya N., Kuchaeva L., Tarakhovskaya E. 2019. Distribution of natural ingredients suggests a complex network of metabolic transport between source and sink tissues in the brown alga *Fucus vesiculosus*. *Planta*. 249(2): 377–391. doi: 10.1007/s00425-018-3009-4
- Klindukh M., Ryzhik I., Makarov M. 2022. Changes in physiological and biochemical parameters of Barents Sea *Fucus vesiculosus* Linnaeus 1753 in response to low salinity. *Aquatic Botany*. 176: 103469. doi: 10.1016/j.aquabot.2021.103469
- ГОСТ 33331-2015. Водоросли, травы морские и продукция из них. Методы определения массовой доли воды, золь и посторонних примесей. 2016. М., Стандартинформ: 12 с.  
GOST 33331-2015. *Vodorosli, travy morskije i produktsiya iz nikh. Metody opredeleniya massovoy doli vody, zoly i postoronnikh primesey*. [Algae, sea grasses and products from them. Methods for determining the mass fraction of water, ash and impurities]. 2016. Moscow, Standartinform: 12 p. (In Russian).
- Schmitz K., Srivastava L.M. 1979. Long distance transport in *Macrocystis integrifolia* I. Translocation of <sup>14</sup>C-labelled assimilates. *Plant Physiology*. 63(6): 995–1022.
- Diouris M. 1989. Long-distance transport of <sup>14</sup>C-labelled assimilates in the Fucales: nature of translocated substances in *Fucus serratus*. *Phycologia*. 28(4): 504–511. doi: 10.2216/i0031-8884-28-4-504.1
- Lüning K., Schmitz K., Willenbrink J. 1973. CO<sub>2</sub> fixation and translocation in benthic marine algae. III. Rates and ecological significance of translocation in *Laminaria hyperborea* and *L. saccharina*. *Marine Biology*. 23(4): 275–281. doi: 10.1007/BF00389334
- Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. 2003. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики)*. Апатиты, изд-во КНЦ РАН: 308 с.  
Kuznetsov L.L., Schoschina E.V. 2003. *Fitotsenozy Barentseva morya (fiziologicheskie i strukturnye kharakteristiki)*. [Phytocenoses of the Barents Sea (physiological and structural characteristics)]. Apatity, Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences: 308 p. (In Russian).

20. Ryzhik I.V. 2016. Seasonal variations in the metabolic activity of cells of *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Phaeophyta: Fucales) from the Barents Sea. *Russian Journal of Marine Biology*. 42(5): 433–436. doi: 10.1134/S1063074016050102
21. Nygård C.A., Dring M.J. 2008. Influence of salinity, temperature, dissolved inorganic carbon and nutrient concentration on the photosynthesis and growth of *Fucus vesiculosus* from the Baltic and Irish Seas. *European Journal of Phycology*. 43(3): 253–262. doi: 10.1080/09670260802172627
22. Naldi M., Wheeler P.A. 1999. Changes in nitrogen pools in *Ulva fenestrata* (Chlorophyta) and *Gracilaria pacifica* (Rhodophyta) under nitrate and ammonium enrichment. *Journal of Phycology*. 35(1): 70–77. doi: 10.1046/j.1529-8817.1999.3510070.x
23. Park C.S., Park K.Y., Hwang E.K., Kakinuma M. 2013. Effects of deep seawater medium on growth and amino acid profile of a sterile *Ulva pertusa* Kjellman (Ulvaceae, Chlorophyta). *Journal of Applied Phycology*. 25(3): 781–786. doi: 10.1007/s10811-013-9985-7
24. Angell A.R., Mata L., de Nys R., Paul N.A. 2014. Variation in amino acid content and its relationship to nitrogen content and growth rate in *Ulva ohnoi* (Chlorophyta). *Journal of Phycology*. 50(1): 216–226. doi: 10.1111/jpy.12154
25. Jackson A.E., Seppelt R.D. 1995. The accumulation of proline in *Prasiola crispa* during winter in Antarctica. *Physiologia Plantarum*. 94(1): 25–30. doi: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb00779.x
26. Harris J.P., Logan B.A. 2018. Seasonal acclimatization of thallus proline contents of *Mastocarpus stellatus* and *Chondrus crispus*: intertidal rhodophytes that differ in freezing tolerance. *Journal of Phycology*. 54(3): 419–422. doi:10.1111/jpy.12624
27. Кольский залив: океанография, биология, экосистемы, загрязнители. 1997. Апатиты, изд-во КНЦ РАН: 265 с.  
*Kol'skiy zaliv: okeanografiya, biologiya, ekosistemy, pollutanty*. [Kola Bay: Oceanography, Biology, Ecosystems, Pollutants]. 1997. Apatity, Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences: 265 p. (In Russian).

Поступила 04.08.2022