

УДК [582.272:577.12.04](268.45)

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ПОЛИФЕНОЛОВ В КЛЕТКАХ *FUCUS VESICULOSUS* L. И *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (L.) LE JOLIS В ПЕРИОД ПОЛЯРНОГО ДНЯ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2026 г. И. В. Рыжик^{1,2}, Е. О. Казакова¹, М. П. Клиндух¹

¹Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,
Мурманск, Российская Федерация

²Мурманский арктический университет, Мурманск, Российская Федерация
E-mail: alaria@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.10.2024; после доработки 14.02.2025;
принята к публикации 21.11.2025.

Полифенолы — группа вторичных метаболитов, которые защищают организм от ультрафиолетового излучения, участвуют в метаболизме растения, а также обладают терапевтическими свойствами. Изучение динамики накопления полифенолов в бурых водорослях (Phaeophyceae: Fucales) представляет значительный интерес для понимания механизмов адаптации этих организмов к изменяющимся условиям среды. Цель работы — выявить суточные изменения содержания полифенолов в *Fucus vesiculosus* Linnaeus и *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, произрастающих на побережье Баренцева моря, проанализировать зависимость их накопления от освещённости и температуры, а также определить роль эндогенных ритмов и внешних факторов в регуляции метаболизма полифенолов в клетках. Исследование проведено в июле 2022 и 2023 гг. на побережье Баренцева моря (как в естественной среде, так и в лабораторных условиях). Для анализа содержания полифенолов применён спектрофотометрический метод Фолина — Чокалтеу. Показана значительная суточная динамика полифенолов. Основные изменения содержания веществ происходят в естественных условиях — в дневное время и в период отлива, при осушении талломов. Во время прилива, когда талломы находятся в погружённом состоянии, концентрация полифенолов не изменяется. Содержание полифенолов зависит от сочетанного воздействия уровня освещённости, температуры и чередования периодов погружения и осушения. В лабораторных условиях суточный ритм изменения концентрации полифенолов не сохраняется, что может свидетельствовать о сниженной роли эндогенных ритмов и о главенствующей роли факторов внешней среды в регуляции синтеза полифенолов. Полученные данные расширяют знания о физиолого-биохимических особенностях фукусовых водорослей арктической зоны, а также о механизмах адаптации растений к произрастанию в приливно-отливной зоне морей. Результаты исследования можно использовать при разработке технологии аквакультуры водорослей для получения сырья с заданными свойствами.

Ключевые слова: полифенолы, Fucales, температура, освещённость, приливно-отливной цикл, полярный день, Баренцево море

Полифенолы — вторичные метаболиты разных групп водорослей [Mezghani et al., 2016], которые выполняют широкий спектр функций в растительном организме, от формирования клеточных стенок и защиты от избытка ультрафиолета [Arnold, Targett, 1998, 2000; Pavia, Toth, 2000; Schoenwaelder, 2002; Schoenwaelder, Clayton, 1999; Steinberg, 1988, 1995; Van Alstyne et al., 1999] до участия в процессах регенерации повреждённых участков таллома [Рыжик, Фисак, 2018]

и в формировании механизмов защиты от поедания гидробионтами [Dubois, Iken, 2012]. Наиболее распространённой группой полифенолов у бурых водорослей являются флоротаннины, и зачастую в литературе по бурым водорослям эти два термина используются как синонимы [Arnold, Targett, 1998; Jormalainen et al., 2003]. В клетках они находятся как в связанном виде (входят в состав клеточных стенок), так и в растворимом. Растворимые полифенолы содержатся в физодах — специальных структурах, характерных только для бурых водорослей, которые в талломе локализуются, как правило, в коровом и промежуточном слоях клеток [Schoenwaelder, 2002].

Содержание полифенолов в морских водорослях определяется внутренними и внешними факторами [Reboleira et al., 2021]. К внутренним относят процессы жизненного цикла [Van Alstyne et al., 2001], в том числе репродукцию водорослей [Ragan, Jensen, 1978]. Также к внутренним факторам причисляют локализацию участка и возраст ткани/таллома [Pedersen, 1984]. Немало работ посвящено анализу влияния на накопление полифенолов различных внешних факторов, например изучению воздействия солёности [Ragan, Glombitza, 1986], доступности биогенных элементов [Peckol et al., 1996] и выедания фитофагами [Pavia et al., 1997].

Для водорослей установлено наличие сезонных и суточных колебаний различных функциональных показателей, к примеру физиологической активности, а также содержания фотосинтетических пигментов и полифенолов. Эти изменения позволяют макрофитам успешно существовать в разных условиях среды и сохранять жизнеспособность. Сезонная динамика накопления полифенолов зависит как от видовой специфичности, так и от климатических особенностей региона произрастания [Рыжик, Фисак, 2018; Ткач, Облучинская, 2017; Connan, 2004; Connan et al., 2006; Jennings, Steinberg, 1997]. Суточные ритмы не менее важны, особенно для водорослей приливно-отливной зоны (вследствие нестабильности факторов такой среды). Благодаря взаимодействию эндогенных ритмов и механизмов, отвечающих за формирование быстрых реакций организма на изменения внешних условий, поддерживается гомеостаз.

На сезонные ритмы у макрофитов выявлены чётко выраженные фотопериодические реакции, которые проявляются в изменении физиологической активности и в накоплении тех или иных веществ, участвующих в повышении устойчивости (например, к холоду). Суточные реакции при этом исследованы менее детально. Ранее была установлена суточная динамика метаболической активности, активности ферментов антиоксидантной системы, накопления свободных аминокислот и полифенолов, ритмов деления, спорогенеза и т. д. [Connan et al., 2004; Klindukh et al., 2023; Ryzhik, 2016]. Однако остаётся открытым вопрос: причина этих изменений определяется эндогенными ритмами или реакцией на варьирование силы воздействия фактора? Изучение динамики накопления полифенолов в течение одних суток и более позволяет выявить особенности колебания их концентрации и аспекты регуляции этого процесса (в частности, роль эндогенных ритмов), а отбор макрофитов из одной точки снижает влияние локальных условий места произрастания. Мы получаем возможность сравнить свои результаты с данными аналогичных исследований, выполненных для других регионов, что помогает выявить универсальный характер этих изменений. Понимание механизмов, которые способствуют произрастанию морских водорослей в приливно-отливной зоне, расширяет представления об эволюции популяций морских макрофитов в частности и биоценозов в целом в изменяющихся климатических условиях [Abdala-Díaz et al., 2006; Connan et al., 2004].

Цель работы — выявить суточные изменения содержания полифенолов в клетках *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 и *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, 1863 (Phaeophyceae: Fucales), произрастающих на побережье Баренцева моря, проанализировать зависимость их накопления от освещённости и температуры, а также определить роль эндогенных ритмов и внешних факторов в регуляции метаболизма полифенолов в бурых водорослях.

Полученные данные расширяют понимание процессов регулирования метаболизма и его зависимости от внутренних и внешних факторов, а также будут способствовать выявлению механизмов формирования адаптации водорослей к условиям обитания в приливно-отливной зоне. Поскольку полифенолы обладают антиоксидантной, противовирусной и противовоспалительной активностью и используются в составе лечебных и профилактических средств в пищевой и фармакологической промышленности, необходимо исследовать основные аспекты накопления этих веществ — суточную динамику, влияние факторов среды и т. д. [Боголицын и др., 2018; Aminina et al., 2020]. Результаты могут быть применены для получения сырья с наиболее ценным составом путём корректирования периода и времени добычи макрофитов, а также использованы при разработке технологии выращивания водорослей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор водорослей осуществляли на мурманском побережье Баренцева моря в районе посёлка Дальние Зеленцы (68°97' с. ш., 33°08' в. д.) в июле 2022 и 2023 гг. Исследовали апикальные части таллома *F. vesiculosus* и *A. nodosum*.

Идентификацию видов проводили авторы статьи с использованием полевого атласа [Растения и лишайники, 2016].

В лабораторных условиях очищали талломы от эпифитов; отрезали апикальную часть таллома длиной не более 1 см. Фиксацию проводили жидким азотом в течение 10 мин после отбора проб.

При проведении исследования было поставлено четыре варианта эксперимента для измерения концентрации полифенолов в клетках *F. vesiculosus* и *A. nodosum*.

Fucus vesiculosus. **Вариант 1:** сбор водорослей на литорали проводили каждые 2 ч в течение 24 ч (с 14 по 15 июля 2022 г.). **Вариант 2:** сбор водорослей на литорали осуществляли каждые 2 ч в течение 12 ч (6 июля 2023 г.). Цикл отбора: прилив — отлив — прилив. **Вариант 3:** сбор водорослей на литорали проводили каждые 2 ч в течение 12 ч (13 июля 2023 г.). Цикл отбора: отлив — прилив — отлив.

Для выявления особенностей накопления полифенолов в стабильных условиях предварительно акклиматизированные в течение 3 сут водоросли отбирали по схеме вариантов 2 и 3. Лабораторные условия были следующими: термостатированное помещение, фотопериод 24 ч : 0 ч (свет : темнота), температура воды +10 °С, температура воздуха +8 °С, освещённость (фотосинтетически активная радиация) 1200 ммоль·м⁻²·с⁻¹, постоянное перемешивание воды. Эта часть эксперимента выполнена с целью определить эндогенные ритмы регуляции накопления полифенолов и выявить влияние температуры и уровня освещённости на содержание этих веществ.

Ascophyllum nodosum. Схема **варианта 4** аналогична таковой варианта 2: сбор водорослей осуществляли каждые 2 ч в течение 12 ч (12 июля 2023 г.). Цикл отбора: отлив — прилив — отлив. В этом варианте сравнение с макрофитами в лаборатории не проводили.

В момент отбора проб (каждые 2 ч) измеряли уровень освещённости с помощью квантового радиометра/фотометра LI-185 (LI-COR Biosciences, США). Фиксировали фазу приливно-отливного цикла (по таблицам прилива — отлива, рассчитанным в бесплатной программе WXTide32, <https://www.wxtide32.com/download.html>). Температуру среды, в которой находились водоросли (во время прилива — температуру воды; во время отлива — температуру воздуха), измеряли с помощью ртутного термометра ТЛ-4 (Россия) (ТУ 25-2021.003-88). Также отмечали наличие облачности.

Содержание полифенолов определяли в клетках апикальной части таллома по стандартному методу Фолина — Чокалтеу [Jormalainen et al., 2003; Koivikko et al., 2005].

Предварительно пробы измельчали в фарфоровой ступке с использованием жидкого азота. Экстракцию проводили 3 раза 96%-ным этанолом. Пробы центрифугировали при 12 000 g в течение 10 мин. Супернатанты объединяли.

Для проведения реакции 1,0 мл аликвоты образца смешивали в пробирке с 1,0 мл 1N реагента Фолина — Чокалтеу (PanReac AppliChem, Индия). Смесь выдерживали 3 мин, после чего добавляли 2,0 мл насыщенного раствора Na_2CO_3 . Образцы инкубировали в темноте при комнатной температуре 1 ч и центрифугировали 8 мин (1600 g), затем измеряли поглощение супернатанта при 730 нм на спектрофотометре ПЭ-5400ВИ («Экротхим», Россия).

Расчёт производили по калибровочной кривой, построенной по флороглюцину (1,3,5-trihydroxybenzene, Sigma, Saint Quentin Fallavier, Франция). Общее содержание полифенолов определяли на 1 г сухой массы водорослей.

Измерения проводили в трёх биологических и аналитических повторностях.

Для определения содержания сухого вещества в пробах водорослей апикальные части слоевища после удаления с поверхности капельной влаги взвешивали на весах ВЛТЭ-310 («Госметр», Россия) (точность 0,001 г), высушивали в сушильном шкафу ШС-80-01 СПУ (Россия) в течение 24 ч до постоянного веса при +105 °С и повторно взвешивали. Относительное содержание сухого вещества определяли как соотношение сухой массы образца к сырой.

Для выявления факторов внешней среды, способных оказать воздействие на содержание полифенолов, проводили однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). По результатам дисперсионного анализа между факторами и содержанием полифенолов определяли наличие корреляционной связи с использованием корреляционного коэффициента Спирмена ($p < 0,05$). Статистическую обработку данных проводили в MS Office Excel 2010 и NCSS 11 Statistical Software (NCSS, LLC, <https://statsoftstatistica.ru/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В варианте 1 определяли суточную динамику полифенолов *F. vesiculosus*. Метеорологические условия были следующими. Наблюдения проводили в период полярного дня; освещённость изменялась в пределах 20–1600 ммоль·м⁻²·с⁻¹. Преимущественно погода была солнечной и ясной; в период измерения с 13:00 до 15:00 наступила переменная облачность.

Температура воздуха в дневное время изменялась в пределах +15...+27,8 °С, в ночные часы — +10...+12 °С. Температура поверхностного слоя воды (10–15 см) в течение суток составляла +10...+11 °С.

Солёность воды в период прилива, когда растения находились в погружённом состоянии, — 35 ‰.

Анализ содержания полифенолов в течение 24 ч выявил наличие одновершинной кривой, пик которой приходится на 17:00. Концентрация полифенолов снижается в ночные часы и практически не изменяется на протяжении этого времени суток (рис. 1).

В вариантах 2–4 проводили измерение концентрации полифенолов у *F. vesiculosus* и *A. nodosum* в течение 12 ч в разные периоды приливо-отливного цикла (прилив — отлив — прилив и отлив — прилив — отлив). В случае с *F. vesiculosus* параллельно анализировали растения, предварительно помещённые в лабораторию для выявления эндогенных ритмов в постоянных условиях.

Метеорологические условия в вариантах 2 и 3 (*F. vesiculosus*) имели некоторые различия. Так, освещённость 6 июля (вариант 2) изменялась в пределах от 60 до 500 ммоль·м⁻²·с⁻¹. Температура среды, в которой находились водоросли, составляла +8,2...+9,0 °С. Погода была пасмурной; во второй половине дня периодически были морось и туман. Условия 13 июля (вариант 3) оказались наиболее переменными. Освещённость составляла от 100 до 1800 ммоль·м⁻²·с⁻¹. Температура также изменялась довольно сильно — от +17,1 °С днём до +9,8 °С в вечернее время. На протяжении всего дня наблюдалась переменная облачность. Условия во время отбора проб *A. nodosum* были следующими: ясная, солнечная погода, освещённость 300–1700 ммоль·м⁻²·с⁻¹, температура в диапазоне +13,1...+22,5 °С.

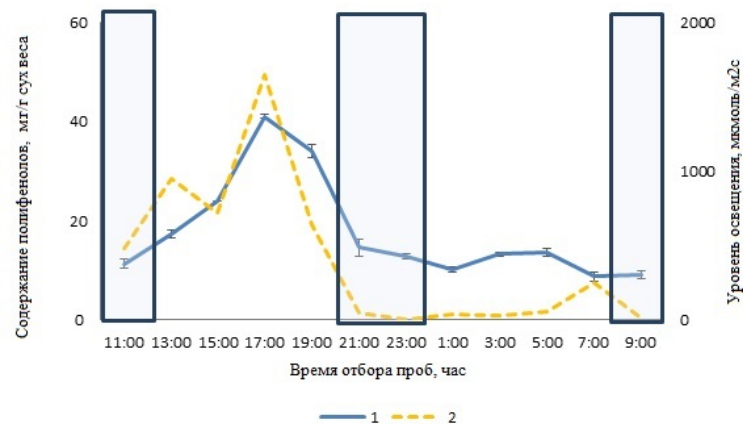


Рис. 1. Изменение концентрации полифенолов (1) в клетках *Fucus vesiculosus* и уровня освещённости (2) в течение 24-часового наблюдения. Прямоугольником выделен период прилива, когда водоросли находятся в воде

Fig. 1. Dynamics of polyphenol accumulation (1) in *Fucus vesiculosus* cells and illuminance (2) within 24 h of observation. The rectangle marks the high tide period when the alga is submerged

Анализ колебания содержания полифенолов в рамках первого полусуточного эксперимента (вариант 2) показал увеличение значения при переходе в воздушную среду (пик в 11:00). В дальнейшем выявлено двукратное снижение концентрации метаболитов — с 16,59 до 7,71 мг·г⁻¹ сухого веса в период осушения. Их содержание при втором погружении сравнивается со значениями, отмеченными для первой точки (9:00) (рис. 2А).

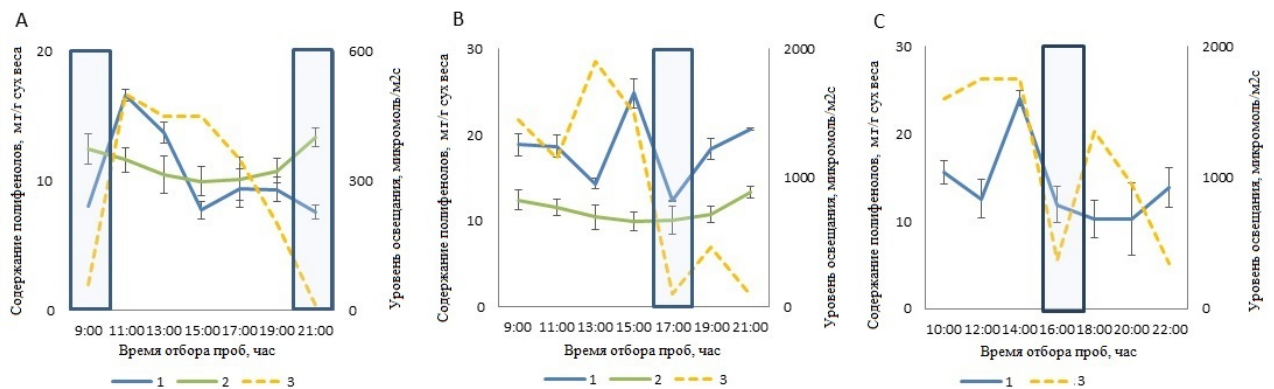


Рис. 2. Изменение концентрации полифенолов в клетках водорослей в течение 12-часового наблюдения: А — *Fucus vesiculosus* (вариант 2, 06.07.2023); В — *F. vesiculosus* (вариант 3, 13.07.2023); С — *Ascophyllum nodosum* (вариант 4, 12.07.2023). 1 — концентрация полифенолов у водорослей в естественных условиях; 2 — концентрация полифенолов у водорослей в лабораторных условиях; 3 — изменение уровня освещённости. Прямоугольником выделен период прилива, когда водоросли находятся в воде

Fig. 2. Dynamics of polyphenol accumulation in algal cells within 12 h of observation: А, *Fucus vesiculosus* (variant 2, 06.07.2023); В, *F. vesiculosus* (variant 3, 13.07.2023); С, *Ascophyllum nodosum* (variant 4, 12.07.2023). 1, polyphenol accumulation in the algae under natural conditions; 2, polyphenol accumulation in the algae in a laboratory; 3, dynamics of illuminance. The rectangle marks the high tide period when the alga is submerged

Во втором полусуточном эксперименте (вариант 3, отлив — прилив — отлив) (рис. 2В) в период отлива выявлен один пик концентрации полифенолов (15:00); это повышение произошло после значительного увеличения освещённости. К моменту наступления прилива (17:00) отмечено уменьшение содержания полифенолов до $11,68 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы.

Для сравнения проанализированы особенности накопления полифенолов у родственного вида *A. nodosum*, обитающего в той же зоне литорали (вариант 4) (рис. 2С). Для него за период наблюдений выделен один пик концентрации метаболитов, который приходится на дневное время и период осушения. К моменту прилива зафиксировано снижение содержания полифенолов до $11,90 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы (рис. 2С). При нахождении водорослей в погружённом состоянии концентрация метаболитов практически не изменялась ни у *F. vesiculosus*, ни у *A. nodosum*; значения находились в диапазоне $10,00\text{--}12,00 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы.

В лабораторных условиях содержание полифенолов в клетках было постоянным в течение всего периода наблюдений (рис. 2А, В). Средняя концентрация у водорослей, находящихся в воде, составляла $11,23 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы (минимальное значение — $9,93 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы; максимальное — $13,34$).

Анализ показал, что в большей степени содержание полифенолов определяется влиянием таких факторов, как температура и освещённость. Так, максимум их накопления приходится на период самых высоких значений температуры и освещённости за день. В суточном эксперименте с *F. vesiculosus* выявлены сильные корреляции ($p > 0,025$) в течение дня и ночи для обоих факторов (табл. 1).

Таблица 1. Корреляционный анализ зависимостей между различными факторами среды и содержанием фенольных соединений в *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* по методу Спирмана

Table 1. Spearman's correlation analysis of relationships between various environmental factors and the content of phenolic compounds in *Fucus vesiculosus* and *Ascophyllum nodosum*

Условия	Фактор		
	Температура среды	Освещённость	Приливно-отливной цикл
<i>F. vesiculosus</i> (24 ч, вариант 1)	0,7**	0,66**	–0,42
<i>F. vesiculosus</i> (12 ч, вариант 2)	–0,51	0,72*	–0,42
<i>F. vesiculosus</i> (12 ч, вариант 3)	0,1	0,1	–0,41
<i>A. nodosum</i> (12 ч, вариант 4)	0,75*	0,41	–0,2

Примечание: * — $p > 0,05$; ** — $p > 0,025$ (статистически значимые величины).

Note: *, $p > 0,05$; **, $p > 0,025$ (statistically significant values).

Анализ 12-часовых измерений показал наличие в варианте 2 средней обратной связи содержания полифенолов с температурой и высокой — с освещённостью. В варианте 3 данная корреляционная связь не выявлена.

Возможной причиной получения таких результатов могут быть разные погодные условия. При суточном измерении зарегистрировано последовательное повышение как температуры, так и освещённости. Погодные условия в варианте 2 характеризовались практически стабильной температурой среды, и на *F. vesiculosus* преимущественно воздействовало изменение уровня освещённости. Обратная ситуация выявлена для *A. nodosum*: освещённость изменялась в меньшей степени, чем температура. Отсутствие корреляции при измерениях в варианте 3 может быть объяснено наличием в период отбора проб переменной облачности на протяжении дня, из-за чего было сложнее уловить связь между динамикой полифенолов и факторами среды. Возможно, концентрация полифенолов зависела от комплекса факторов (от их сочетания и силы воздействия каждого из них).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённое в естественных условиях исследование выявило значительные суточные колебания содержания полифенолов у двух видов бурых водорослей — *F. vesiculosus* и *A. nodosum* — в период полярного дня на побережье Баренцева моря.

Для обоих видов *in situ* показано, что основные изменения концентрации полифенолов происходят в дневные часы в период отлива. В период прилива, независимо от времени его наступления, содержание полифенолов держится на одном уровне, а при переходе водорослей из воздушной среды в водную их концентрация снижается.

Для *F. vesiculosus* обнаружено, что *in vitro* содержание полифенолов в течение суток практически не изменяется.

Регуляция физиологических и биохимических процессов в макрофитах осуществляется за счёт наличия разных типов эндогенных ритмов и/или под воздействием факторов среды.

Эндогенные ритмы запускаются внутренними факторами и корректируются при изменении условий обитания, когда основными биохимическими регуляторами выступают активные формы кислорода. Эти совместные процессы обеспечивают формирование защитных реакций организма [Karapetyan, Dong, 2018]. Отметим, что одни процессы в организме, к примеру изменение активности ферментов, а также деление и рост клеток, регулируются эндогенно, а другие функции зависят преимущественно от изменения уровня воздействия факторов среды.

Как показало данное исследование, синтез полифенолов в большей степени определяется влиянием изменения факторов среды, чем воздействием эндогенных ритмов: при нахождении в стабильных условиях (постоянная температура и уровень освещения, отсутствие осушения) содержание полифенолов практически не меняется.

Однозначного влияния факторов среды выявить не удалось: в одних вариантах оно выражено чётко, а в других подобная зависимость не обнаружена (см. табл. 1). Предполагаем, что на содержание полифенолов влияет сочетание комплекса факторов внешней среды — температуры, освещённости и фазы приливо-отливного цикла.

Возможно, один из ключевых аспектов, определяющих динамику полифенолов в клетках, — это чередование осушения с нахождением макрофитов в водной среде. Важность именно этого фактора в естественных условиях подтверждается выявлением суточных изменений концентрации полифенолов: их динамика в большей степени совпадает с приливо-отливными процессами, чем с изменением фотопериода. Лабораторные исследования также показали, что при отсутствии осушения изменения содержания полифенолов в клетках минимальны.

Ранее отмечено, что концентрация полифенолов в *F. vesiculosus* при длительном нахождении растений в воде без периода осушения снижается [Makarov et al., 2013]. Также показано, что у макрофитов, время от времени подвергающихся осушению, уровень полифенолов выше, чем у тех, которые постоянно погружены в воду [Pavia, Brock, 2000].

В течение суток факторы меняются динамично, поэтому для водорослей должна быть сформирована «сигнальная группа веществ», которая как раз и запускает адаптационные перестройки, чтобы процессы основного метаболизма (синтез белка, деление клеток и т. д.) находились на уровне, необходимом для определённого периода.

Полифенолы выполняют множество функций, в том числе антиоксидантные, и, вероятно, участвуют в запуске процессов перестройки организма при изменении условий обитания.

Суточная динамика полифенолов свойственна разным видам макрофитов. На нескольких видах водорослей, произраставших на различной высоте приливо-отливной зоны южных регионов [Abdala-Díaz et al., 2006; Connan et al., 2007], в частности на *A. nodosum*, было показано,

что концентрация полифенолов меняется в течение суток. В дневное время и в период осушения их содержание было выше, однако чётко выраженного пика, как в нашем исследовании, выявлено не было.

Различия в полученных нами и французскими коллегами [Connan et al., 2007] результатах можно объяснить несколькими причинами — тем, что для анализа были отобраны разные участки слоевища (апекс vs. средняя часть таллома), наблюдением в разные сезоны (июль vs. март) и отличающимися сочетаниями факторов среды (температуры, освещённости и т. д.).

Как продемонстрировали ранее проведённые исследования, апикальная и средняя части таллома отличаются по физиологической зрелости и скорости реакции на изменения факторов среды. В нашем анализе использованы апикальные части, поскольку эти физиологически более молодые участки таллома более чутко реагируют на суточные изменения факторов среды. Накопление полифенолов в основном происходит в тех зонах таллома, которые имеют меньшую прочность (в частности, в апексах) и могут чаще подвергаться повреждающему воздействию травоядных животных [Mannino et al., 2014]. Полифенолы будут выполнять защитную функцию и использоваться клетками для восстановления повреждённых участков [Рыжик, Фисак, 2018].

На примере измерения метаболической активности ранее показано, что характер суточных изменений определяется сезоном [Ryzhik, 2016]. Зависимость суточной динамики полифенолов от сезона также выявлена в работе по изучению *Ericaria selaginoides* (Linnaeus) Molinari & Guiry [в публикации syn. *Cystoseira tamariscifolia* (Hudson) Papenfuss] [Abdala-Díaz et al., 2006]. Там отмечено, что большие колебания показателей свойственны для летних месяцев. Анализ соотношения суточной динамики концентрации полифенолов у *Fucales* Баренцева моря был проведён только в летний период, так как именно он характеризуется максимальной физиологической активностью бурых водорослей.

Отметим, однако, что анализ годовой динамики концентрации полифенолов в водорослях мурманского побережья показал большую зависимость от сезона. Это можно связать с антиоксидантной активностью полифенолов [Рыжик, Фисак, 2018] и с влиянием на синтез полифенолов факторов температуры и освещённости.

Содержание полифенолов у *F. vesiculosus* Баренцева моря изменяется на протяжении года. Так, минимум зафиксирован в зимний и летний периоды, а максимум — в весенний и осенний сезоны.

В весенний период на мурманском побережье регистрируют высокий уровень освещения и УФ-излучения, быстрое увеличение длины светового дня после окончания полярной ночи, а также повышение температуры. Большие дозы освещения могут вызывать оксидативный стресс, однако увеличение содержание полифенолов способно поддерживать высокую интенсивность антиоксидантных процессов в клетках водорослей [Connan et al., 2006, 2007; Gómez, Huovinen, 2010]. В летний сезон концентрация растворимых полифенолов снижается, что может быть обусловлено замедлением ростовых процессов и переключением метаболизма с роста на накопление запасных питательных веществ. Высказано предположение, что полифенолы используются как альтернативные источники азота: обнаружены корреляции между содержанием N в среде и количеством таннинов в клетках [Ilvessalo, Tuomi, 1989; Pavia, Toth, 2000]. В осенние месяцы концентрация полифенолов вновь увеличивается. Вероятно, этот процесс связан с накоплением запасных веществ в период подготовки растений к полярной ночи. Осенью происходит закладка органов размножения *F. vesiculosus*, и накопившиеся за этот сезон полифенолы могут использоваться для строительства клеточных стенок. Кроме того, осенью меняются погодные условия, частыми становятся штормы, повреждающие и обрывающие растения литоральной зоны. С наступлением зимы общая физиологическая активность растений снижается. Уменьшается и концентрация растворимых полифенолов, которые, по-видимому, расходуются как запасные вещества на построение клеточных стенок и поддержание их целостности.

Для *A. nodosum* Баренцева моря максимум количества полифенолов отмечен в октябре [Ткач, Облущинская, 2017]. Для *F. vesiculosus* Балтийского моря показано снижение их содержания в весенний и летний периоды и увеличение в зимний сезон [Rönnberg, Ruokolahti, 1986]. В водорослях Северного моря максимум накопления выявлен в июле [Parys et al., 2009]. Для нескольких видов саргассовых водорослей Японского моря зафиксировано повышение содержания полифенолов в летний период, снижение зимой и накопление к апрелю [Kamiya et al., 2010]. Причины подобных различий могут быть связаны как с особенностями жизненного цикла растений, так и с влиянием комплекса абиотических факторов, характерных для мест обитания водорослей.

В целом в проанализированных работах выявлена зависимость от фотопериода или чередования осушения с погружением либо от обоих параметров [Connan et al., 2007]. Однако в основном эта корреляция имела видоспецифичный характер и определялась горизонтом литорали, на котором произрастали водоросли, а также влиянием факторов *in situ*. Для *E. selaginoides* (syn. *C. tamariscifolia*) в летний сезон установлена отрицательная корреляция суточной динамики полифенолов и уровня освещённости [Abdala-Díaz et al., 2006].

Как отмечено выше, полифенолы выполняют разнообразные функции. Показано их участие в процессах развития растений, фотосинтеза и дыхания, а также в защите от УФ-излучения и фитопатогенов, воздействия низкой и высокой температуры, водного дефицита, повышенной солёности и т. д. [Abdala-Díaz et al., 2006]. Предполагается, что у верхнелиторальных растений [*Pelvetia canaliculata* (Linnaeus) Decaisne et Thuret и *A. nodosum*] благодаря накоплению полифенолов в дневное время обеспечивается защита клеток от избытка освещённости [Abdala-Díaz et al., 2006]. Подобное можно наблюдать и у *F. vesiculosus* Баренцева моря.

Накопление полифенолов в дневное время можно рассматривать как один из механизмов адаптации водорослей и защиты от окислительных процессов, так как полифенолы относятся к компонентам антиоксидантной системы. В таком случае накопление продуктов окисления будет как запускать синтез или усиливать работу ферментов антиоксидантной системы, так и активировать её неферментные компоненты. В ряде работ предполагается, что изменение концентрации полифенолов происходит не за счёт их синтеза *de novo*, а за счёт активации фермента фенолсульфатазы и перевода полифенолов из клеточной стенки в растворимое состояние в цитоплазму [Abdala-Díaz et al., 2006].

Эулиторальные и приливные водоросли [*Fucus spiralis* Linnaeus, *F. vesiculosus* и *A. nodosum*], растущие в условиях высокой суточной освещённости, характеризовались бóльшим содержанием полифенолов, чем водоросли низкой приливной или сублиторальной зоны [*Fucus serratus* Linnaeus, *Bifurcaria bifurcata* R. Ross, *Himanthalia elongata* (Linnaeus) S. F. Gray и *Laminaria digitata* (Hudson) J. V. Lamouroux] [Abdala-Díaz et al., 2006; Connan, 2004; Pavia, Brock, 2000]. Эти данные согласуются с результатами нашего исследования и в целом позволяют предположить, что суточные колебания фенольных соединений в тканях *F. vesiculosus* и *A. nodosum* регулируются освещённостью и температурой *in situ*.

В рамках этой работы мы проводили измерения полифенолов в период полярного дня, когда в течение суток постоянно есть освещение. Однако его уровень в ночные часы снижается; освещённость днём и ночью может различаться в десятки раз. Мы предполагаем, что в основном накопление полифенолов и уменьшение их концентрации определяется сочетанием таких факторов, как освещённость, температура и период осушения или погружения. Динамика содержания полифенолов будет зависеть от того фактора, который в большей степени подвержен изменениям. При достаточно стабильной температуре среды, как в нашем исследовании (практически постоянная температура +8...+9 °С на протяжении периода наблюдений в естественных условиях) (первый полусуточный эксперимент), и при больших колебаниях освещённости ключевое значение имело количество света. При существенных колебаниях обоих

факторов (как, например, 13.07.2023) их воздействие оказывается совместным; выделить силу влияния каждого из них достаточно сложно, что и проявилось в отсутствии корреляции. Кроме того, нам не удалось установить наличие суточных эндогенных ритмов: при нахождении водорослей в постоянных условиях концентрация полифенолов практически не изменялась. Это позволяет предположить, что в основном регуляция содержания полифенолов происходит за счёт сочетания и изменения силы воздействия факторов среды — температуры, освещённости и периода осушения или погружения.

Выводы:

1. Содержание полифенолов в клетках бурых водорослей *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* Баренцева моря имеет значительную суточную динамику, которая в большей степени зависит от действующих факторов среды, чем от наличия эндогенных суточных ритмов.
2. В летний период (полярный день) суточная динамика концентрации полифенолов характеризуется одним чётко выраженным пиком в дневные часы.
3. Основные факторы, влияющие на содержание полифенолов, — это освещённость, температура и чередование осушения с погружением. В период погружения концентрация полифенолов снижается.

Работа выполнена в рамках государственного задания «Мониторинг донных сообществ морей Российской Арктики: экология, биоразнообразие, оценка рисков и рациональное использование гидробионтов» (№ гос. регистрации 125013001157-6, 30.01.2025).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Боголицын К. Г., Дружинина А. С., Овчинников Д. В., Каплицин П. А., Шульгина Е. В., Паршина А. Э. Полифенолы бурых водорослей // *Химия растительного сырья*. 2018. № 3. С. 5–21. [Bogolitsyn K. G., Druzhinina A. S., Ovchinnikov D. V., Kaplitsin P. A., Shulgin E. V., Parshina A. E. Polyphenols of brown algae. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2018, no. 3, pp. 5–21. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2018031898>
2. *Растения и лишайники мурманского побережья Баренцева моря* : полевой атлас. Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2016. 191 с. [*Rasteniya i lishainiki murmanskogo poberezh'ya Barentseva morya* : field atlas. Petrozavodsk : Izd-vo PetrGU, 2016, 191 p. (in Russ.)]
3. Рыжик И. В., Фисак Е. М. Годовая динамика содержания растворимых флоротаннинов в клетках *Fucus vesiculosus* L. и возможное их участие в процессах репарации тканей // *Вопросы современной альгологии*. 2018. № 1 (16). [Ryzhik I. V., Fisak E. M. The annual dynamics of the content of soluble phlorotannins in the cells of *Fucus vesiculosus* L. and their possible role in the repair processes of damaged tissue. *Voprosy sovremennoi algologii*, 2018, no. 1 (16). (in Russ.)]. URL: <http://algology.ru/1248> [accessed: 29.09.2024].
4. Ткач А. В., Облучинская Е. Д. Стерины и полифенолы фукоидов мурманского побережья Баренцева моря // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2017. Т. 20, № 2. С. 326–335. [Tkach A. V., Obluchinskaya E. D. Sterols and polyphenols of fucooids from the Murmansk coast of the Barents Sea. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2017, vol. 20, no. 2, pp. 326–335. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zchv1x>
5. Abdala-Díaz R. T., Cabello-Pasini A., Pérez-Rodríguez E., Conde Álvarez R. M., Figueroa F. L. Daily and seasonal variations of optimum quantum yield and phenolic compounds in *Cystoseira tamariscifolia* (Phaeophyta). *Marine Biology*, 2006, vol. 148, iss. 3, pp. 459–465. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0102-6>
6. Aminina N. M., Vishnevskaya T. I., Karaulova E. P., Epur N. V., Yakush E. V. Prospects for the use of commercial and potentially commercial brown algae of the Far Eastern seas as a source of polyphenols. *Russian Journal of Marine Biology*, 2020, vol. 46, iss. 1, pp. 34–41. <https://doi.org/10.1134/s1063074020010022>
7. Arnold T. M., Targett N. M. Evidence for metabolic turnover of polyphenolics

- in tropical brown algae. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, vol. 26, iss. 6, pp. 1393–1410. <https://doi.org/10.1023/a:1005588023887>
8. Arnold T. M., Targett N. M. Quantifying *in situ* rates of phlorotannin synthesis and polymerization in marine brown algae. *Journal of Chemical Ecology*, 1998, vol. 24, iss. 3, pp. 577–595. <https://doi.org/10.1023/a:1022373121596>
 9. Connan S. *Etude de la diversité spécifique des macroalgues de la Pointe de Bretagne et analyse des composés phénoliques des Phéophycées dominantes*. PhD thesis. Brest, 2004.
 10. Connan S., Delisle F., Deslandes E., Ar Gall E. Intra-thallus phlorotannin content and antioxidant activity in Phaeophyceae of temperate waters. *Botanica Marina*, 2006, vol. 49, iss. 1, pp. 39–46. <https://doi.org/10.1515/bot.2006.005>
 11. Connan E., Deslandes E., Ar Gall E. Influence of day–night and tidal cycles on phenol content and antioxidant capacity in three temperate intertidal brown seaweeds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, vol. 349, iss. 2, pp. 360–365. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.028>
 12. Connan S., Goulard F., Stiger V., Deslandes E., Ar Gall E. Interspecific and temporal variation in phlorotannin levels in an assemblage of brown algae. *Botanica Marina*, 2004, vol. 47, iss. 5, pp. 410–416. <https://doi.org/10.1515/bot.2004.057>
 13. Dubois A., Iken K. Seasonal variation in kelp phlorotannins in relation to grazer abundance and environmental variables in the Alaskan sub-littoral zone. *Algae*, 2012, vol. 27, no. 1, pp. 9–19. <https://doi.org/10.4490/algae.2012.27.1.009>
 14. Gómez I., Huovinen P. Induction of phlorotannins during UV exposure mitigates inhibition of photosynthesis and DNA damage in the kelp *Lessonia nigrescens*. *Photochemistry and Photobiology*, 2010, vol. 86, iss. 5, pp. 1056–1063. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2010.00786.x>
 15. Iivessalo H., Tuomi J. Nutrient availability and accumulation of phenolic compounds in the brown alga *Fucus vesiculosus*. *Marine Biology*, 1989, vol. 101, iss. 1, pp. 115–119. <https://doi.org/10.1007/bf00393484>
 16. Jennings J. G., Steinberg P. D. Phlorotannins versus other factors affecting epiphyte abundance on the kelp *Ecklonia radiata*. *Oecologia*, 1997, vol. 109, iss. 3, pp. 461–473. <https://doi.org/10.1007/s004420050106>
 17. Jormalainen V., Honkanen T., Koivikko R., Eränen J. Induction of phlorotannin production in a brown alga: Defense or resource dynamics? *Oikos*, 2003, vol. 103, no. 3, pp. 640–650. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12635.x>
 18. Kamiya M., Nishio T., Yokoyama A., Yatsuya K., Nishigaki T., Shinya Y., Ohki K. Seasonal variation of phlorotannin in sargassacean species from the coast of the Sea of Japan. *Phycological Research*, 2010, vol. 58, iss. 1, pp. 53–61. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2009.00558.x>
 19. Karapetyan S., Dong X. Redox and the circadian clock in plant immunity: A balancing act. *Free Radical Biology and Medicine*, 2018, vol. 119, pp. 56–61. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2017.12.024>
 20. Klindukh M. P., Ryzhik I. V., Makarov M. V. Influence of environmental factors on the contents of free amino acids in *Fucus vesiculosus* in the Barents Sea during the day. *E3S Web of Conferences*, 2023, vol. 390, iss. 2, art. 05008 (6 p.). <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202339005008>
 21. Koivikko R., Loponen J., Honkanen T., Jormalainen V. Contents of soluble, cell-wall-bound and exuded phlorotannins in the brown alga *Fucus vesiculosus*, with implications on their ecological functions. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, vol. 31, iss. 1, pp. 195–212. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-0984-2>
 22. Makarov M. V., Ryzhik I. V., Voskoboinikov G. M. The effect of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) depth of vegetation in the Barents Sea (Russia) on its morphophysiological parameters. *International Journal on Algae*, 2013, vol. 15, iss. 1, pp. 77–90. <https://doi.org/10.1615/interjalgae.v15.i1.60>
 23. Mannino A. M., Vaglica V., Oddo E. Seasonal variation in total phenolic content of *Dictyopteris polypodioides* (Dictyotaceae) and *Cystoseira amantacea* (Sargassaceae) from the Sicilian coast. *Flora Mediterranea*, 2014, vol. 24, pp. 39–50. <https://doi.org/10.7320/flmedit24.039>
 24. Mezghani S., Dezső C., Bourguiba I., Hohmann J., Mohamed A., Bouaziz M. Characterization of phenolic compounds of *Ulva rigida* (Chlorophyceae) and its antioxidant activity.

- European Journal of Medicinal Plants*, 2016, vol. 12, iss. 1, art. ejmp.22935 (9 p.). <https://doi.org/10.9734/ejmp/2016/22935>
25. Parys S., Kehraus S., Pete R., Küpper F. C., Glombitza K.-W., König G. M. Seasonal variation of polyphenolics in *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae). *European Journal of Phycology*, 2009, vol. 44, iss. 3, pp. 331–338. <https://doi.org/10.1080/09670260802578542>
 26. Pavia H., Brock E. Extrinsic factors influencing phlorotannin production in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, vol. 193, pp. 285–294. <https://doi.org/10.3354/meps193285>
 27. Pavia H., Cervin G., Lindgren A., Åberg P. Effects of UV-B radiation and simulated herbivory on phlorotannins in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, vol. 157, pp. 139–146. <https://doi.org/10.3354/meps157139>
 28. Pavia H., Toth G. B. Influence of light and nitrogen on the phlorotannin content of the brown seaweeds *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus*. *Hydrobiologia*, 2000, vol. 440, iss. 1–3, pp. 299–305. <https://doi.org/10.1023/a:1004152001370>
 29. Peckol P., Krane J. M., Yates J. L. Interactive effects of inducible defense and resource availability on phlorotannins in the North Atlantic brown alga *Fucus vesiculosus*. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, vol. 138, pp. 209–217. <https://doi.org/10.3354/meps138209>
 30. Pedersen A. Studies on phenol content and heavy metal uptake in fucoids. *Hydrobiologia*, 1984, vol. 116, iss. 1–3, pp. 498–504. <https://doi.org/10.1007/bf00027732>
 31. Ragan M. A., Jensen A. Quantitative studies on brown algal phenols. II. Seasonal variation in polyphenol content of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. and *Fucus vesiculosus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1978, vol. 34, iss. 3, pp. 245–258. [https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(78\)80006-9](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(78)80006-9)
 32. Ragan M. A., Glombitza K. W. Phlorotannins, brown algal polyphenols. In: *Progress in Phycological Research* / F. E. Round, D. J. Chapman (Eds). Bristol, UK : Biopress, 1986, vol. 4, pp. 129–241.
 33. Reboleira J., Silva S., Chatzifragkou A., Niranjana K., Lemos M. F. L. Seaweed fermentation within the fields of food and natural products. *Trends in Food Science & Technology*, 2021, vol. 116, pp. 1056–1073. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.08.018>
 34. Rönnberg O., Ruokolahti C. Seasonal variation of algal epiphytes and phenolic content of *Fucus vesiculosus* in a northern Baltic archipelago. *Annales Botanici Fennici*, 1986, vol. 23, no. 4, pp. 317–323.
 35. Ryzhik I. V. Seasonal variations in the metabolic activity of cells of *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Phaeophyta: Fucales) from the Barents Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2016, vol. 42, iss. 5, pp. 433–436. <https://doi.org/10.1134/s1063074016050102>
 36. Schoenwaelder M. E. A. The occurrence and cellular significance of physodes in brown algae. *Phycologia*, 2002, vol. 41, iss. 2, pp. 125–139. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-41-2-125.1>
 37. Schoenwaelder M. E. A., Clayton M. N. The presence of phenolic compounds in isolated cell walls of brown algae. *Phycologia*, 1999, vol. 38, iss. 3, pp. 161–166. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-38-3-161.1>
 38. Steinberg P. D. Effects of quantitative and qualitative variation in phenolic compounds on feeding in three species of marine invertebrate herbivores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1988, vol. 120, iss. 3, pp. 221–237. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90003-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90003-2)
 39. Steinberg P. D. Seasonal variation in the relationship between growth rate and phlorotannin production in the kelp *Ecklonia radiata*. *Oecologia*, 1995, vol. 102, iss. 2, pp. 169–173. <https://doi.org/10.1007/bf00333248>
 40. Van Alstyne K. L., McCarthy III J. J., Husted C. L., Duggins D. O. Geographic variation in polyphenolic levels of Northeastern Pacific kelps and rockweeds. *Marine Biology*, 1999, vol. 133, iss. 2, pp. 371–379. <https://doi.org/10.1007/s002270050476>
 41. Van Alstyne K. L., Whitman S. L., Ehlig J. M. Differences in herbivore preferences, phlorotannin production, and nutritional quality between juvenile and adult tissues from marine brown algae. *Marine Biology*, 2001, vol. 139, iss. 1, pp. 201–210. <https://doi.org/10.1007/s002270000507>

**DAILY DYNAMICS OF POLYPHENOL ACCUMULATION
IN CELLS OF *FUCUS VESICULOSUS* L.
AND *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (L.) LE JOLIS
DURING THE POLAR DAY ON THE BARENTS SEA COAST**

I. Ryzhik^{1,2}, E. Kazakova¹, and M. Klindukh¹

¹Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation

²Murmansk Arctic University, Murmansk, Russian Federation

E-mail: alaria@yandex.ru

Polyphenols are a group of secondary metabolites that protect the organism from ultraviolet radiation, participate in plant metabolism, and also have therapeutic properties. Studying the dynamics of polyphenol accumulation in brown algae (Phaeophyceae: Fucales) is of considerable interest for understanding the mechanisms of their adaptation to changing environment. The aim of the work is to reveal daily changes in polyphenol content in cells of *Fucus vesiculosus* Linnaeus and *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis inhabiting the Barents Sea coast, to analyze the dependence of their accumulation on light and temperature, and to determine the role of endogenous rhythms and external factors in the regulation of polyphenol metabolism in cells. The study was carried out in July 2022 and 2023 on the Barents Sea coast (both in the natural environment and in a laboratory). The Folin–Ciocalteu spectrophotometric method was used to analyze polyphenol content. The significant daily dynamics of polyphenols was shown. The key changes in their content occur in the natural environment: during the daytime and during low tide, when thalli dry out. During high tide, when thalli are submerged, the concentration of polyphenols does not change. Polyphenol content depends on a combination of light level, temperature, and cycles of drying and rewetting. In a laboratory, the daily rhythm of changes in polyphenol concentration is not preserved, which may indicate a reduced role of endogenous rhythms and the predominant role of environmental factors in the regulation of polyphenol synthesis. The data obtained expand information on Fucales physiological and biochemical features in the Arctic zone, as well as on mechanisms of algal adaptation to the tidal zone of seas. The results can be used in the development of algae aquaculture technology to obtain raw materials with desired properties.

Keywords: polyphenols, Fucales, temperature, light conditions, tidal cycle, polar day, Barents Sea