

УДК 582.272.74-113(268.45)

## СОДЕРЖАНИЕ МЕТАБОЛИТОВ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ БУРОЙ ВОДОРОСЛИ *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (L.) LE JOLIS В УСЛОВИЯХ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2026 г. А. В. Даурцева<sup>1,2</sup>, Е. Д. Облучинская<sup>1,2</sup>, С. В. Колбеева<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,  
Мурманск, Российская Федерация

<sup>2</sup>Мурманский арктический университет, Мурманск, Российская Федерация  
E-mail: [tav.mmbi@yandex.ru](mailto:tav.mmbi@yandex.ru)

Поступила в редакцию 04.08.2025; после доработки 26.01.2026;  
принята к публикации 12.02.2026.

Бурая водоросль *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis является ценным продуцентом биологически активных веществ, а также важным звеном в экосистеме Баренцева моря. Изучение биомассы водорослей и определение её энергетической ценности актуальны для оценки общего состояния вида в экосистеме и его ресурсного потенциала. Для лучшего понимания изменений, происходящих в *A. nodosum* в промысловый летне-осенний период, важно проанализировать аллокацию метаболитов по таллому и вклад различных структур в общую биомассу. В ходе работы биохимические показатели (общий белок, липиды, углеводы, полифенолы, хлорофилл *a* и *c*, сумма каротиноидов и фукоксантин) исследованы по общепринятым методикам. Определена натурная и камеральная биомасса, на основе полученных данных рассчитана энергетическая ценность и энергетический эквивалент биомассы. Для сбора *A. nodosum* выбраны две губы Баренцева моря, расположенные близко друг к другу, но различающиеся по гидрологическим условиям, — губа Завалишина и губа Корабельная, где аскофиллум формирует плотные заросли на литорали. Пик биомассы в обеих губах выявлен в июне, различия в значениях минимальны, среднее для двух мест — 25 кг·м<sup>-2</sup>. Энергетический эквивалент в этот период не одинаков: в образцах из губы Завалишина показатель выше в 1,4 раза, чем в образцах из губы Корабельная, а показатель зольности ниже в 1,4 раза. Также в водорослях из губы Завалишина отмечено большее содержание полифенолов и фукоксантина. Рассмотрено распределение биологически активных соединений по функционально дифференцированным зонам таллома (рецептакулам, апексам и остальному таллому), а также в зависимости от фазы размножения (фертильные либо стерильные водоросли) и от абиотических условий местообитания (проанализирован комплекс факторов — солёность, температура и прибойность, или волновой режим). Установлены закономерности распределения метаболитов в *A. nodosum* Баренцева моря под воздействием трёх факторов: зоны таллома, фазы развития и местообитания. Зона таллома оказывала значительное влияние на аллокацию фукоксантина, белков, липидов, углеводов, хлорофилла *c*, хлорофилла *a* и суммы каротиноидов. Местообитание существенно воздействовало на содержание полифенолов, белков и фукоксантина, а также на уровень углеводов и липидов. Фаза размножения водорослей оказала значительное влияние на содержание белков, полифенолов, хлорофилла *c* и липидов.

**Ключевые слова:** *Ascophyllum nodosum*, биомасса, энергетическая ценность биомассы, белок, углеводы, липиды, пигменты, полифенолы

Бурые водоросли (Phaeophyceae) являются одной из наиболее продуктивных групп морских макрофитов и играют важную роль в прибрежных экосистемах. Их высокая продукция обеспечивает значительный вклад в круговорот веществ и энергии в прибрежных экосистемах,

а также создаёт основу для развития многих морских сообществ. Кроме того, бурые водоросли являются перспективным объектом для промышленного использования как источник биомассы, биологически активных веществ и других продуктов.

В этом контексте особый интерес представляет *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis — вид, который включён в перечень водных биоресурсов, подлежащих промысловому использованию, распоряжением Правительства РФ от 18.11.2017 № 2569-р [2026]. Исследования последних лет демонстрируют его высокую метаболическую активность и способность к синтезу как первичных метаболитов (белки, липиды и углеводы), так и вторичных (в том числе полифенолов и фукоксантина) [Pereira et al., 2020]. Однако таллом бурых водорослей является морфологически и функционально неоднородным и состоит из участков, выполняющих разные физиологические задачи. Пространственное разделение метаболитов по таллому повышает общую эффективность функционирования организма: ресурсы направляются в те зоны, где они наиболее востребованы. Несмотря на накопленные данные о химическом составе *A. nodosum* [Даурцева, 2018; Облущинская, 2024; Obluchinskaya et al., 2024; Pereira et al., 2020], остаётся малоизученным распределение биологически активных соединений по функционально дифференцированным зонам таллома — рецептакулам, отвечающим за функцию размножения, апексам, являющимся зонами активного роста, и остальному таллому, выполняющему опорную функцию, а также осуществляющему фотосинтез и запасание веществ.

Недостаточно сведений и об энергетической ценности различных зон таллома, хотя такие данные востребованы для производственных расчётов, для оценки пищевой и кормовой ценности и для моделирования трофических связей [Горбатенко, 2018].

Особенно слабо изучены в этом контексте арктические популяции, в том числе из Баренцева моря, несмотря на их промышленный потенциал.

Анализ изменений содержания метаболитов (полифенолов и пигментов), связанных с фазами репродукции у макрофитов, имеет ключевое значение для выявления факторов, регулирующих продуктивность морских водорослевых сообществ в течение их вегетационного цикла. Фитохимический состав водорослевого сырья характеризуется высокой изменчивостью, обусловленной как внутренними факторами (стадии развития и репродуктивные фазы), так и внешними условиями (особенности местообитания и сезонность сбора). Бурые водоросли, в частности *A. nodosum*, чутко реагируют на изменения факторов среды, среди которых важную роль играет гидродинамика. Прибойность, или волновой режим, влияет на их биохимический состав, морфологию и устойчивость, часто оказывая более значимое воздействие, чем температура или солёность.

Практическая ценность исследования связана с возможностью оптимизации промышленного использования *A. nodosum*. Крайне важно изучить возрастные особенности растений, поскольку основной промышленный интерес представляют особи старше 4–5 лет, на которые приходится главная репродуктивная нагрузка [Шошина, 1998; Шошина, Капков, 2014]. Длина таких особей сопоставима с расстоянием, на котором срезают водоросли при их промышленном сборе (около 30 см от подошвы) [Case Studies, 1987].

Таким образом, результаты комплексного изучения *A. nodosum* открывают перспективы развития биотехнологических производств и рационального использования морских ресурсов.

Цель исследования — провести сравнительный анализ химического состава различных функционально дифференцированных зон таллома *Ascophyllum nodosum* (рецептакулы, апексы и таллом без апикальной зоны) и изучить распределение биомассы и её энергетической ценности на примере образцов из губы Завалишина и губы Корабельная (губа Териберская Баренцева моря).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлись бурые водоросли *A. nodosum*, которые произрастают в двух губах Баренцева моря, расположенных близко друг к другу, но различающихся по гидрологическим условиям, — в губе Завалишина и губе Корабельная. По нашим данным, на изученных участках литорали *A. nodosum* формирует самостоятельные заросли с проективным покрытием 80–100 % и талломы достигают наибольшей длины. На других участках губы Териберская этот вид встречается отдельными группами в составе фукусовых сообществ литорали; длина водоросли, как правило, составляет около 30 см, а биомасса —  $0,5 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-2}$ .

Губа Завалишина вдаётся в южный берег восточного района внешней части губы Териберская и характеризуется наличием каменистого берега с преобладанием скруглённых валунов. Степень прибойности мы оценивали по совокупности признаков — по степени открытости акватории, экспозиции берега к преобладающим ветрам и высоте прибойных волн. Литораль относительно открыта для воздействия волн, однако здесь, в отличие от участков полностью открытого побережья Баренцева моря, которые подвержены воздействию штормовых волн с большой разгонной акваторией, интенсивность прибойных процессов несколько ниже за счёт расположения и конфигурации губы, что позволяет отнести участок к зоне умеренной прибойности (табл. 1). Глубины в средней части губы достигают 15 м, а средняя амплитуда приливов в акватории составляет около 4 м, что способствует регулярному обновлению воды и поддержанию динамичного гидрологического режима. В губе Корабельная, расположенной во внутренней части губы Териберская, бурые водоросли были собраны на обращённой к берегу части небольшого островка, находящегося недалеко от основного песчаного берега. Эта зона достаточно хорошо защищена от прямого воздействия открытого моря, что определяет её слабую прибойность (см. табл. 1). Глубины в центральной части губы Корабельная составляют около 7–8 м, что также способствует снижению волнового воздействия на литораль.

**Таблица 1.** Абиотические характеристики мест сбора бурых водорослей

**Table 1.** Abiotic characteristics of the brown alga sampling sites

Время сбора	Место сбора	Солёность, ‰	Температура, °С	Прибойность
Сентябрь 2023 г.	Губа Завалишина	$20,2 \pm 0,2$	$+11,8 \pm 0,1$	Умеренная
	Губа Корабельная	$33,8 \pm 0,1$	$+11,8 \pm 0,2$	Слабая
Июнь 2024 г.	Губа Завалишина	$8,1 \pm 0,1$	$+6,9 \pm 0,1$	Умеренная
	Губа Корабельная	$13,0 \pm 0,1$	$+6,9 \pm 0,1$	Слабая
Июль 2024 г.	Губа Завалишина	$27,2 \pm 0,2$	$+12,0 \pm 0,2$	Умеренная
	Губа Корабельная	$32,1 \pm 0,2$	$+10,0 \pm 0,1$	Слабая

В момент сбора проб определяли температуру и солёность. По данным наших измерений, солёность в губе Завалишина была ниже, чем в губе Корабельная, а температура воды значительно не различалась в период работ (табл. 1).

Материал собирали в периоды начала цикла размножения водорослей (сентябрь 2023 г.), его пика (июнь 2024 г.) и окончания (июль 2024 г.) в соответствии с методикой гидробиологических работ [Изучение экосистем, 2005]. Водоросли собирали в период отлива. Солёность определяли рефрактометрическим солемером (RHS-10ATC, Китай), температуру — ртутным термометром (ТЛ-4, Россия). Прибойность литорали оценивали визуально по шкале Гурьяновой с соавторами [Изучение экосистем, 2005].

В поясе *A. nodosum* закладывали площадки  $0,25 \text{ м}^2$  ( $50 \times 50 \text{ см}$ ). Все прикреплённые водоросли в пределах каждой площадки выкашивали. Биомассу (сырую, натурную массу растений,  $\text{кг}\cdot\text{м}^{-2}$ ) определяли сразу после срезания *A. nodosum* взвешиванием (электронные весы WH-A08)

с точностью до 0,005 кг. Зелёные части растения после срезания очень быстро теряют влагу, и взвешивание, проведённое в разные, хотя и близкие сроки, даёт различные результаты. Именно поэтому мы выполнили сравнение биомассы только что срезанных водорослей и камеральной биомассы, то есть суммы индивидуальных биомасс очищенных от эпифитов талломов, которые были доставлены в лабораторию. Кроме индивидуальной биомассы и сырой камеральной биомассы ( $\text{кг}\cdot\text{м}^{-2}$ ), после доставки в лабораторию определяли количество особей для расчёта плотности поселений ( $\text{экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ). Далее от талломов отделяли рецептакулы и апексы, а после взвешивали все части по отдельности на лабораторных весах ВЛТЭ-210 («Госметр», Россия) с точностью до 0,001 г для определения вклада биомассы каждой части в общую биомассу в процентах (%). Затем образцы замораживали и хранили при температуре  $-18\text{ }^\circ\text{C}$  (морозильный ларь Derby F30B) для последующего анализа химического состава.

Продукционные характеристики оценивали по сырой и сухой биомассе водорослей в летне-осенний период, по энергетическому эквиваленту биомассы и по биохимическому составу функционально дифференцированных зон таллома.

Среднюю пробу для биохимического анализа отбирали методом квартования (ГОСТ 12536-79).

Экстракцию пигментов проводили 70%-ным ацетоном по модифицированной нами методике, описанной ранее [Даурцева, 2018; Connan, 2015]. Содержание пигментов в экстрактах определяли спектрофотометрически. Спектры получали на спектрофотометре Nicolet Evolution 500 (Spectronic Unicam) в четырёхкратной повторности. Содержание хлорофилла *a* и *c*, фукоксантина и суммы каротиноидов определяли согласно литературе [Connan, 2015; Vilg et al., 2015; Wang et al., 2018].

Общую сумму липидов устанавливали после полного извлечения липидных фракций экстрагентами различной полярности с последующим определением суммарной фракции гравиметрическим методом [Методы определения продукции, 1968].

Белок определяли методом Лоури с применением реактива Фолина, предварительно удалив пигменты [Методы физиолого-биохимического исследования, 1975; Промысловые, 1998; Lowry et al., 1951].

Для анализа общего содержания нейтральных углеводов использовали фенол-серноокислотный метод [DuBois et al., 1956].

Общую сумму полифенолов определяли спектрофотометрически при 750 нм с применением реагента Фолина — Чокалтеу по общепринятым методикам [Ford et al., 2019; Van Alstyne, 1995]. В качестве стандарта использовали флороглюцин (Sigma-Aldrich, Германия). Содержание полифенолов выражали в эквиваленте флороглюцина в  $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$  от абсолютно сухой массы водорослей (далее — а. с. м.).

Метод определения общей золы основан на установлении массы золы в водоросли после сжигания органических веществ в навеске [ГОСТ 26185-84, 2018].

Энергетическую ценность водорослей ( $\text{ккал}\cdot\text{г}^{-1}$ ) вычисляли по формуле с учётом общепринятых значений удельной калорийности белков (Б), липидов (Л) и углеводов (У) [Методы определения продукции, 1968]:  $(5,65 \text{ Б} + 4,10 \text{ У} + 9,45 \text{ Л}) / 100$ .

Энергетический эквивалент биомассы определяли на основе полученных данных по биомассе и энергетической ценности с учётом влажности ( $\text{ккал}\cdot\text{м}^{-2}$ ).

Все измерения проведены в трёхкратной повторности. Результаты выражены в  $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$  а. с. м.

Для статистического анализа применяли программное обеспечение Statistica и IBM SPSS Statistics. Для расчётов и построения графиков использовали MS Office Excel. Во всех случаях для обработки данных применяли описательную статистику. Проверку на соответствие нормальному распределению проводили с использованием критерия Шапиро — Уилка (Shapiro–Wilk

*W* test). Для выборок с признаками нормального распределения применяли однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). При выявлении статистически значимого влияния фактора проводили парные сравнения методом Тьюки (Tukey's HSD test). В случаях нарушения нормальности данных использовали непараметрические тесты: Wilcoxon signed-rank test — для парных (связанных) измерений, Kruskal–Wallis test — для несвязанных групп (с последующим применением Mann–Whitney *U* test для парных сравнений). Для оценки влияния нескольких факторов, таких как местообитание, зона таллома и фаза размножения водорослей, на распределение метаболитов проводили многофакторный дисперсионный анализ (MANOVA). Статистически значимыми считались различия при  $p < 0,05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты определения биомассы *A. nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (Баренцево море) представлены в табл. 2. Установлено, что сырая биомасса свежих водорослей в губе Завалишина выше камеральной в 1,04–1,08 раза ( $p = 0,03$ , Wilcoxon signed-rank test), а в губе Корабельная — в 1,06–1,15 раза ( $p = 0,01$ , Wilcoxon signed-rank test). Несмотря на то, что уровень влажности водорослей на литорали различается, динамика расчётной биомассы сухого вещества не отличается от динамики сырой биомассы.

**Таблица 2.** Результаты определения биомассы *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)

**Table 2.** Results of determination of *Ascophyllum nodosum* biomass in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Показатель	Губа Завалишина			Губа Корабельная		
	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.
Биомасса сырая (натурная), кг·м <sup>-2</sup>	15,91 ↓ ± 0,58	25,03 ↑ ± 0,24	23,28 ± 0,80	14,88 ± 0,47	25,96 ↑ ± 0,69	14,13 ↓ ± 0,23
Биомасса сырая (камеральная), кг·м <sup>-2</sup>	14,78 ↓ ± 0,53	23,77 ↑ ± 0,45	21,76 ± 0,75	13,91 ± 0,45	23,04 ↑ ± 0,69	13,27 ↓ ± 0,20
Биомасса сухого вещества, кг·м <sup>-2</sup>	4,86 ↓ ± 0,17	13,53 ↑ ± 0,26	8,56 ± 0,29	8,29 ± 0,26	12,87 ↑ ± 0,39	4,55 ↓ ± 0,70
Плотность поселения (численность), экз.·м <sup>-2</sup>	8288 ↑ ± 166	4486 ± 209	4150 ↓ ± 165	2673 ± 96	2877 ↑ ± 47	1046 ↓ ± 14
Влажность средняя, %	67,13 ↑ ± 0,55	54,07 ↓ ± 0,82	60,66 ± 0,52	67,36 ± 0,70	78,58 ↑ ± 0,74	65,68 ↓ ± 0,56

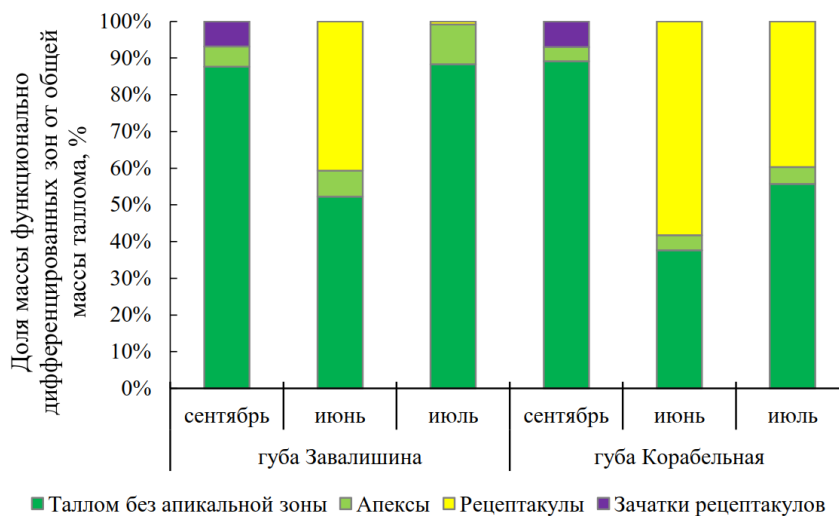
**Примечание:** ↓ — минимальные значения в строке; ↑ — максимальные значения в строке.

**Note:** ↓ are the minimum values in the row; ↑ are the maximum values in the row.

Диапазон значений сырой биомассы *A. nodosum* на литорали губы Завалишина — от 15,91 до 25,03 кг·м<sup>-2</sup>. Максимум, 25,03 кг·м<sup>-2</sup>, зарегистрирован в июне. Пик сырой биомассы образцов водорослей в губе Корабельная, 25,96 кг·м<sup>-2</sup>, также приходится на июнь. В июле значение было минимальным — 14,13 кг·м<sup>-2</sup>. При этом у образцов из губы Корабельная характер изменений плотности поселения соответствует динамике биомассы, а для губы Завалишина максимальная плотность поселения отмечена в сентябре, когда биомасса невысока. Наименьшая биомасса сухого вещества водорослей выявлена в губе Завалишина в сентябре (4,86 кг·м<sup>-2</sup>) и в губе Корабельная в июле (4,55 кг·м<sup>-2</sup>). Биомасса сухого вещества образцов в обеих акваториях была максимальной в июне — в период, когда водоросли находятся в фазе максимального развития рецептакулов.

Водоросли из губы Завалишина характеризуются более высокой плотностью поселения на протяжении всего периода наблюдений. Пик приходится на сентябрь и составляет 8288 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>. У образцов из губы Корабельная значения существенно ниже — 1046–2877 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>.

Для определения соотношения функционально дифференцированных зон таллома *A. nodosum* (апексов и рецептакулов относительно остального таллома) из губы Завалишина и губы Корабельная были отобраны растения старше четырёх лет. После разделения таллома была установлена масса каждой зоны и среднее процентное соотношение вегетативных и генеративных зон таллома. Результаты определения аллокационного спектра представлены на рис. 1.



**Рис. 1.** Аллокационный спектр динамики биомассы вегетативно-генеративного таллома *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)

**Fig. 1.** Allocation spectrum of the biomass dynamics for *Ascophyllum nodosum* vegetative-generative thallus in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Определение аллокационного спектра биомассы вегетативно-генеративного таллома *A. nodosum* показывает, что на зону таллома приходится 37–89 % общей биомассы, на апикальную зону — 3–7 %, на генеративную зону — 7–58 %. В июне генеративная часть была представлена зрелыми рецептакулами и вносила существенный вклад в общую биомассу талломов: её доля составила 41 % от общей массы талломов бурых водорослей из губы Завалишина и 58 % от общей массы талломов из губы Корабельная.

В табл. 3 представлены сведения о содержании первичных метаболитов — белков, липидов и углеводов — в функционально дифференцированных зонах таллома *A. nodosum*. На основе этих данных была рассчитана энергетическая ценность (энергоёмкость) каждой зоны в ккал $\cdot$ г<sup>-1</sup>.

Содержание белка в образцах водорослей варьировало от 20,55 до 79,41 мг $\cdot$ г<sup>-1</sup> а. с. м. В среднем водоросли из губы Завалишина характеризовались более высокими значениями, чем водоросли из губы Корабельная, причём количество белка в сентябре во всех частях таллома достигло максимума — 60,73–79,41 мг $\cdot$ г<sup>-1</sup> а. с. м. Рецептакулы содержали больше белка в сентябре, чем в июне и июле.

Общее количество липидов в разных частях таллома аскофиллума варьировало от 5,19 до 31,30 мг $\cdot$ г<sup>-1</sup> а. с. м. Рецептакулы в среднем содержали больше липидов, чем другие зоны таллома, причём особенно существенными и статистически достоверными ( $p = 0,01$ , Tukey's HSD test)

были различия в июне в губе Завалишина (в 2,5–4 раза) и в июле в губе Корабельная (в 2,8–4 раза). При сравнении апексов и таллома без апикальной зоны отмечено, что количество липидов в апексах было в 1,4 раза больше ( $p = 0,001$ , Tukey's HSD test).

Углеводы преобладали в составе исследуемых образцов (см. табл. 3). Таллом без апикальной зоны содержал большее их количество ( $487,7\text{--}773,9 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$  а. с. м.), чем другие зоны ( $354,4\text{--}618,5 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$  а. с. м.). В сентябре и июне в апексах углеводов было меньше, чем в рецептакулах; в июле зафиксировано противоположное распределение.

Диапазоны значений энергетической ценности *A. nodosum*, рассчитанные по данным о содержании белков, липидов и углеводов в разных частях таллома, были следующими:  $1,91\text{--}3,13 \text{ ккал}\cdot\text{г}^{-1}$  для рецептакулов,  $1,86\text{--}2,67 \text{ ккал}\cdot\text{г}^{-1}$  для апексов и  $2,17\text{--}3,41 \text{ ккал}\cdot\text{г}^{-1}$  для талломов.

**Таблица 3.** Содержание белков, липидов и углеводов и энергетическая ценность функционально дифференцированных зон таллома *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)

**Table 3.** Content of proteins, lipids, and carbohydrates, and energy value of functionally differentiated thallus zones of *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Показатель	Функционально дифференцированная зона таллома	Губа Завалишина			Губа Корабельная		
		Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.
Белки, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.	Рецептакулы	79,41 $\uparrow$ $\pm$ 0,93	45,64 $\downarrow$ $\pm$ 0,17	53,48 $\pm$ 0,01	55,95 $\uparrow$ $\pm$ 0,01	44,75 $\pm$ 0,02	35,60 $\downarrow$ $\pm$ 0,06
	Апексы	60,73 $\uparrow$ $\pm$ 0,35	40,77 $\downarrow$ $\pm$ 0,14	46,28 $\pm$ 0,05	23,33 $\downarrow$ $\pm$ 0,02	41,44 $\uparrow$ $\pm$ 0,12	24,93 $\pm$ 0,88
	Талломы без апикальной зоны	76,39 $\uparrow$ $\pm$ 0,39	29,03 $\downarrow$ $\pm$ 0,26	49,59 $\pm$ 0,03	21,81 $\pm$ 0,05	21,95 $\uparrow$ $\pm$ 0,08	20,55 $\downarrow$ $\pm$ 0,44
Липиды, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.	Рецептакулы	15,82 $\downarrow$ $\pm$ 0,02	24,66 $\uparrow$ $\pm$ 0,13	16,58 $\pm$ 0,03	8,59 $\downarrow$ $\pm$ 0,03	20,62 $\pm$ 0,06	31,30 $\uparrow$ $\pm$ 0,21
	Апексы	15,90 $\uparrow$ $\pm$ 0,01	10,35 $\downarrow$ $\pm$ 0,06	15,26 $\pm$ 0,01	8,35 $\downarrow$ $\pm$ 0,02	8,39 $\downarrow$ $\pm$ 0,02	10,99 $\uparrow$ $\pm$ 0,05
	Талломы без апикальной зоны	13,21 $\uparrow$ $\pm$ 0,01	8,09 $\downarrow$ $\pm$ 0,07	11,91 $\pm$ 0,01	5,37 $\pm$ 0,01	5,19 $\downarrow$ $\pm$ 0,09	7,81 $\uparrow$ $\pm$ 0,07
Углеводы, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.	Рецептакулы	618,51 $\uparrow$ $\pm$ 0,28	504,42 $\pm$ 0,70	354,46 $\downarrow$ $\pm$ 0,35	526,5 $\uparrow$ $\pm$ 0,25	434,3 $\pm$ 0,47	486,1 $\downarrow$ $\pm$ 0,90
	Апексы	521,93 $\pm$ 0,42	434,2 $\downarrow$ $\pm$ 0,67	552,15 $\uparrow$ $\pm$ 0,35	403,17 $\pm$ 0,10	389,1 $\downarrow$ $\pm$ 0,07	565,9 $\uparrow$ $\pm$ 0,62
	Талломы без апикальной зоны	623,86 $\pm$ 0,76	773,9 $\uparrow$ $\pm$ 0,81	557,34 $\downarrow$ $\pm$ 0,15	487,7 $\downarrow$ $\pm$ 0,25	530,72 $\pm$ 0,83	591,5 $\uparrow$ $\pm$ 0,32
Энергетическая ценность, $\text{ккал}\cdot\text{г}^{-1}$ а. с. м.	Рецептакулы	3,13 $\uparrow$ $\pm$ 0,03	2,56 $\pm$ 0,05	1,91 $\downarrow$ $\pm$ 0,06	2,56 $\uparrow$ $\pm$ 0,04	2,23 $\downarrow$ $\pm$ 0,02	2,49 $\pm$ 0,05
	Апексы	2,63 $\uparrow$ $\pm$ 0,03	2,11 $\downarrow$ $\pm$ 0,02	2,67 $\uparrow$ $\pm$ 0,01	1,86 $\downarrow$ $\pm$ 0,04	1,91 $\pm$ 0,01	2,56 $\uparrow$ $\pm$ 0,01
	Талломы без апикальной зоны	3,11 $\pm$ 0,05	3,41 $\uparrow$ $\pm$ 0,01	2,68 $\downarrow$ $\pm$ 0,01	2,17 $\downarrow$ $\pm$ 0,02	2,35 $\pm$ 0,02	2,62 $\uparrow$ $\pm$ 0,01

**Примечание:**  $\downarrow$  — минимальные значения в строке;  $\uparrow$  — максимальные значения в строке.

**Note:**  $\downarrow$  are the minimum values in the row;  $\uparrow$  are the maximum values in the row.

Для расчёта энергетического эквивалента биомассы сухого вещества мы анализировали соотношения разных зон талломов (см. рис. 1) у наиболее репрезентативных экземпляров *A. nodosum*, составляющих основную долю биомассы популяции (табл. 4, рис. 2). Кроме того, при определении продукционных характеристик водорослей мы учли содержание общей зольности (табл. 4).

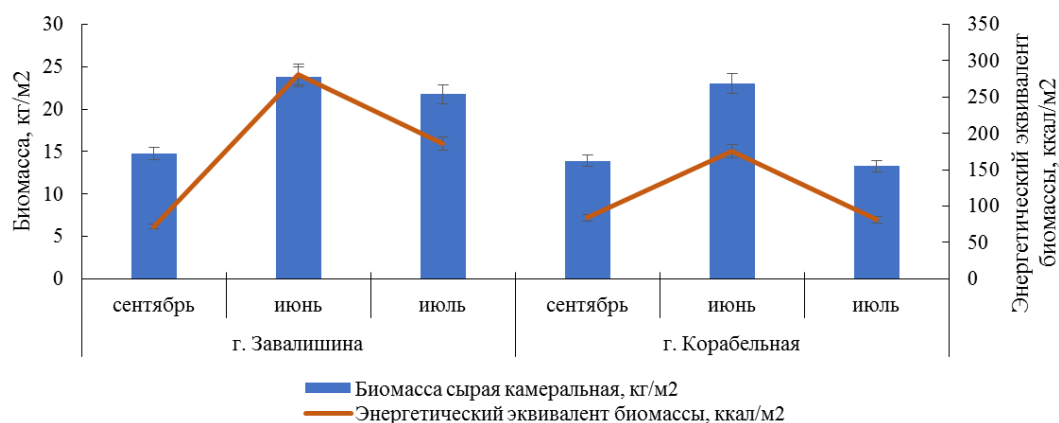
**Таблица 4.** Энергетический эквивалент биомассы и зольность цельных талломов *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Терiberская Баренцева моря)

**Table 4.** Energy equivalent of biomass and ash content of whole thalli of *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Показатель	Губа Завалишина			Губа Корабельная		
	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.
Энергетический эквивалент биомассы сухого вещества, ккал·м <sup>-2</sup>	71,77 ↓ ± 0,23	281,06 ↑ ± 0,24	186,29 ± 0,54	83,85 ± 0,37	175,22 ↑ ± 0,54	81,17 ↓ ± 0,46
Зола, %	17,38 ± 0,02	15,4 ↓ ± 0,01	17,49 ↑ ± 0,02	17,62 ↓ ± 0,03	21,06 ↑ ± 0,01	20,88 ± 0,02

**Примечание:** ↓ — минимальные значения в строке; ↑ — максимальные значения в строке.

**Note:** ↓ are the minimum values in the row; ↑ are the maximum values in the row.

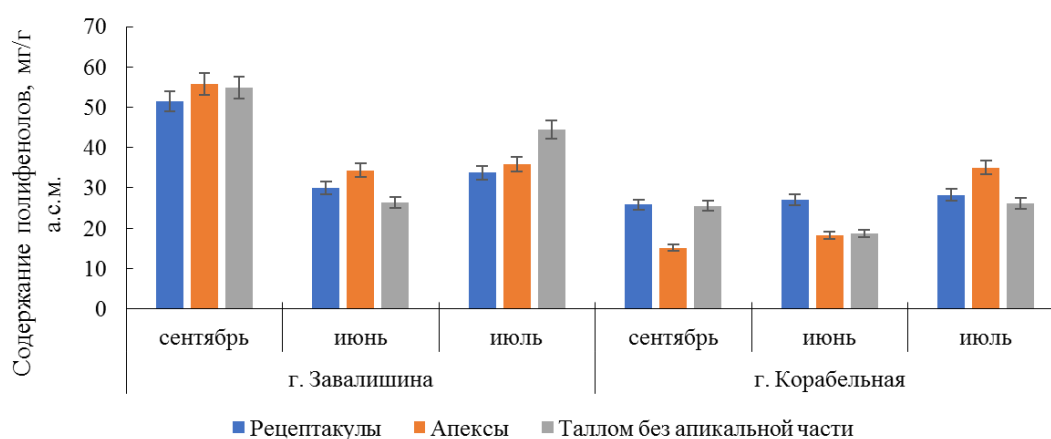


**Рис. 2.** Динамика биомассы и энергетического эквивалента биомассы *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Терiberская Баренцева моря)

**Fig. 2.** Dynamics of biomass and energy equivalent of biomass for *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Содержание золы в бурых водорослях из губы Завалишина варьировало в диапазоне 15,40–17,49 %, в образцах из губы Корабельная — в диапазоне 17,62–21,06 % ( $p = 0,05$ , Kruskal–Wallis test).

В ходе работы нами установлены различия в накоплении некоторых вторичных метаболитов (полифенолов и пигментов) между разными зонами таллома. Диапазон содержания полифенолов (рис. 3) в разных частях таллома — от 15,1 до 55,8 мг·г<sup>-1</sup> а. с. м. Для полифенолов не выявлено закономерностей распределения в разных частях таллома, однако в целом для *A. nodosum* из губы Завалишина характерно более высокое содержание полифенолов, чем для образцов из губы Корабельная. Это было особенно заметно в сентябре: содержание полифенолов оказалось в среднем выше в 2,4 раза ( $p = 0,02$ , Kruskal–Wallis test).



**Рис. 3.** Содержание общей суммы полифенолов в функционально дифференцированных зонах таллома *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря), мг·г<sup>-1</sup> а. с. м.

**Fig. 3.** Content of total polyphenols in functionally differentiated thallus zones of *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea), mg·g<sup>-1</sup> dry weight

Что касается пигментного состава, то мы определили в бурой водоросли хлорофилл *a* и *c*, общую сумму каротиноидов и отдельно фукоксантин (табл. 5).

Содержание хлорофилла *a* в *A. nodosum* варьировало от 0,24 до 1,85 мг·г<sup>-1</sup> а. с. м., хлорофилла *c* — от 0,03 до 0,40 мг·г<sup>-1</sup> а. с. м., каротиноидов — от 0,32 до 0,76 мг·г<sup>-1</sup> а. с. м., фукоксантина — от 0,26 до 0,64 мг·г<sup>-1</sup> а. с. м. В зрелых рецептакулах было значительно больше хлорофилла *c* и фукоксантина, чем в других частях водорослей. Содержание хлорофилла *a* было максимальным в зачатках рецептакулов и в развивающихся апексах. Сумма каротиноидов в талломе была меньше, чем в апексах и рецептакулах. Фукоксантина было больше в бурых водорослях из губы Завалишина, чем в образцах из губы Корабельная, в среднем в 1,3 раза ( $p = 0,012$ , Mann–Whitney *U* test).

С целью оценки влияния трёх факторов на распределение метаболитов в талломе *A. nodosum* проведён многофакторный дисперсионный анализ (MANOVA) (см. приложения 1–4: <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/525>). Такой фактор, как местообитание (две губы Баренцева моря — губа Завалишина и губа Корабельная), использован как совокупный ранговый показатель абиотических условий (солёность и прибойность).

Выявлено, что зона таллома как фактор оказала существенное влияние (21,95–61,96 %) на распределение всех исследованных метаболитов, за исключением полифенолов. Фаза размножения в наибольшей степени повлияло на содержание белков (58,42 %), полифенолов (44,89 %), хлорофилла *c* (25,67 %) и липидов (16,90 %). Местообитание как совокупный абиотический фактор было наиболее значимым для содержания полифенолов (84,11 %), белков (78,12 %) и фукоксантина (59,52 %); также оно оказывало достоверное влияние на распределение углеводов (26,02 %) и липидов (25,70 %).

Анализ взаимодействий между факторами показал наличие комбинированного влияния зоны таллома и фазы размножения на уровни липидов (43,88 %), белков (28,76 %), углеводов (27,40 %) и хлорофилла *c* (26,00 %). Совместное воздействие зоны таллома и местообитания было значимым для фукоксантина (28,93 %) и белков (26,44 %). Влияние фазы размножения и местообитания оказалось достоверным для полифенолов (55,31 %), белков (51,09 %) и липидов (21,83 %). Наконец, взаимодействие всех трёх факторов было статистически значимым только в случае с содержанием полифенолов (29,88 %).

**Таблица 5.** Содержание фотосинтетических пигментов в функционально дифференцированных зонах таллома *Ascophyllum nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря)**Table 5.** Content of photosynthetic pigments in functionally differentiated thallus zones of *Ascophyllum nodosum* in Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay (Teriberskaya Bay of the Barents Sea)

Пигмент	Функционально дифференцированная зона таллома	Губа Завалишина			Губа Корабельная		
		Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.	Сентябрь 2023 г.	Июнь 2024 г.	Июль 2024 г.
Хлорофилл <i>a</i> , мг·г <sup>-1</sup> а. с. м.	Рецептакулы	1,08 ↑ ± 0,04	0,97 ± 0,05	0,24 ↓ ± 0,02	0,72 ± 0,01	1,25 ↑ ± 0,04	0,32 ↓ ± 0,03
	Апексы	0,82 ↓ ± 0,00	1,76 ↑ ± 0,03	1,02 ± 0,02	1,25 ± 0,01	1,85 ↑ ± 0,04	1,17 ↓ ± 0,01
	Талломы без апикальной зоны	0,81 ± 0,01	0,88 ↑ ± 0,23	1,20 ↓ ± 0,00	0,69 ↓ ± 0,00	1,23 ↑ ± 0,01	1,08 ± 0,07
Хлорофилл <i>c</i> , мг·г <sup>-1</sup> а. с. м.	Рецептакулы	0,05 ↓ ± 0,00	0,40 ↑ ± 0,08	0,12 ± 0,01	0,06 ↓ ± 0,00	0,22 ↑ ± 0,05	0,17 ± 0,03
	Апексы	0,04 ↓ ± 0,02	0,08 ± 0,03	0,09 ↑ ± 0,00	0,05 ↓ ± 0,00	0,05 ↓ ± 0,01	0,10 ↑ ± 0,03
	Талломы без апикальной зоны	0,03 ↓ ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,06 ↑ ± 0,01	0,04 ↓ ± 0,00	0,04 ↓ ± 0,01	0,05 ↑ ± 0,01
Сумма каротиноидов, мг·г <sup>-1</sup> а. с. м.	Рецептакулы	0,70 ↑ ± 0,02	0,67 ± 0,09	0,39 ↓ ± 0,01	0,36 ± 0,01	0,59 ↑ ± 0,04	0,32 ↓ ± 0,07
	Апексы	0,52 ± 0,02	0,76 ↑ ± 0,12	0,38 ↓ ± 0,01	0,57 ± 0,00	0,73 ↑ ± 0,15	0,46 ↓ ± 0,05
	Талломы без апикальной зоны	0,47 ↑ ± 0,01	0,39 ± 0,06	0,34 ↓ ± 0,01	0,34 ↓ ± 0,01	0,49 ↑ ± 0,01	0,36 ± 0,03
Фукоксантин, мг·г <sup>-1</sup> а. с. м.	Рецептакулы	0,64 ↑ ± 0,00	0,64 ↑ ± 0,10	0,63 ± 0,01	0,32 ↓ ± 0,02	0,48 ↑ ± 0,06	0,39 ± 0,04
	Апексы	0,49 ± 0,03	0,51 ↑ ± 0,01	0,46 ↓ ± 0,01	0,37 ↓ ± 0,02	0,41 ↑ ± 0,07	0,39 ± 0,02
	Талломы без апикальной зоны	0,40 ↑ ± 0,02	0,29 ↓ ± 0,02	0,37 ± 0,01	0,26 ↓ ± 0,02	0,30 ± 0,02	0,31 ↑ ± 0,05

**Примечание:** ↓ — минимальные значения в строке; ↑ — максимальные значения в строке.

**Note:** ↓ are the minimum values in the row; ↑ are the maximum values in the row.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что содержание метаболитов бурых водорослей и их запасы на литорали варьируют в зависимости от экологических условий и физиологических особенностей вида [Чернова, 2015; Bogolitsyn et al., 2023]. Для каждой популяции вида в зависимости от местообитания период максимального накопления биологически активных метаболитов и период максимальной энергоёмкости (когда биомасса обладает большим энергетическим потенциалом) могут не совпадать [Биомасса как источник энергии, 1985].

Согласно нашим данным по *A. nodosum* из губы Завалишина и губы Корабельная Баренцева моря, пик биомассы совпадает с пиком энергетического эквивалента биомассы сухого вещества водорослей и не совпадает с пиком накопления полифенолов и пигментов. Именно поэтому место и период сбора должны быть выбраны в соответствии с тем, как будет использоваться биомасса.

По литературным данным, бурая водоросль *A. nodosum* образует густые заросли с высокой биомассой в литоральной зоне Северной Атлантики, а также южного побережья Баренцева и Карского морей. На литорали восточного побережья Кольского залива на каменистых россыпях полуоткрытых берегов биомасса вида достигает  $69 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ , а в защищённых местах —  $42 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ . На открытых валунных побережьях показатель ниже — около  $60 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ . Биомасса в Белом море варьирует от  $27,6$  до  $43,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ , а в Кандалакшском заливе — от  $24$  до  $34 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ . В Онежском заливе значения могут достигать  $52\text{--}60 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ , но чаще остаются в пределах  $30\text{--}35 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ . В северной части Кольского залива Баренцева моря биомасса ниже — до  $4,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ ; при этом общие запасы оценены в  $371,4$  т (сырая масса), или  $74$  т (сухая масса) [Подкорытова, Рощина, 2021]. В работе Н. В. Евсеевой [2015] была определена динамика биомассы *A. nodosum* с мая по сентябрь на литорали к западу от Кольского залива. Минимальное значение зафиксировано в сентябре ( $5,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ ), а максимальное выявлено в июне ( $25 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ ).

Отметим, что биомасса *A. nodosum* в 2024 г. существенно возросла по сравнению с таковой в предыдущие годы исследований. По данным, полученным нами ранее, в 2022 г. средняя биомасса в поясе вида в губе Корабельная и губе Завалишина составляла  $14,9 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ ; в 2023 г. значение в губе Завалишина достигало в среднем  $16,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ , а в губе Корабельная —  $11,9 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$  (по информации С. В. Колбеевой). Существенное увеличение биомассы, зафиксированное в 2024 г., может быть связано с более высокими температурами в июне и июле этого года по сравнению с температурами в эти же месяцы 2022 и 2023 гг. В 2025 г. биомасса оценена в  $21,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$  в губе Завалишина и  $25,2 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$  в губе Корабельная. Согласно обобщённым климатическим и океанологическим данным, июнь и особенно июль 2023 и 2024 гг. характеризовались превышением многолетних температурных норм на  $1\text{--}2$  °С, что соответствует общему тренду потепления в арктическом секторе Атлантики.

Ранее было показано, что пик биомассы *A. nodosum* в Баренцевом море приходится на июнь — июль; после сброса водорослью рецептакулов значение существенно уменьшается (на  $15\text{--}50$  %) [Евсеева, 2015; Капков, Шошина, 2021; Шошина, Капков, 2014]. Это связано с тем, что доля массы всех рецептакулов к общей массе таллома у аскофиллума составляет в среднем  $10\text{--}30$  % [Евсеева, 2023; Кузнецов, 1960]. Однако показатель может сильно варьировать в зависимости от местообитания, фазы зрелости рецептакулов и возраста растений. Вероятно, пик биомассы в начале лета обусловлен как интенсивным вегетативным ростом, так и максимальным развитием генеративной зоны, представленной зрелыми рецептакулами, доля которых в июне достигает  $40$  % в губе Завалишина и  $58$  % в губе Корабельная. Пространственная вариабельность доли массы рецептакулов в июле ( $1$  % в губе Завалишина и  $39$  % в губе Корабельная) свидетельствует о влиянии локальных факторов среды на репродуктивную фазу бурых водорослей. В сентябре доля массы зачатков рецептакулов уменьшается в обеих губах до  $7$  %, что связано с начальной стадией формирования генеративных структур перед очередным репродуктивным циклом.

Оценка биомассы водорослей *A. nodosum* в губе Корабельная и губе Завалишина в данной работе выявила сходный характер изменений: значения биомассы были максимальными в период фертильности, соответствующий летним месяцам. Вместе с тем в губе Завалишина биомасса характеризовалась более высоким энергетическим эквивалентом и меньшей зольностью, что свидетельствует о локальной вариабельности продукционных показателей вида, в том числе под воздействием комплекса различающихся абиотических факторов (прибойность, солёность и температура).

Проведённая оценка энергетической ценности различных зон таллома *A. nodosum* из двух районов позволила выявить как общие тренды, так и различия, обусловленные локальными условиями. На основе данных табл. 3 и 4 можно сделать вывод о том, что направления изменений биомассы и энергетического эквивалента биомассы сухого вещества совпадают (см. рис. 2).

Содержание белков, липидов и углеводов в разных функциональных зонах таллома аскофиллума варьировало в зависимости от места и времени его сбора.

Наши исследования позволили установить, что таллом без апикальной зоны содержит в 1,3 раза больше углеводов, чем другие функциональные зоны, во все периоды. Кроме того, в июне и июле в апексах общее содержание сахаров меньше, чем в рецептакулах. В сентябре, наоборот, в апексах углеводов становится больше, чем в зачатках рецептакулов. Повышение содержания общих углеводов в апексах ближе к осеннему периоду согласуется с данными о распределении маннита (одного из основных углеводов в бурых водорослях) в различных частях таллома *Fucus vesiculosus*, полученными М. П. Клиндух [2018].

Изменение количества углеводов в водорослях может быть обусловлено видом растения, фазой размножения и средой обитания [Облучинская, 2024]. По данным многофакторного анализа, на содержание углеводов оказали влияние зона таллома, местообитание, а также взаимодействие двух факторов — зоны таллома и фазы размножения. Нами замечено, что в зрелых рецептакулах углеводов меньше, чем в зачаточных; такая же закономерность характерна для количества белка в рецептакулах.

Бурые морские водоросли обычно содержат от 3 до 15 % а. с. м. белка [O' Brien et al., 2022]. Эти водоросли могут служить источником протеина, не требующим для выращивания ни пахотных земель, ни пресной воды. Однако содержание белка в них нестабильно и зависит от вида, параметров местообитания, сезона и фазы развития таллома [Bogolitsyn et al., 2023].

Данные о более высоком содержании белка в водорослях из губы Завалишина, где прибойность интенсивнее, чем в губе Корабельная, соотносятся с результатами определения общего количества белка у *Laminaria saccharina* (= *Saccharina latissima*), у которой изменчивость этого показателя зависела от подвижности воды [Промысловые, 1998]. Согласно литературным источникам, содержание белка в среднем больше у растений, произрастающих в прибойных условиях, чем у растений из защищённых участков.

Рецептакулы в июне содержали большее количество белка, чем другие части таллома водорослей *A. nodosum*. Полученные данные сопоставимы с результатами, представленными в работе Е. Д. Облучинской [2020], где было показано, что по количеству свободных аминокислот рецептакулы *F. vesiculosus* не уступают апикальным частям растения.

Согласно сведениям о зонаспецифичном распределении метаболитов в талломе фукуса пузырчатого, его центральная зона является основной фотоассимиляционной тканью, а апексы — акцепторной зоной, в которой идут активные биосинтетические процессы. Белки, преобладающие в центральной зоне таллома, связаны преимущественно с фотосинтезом и метаболизмом углеводов, тогда как белки, доминирующие в апикальных (верхушечных) зонах, ассоциированы с метаболизмом нуклеиновых кислот, биосинтезом белковых макромолекул и клеточным дыханием [Лемешева и др., 2019].

Для фукусовых водорослей характерен апикальный рост. Он происходит за счёт деления апикальной меристемы — клеток верхушечной части таллома (ствола, ветвей), имеющей вид трёхгранной усечённой пирамиды. Апикальная меристема содержит центральную апикальную клетку или клетки, расположенные в верхушечной ямке, которая окружена группой активно делящихся меристематических клеток [Камнев, 2023].

В литературе есть данные о корреляции содержания отдельных аминокислот как в разных участках таллома *F. vesiculosus*, так и у молодых водорослей с солёностью морской воды. Наличие такой связи может свидетельствовать об участии этих аминокислот в процессах осморегуляции бурых водорослей [Облучинская, 2020].

В целом образцы из губы Завалишина характеризовались более высоким содержанием белков и липидов, чем образцы из губы Корабельная, за исключением июля, что может быть связано

с различиями в сроках сброса рецептакулов из-за разницы в температуре в этих двух губах в июле (табл. 2).

В пределах одного растения самыми энергетически ценными являются растущие части таллома: калорийность утончённых и более разветвлённых частей водорослей на начальной стадии их развития выше, чем таковая более зрелых, утолщённых талломов [Александров, 2001]. В губе Завалишина и губе Корабельная наибольшую энергетическую ценность имели апексы в июле (2,56–2,67 ккал·г<sup>-1</sup> а. с. м.) и рецептакулы в сентябре (2,56–3,13 ккал·г<sup>-1</sup> а. с. м.) (см. табл. 3).

Липиды обычно выделяют из биомассы водорослей в виде липидно-пигментного комплекса [Паршина, 2022]. Пигментный комплекс *A. nodosum* включает хлорофилл *a* и *c*, фукоксантин, ауроксантин, неоксантин, виолоксантин, антераксантин, лютеин, зеаксантин и  $\beta$ -каротин. Однако содержание перечисленных пигментов в *A. nodosum* меньше, чем в других представителях бурых водорослей (*F. vesiculosus* и *Fucus distichus*) [Игнатова и др., 2021; Daurtseva, Obluchinskaya, 2019]. Сезонная динамика и распределение пигментов по таллому были изучены в бурых водорослях *Saccharina* [Герасименко и др., 2015]. Было показано, что характер изменений в содержании липидов и фотосинтетических пигментов в разных зонах таллома имел видовые особенности и зависел от сезона и места сбора водорослей. Анализ пигментов *F. vesiculosus* продемонстрировал, что их количество в вегетативных тканях взрослых растений максимально в базальных участках таллома и минимально в апексах [Тараховская, Маслов, 2010]. Это связано с разной степенью освещённости апикальных и базальных участков: фукусовые водоросли, как правило, образуют плотные заросли, при этом на поверхности оказываются апексы и рецептакулы.

Содержание фотосинтетических пигментов может зависеть не только от интенсивности освещения, но и от процессов, происходящих в самом растении, — от накопления или потребления запасных веществ, роста, репродукции и т. д. Они могут изменять соотношение площади и массы, то есть основу, на которую при анализе рассчитывают содержание пигментов [Макаров, 2010].

Согласно [Ryabushko et al., 2017], повышенные уровни фукоксантина в бурых водорослях *Cystoseira* свидетельствуют о важной роли этого каротиноида в адаптации фотосинтетического аппарата растений к антропогенным изменениям окружающей среды.

В данной работе установлено, что в рецептакулах содержится больше фукоксантина и хлорофилла *c*, чем в вегетативных зонах таллома. Это согласуется с тем, что рецептакулы *A. nodosum* обеспечивают не только формирование гамет, но и накопление пигментов, что может быть связано с их физиологической активностью и с выполнением защитных функций.

При сравнении содержания полифенолов в разных зонах таллома *A. nodosum* из двух губ Баренцева моря нами не было выявлено единой закономерности, что также согласуется с результатами более ранних исследований полифенолов в разных видах бурых водорослей из различных местообитаний [Ткач, Облучинская, 2017]. Некоторыми авторами показано, что содержание полифенолов на протяжении всей фазы фертильности (с апреля по июнь) остаётся невысоким, а максимум приходится на период сброса рецептакулов [Облучинская, Захарова, 2020; Kyung-Tae, 2012]. Для разных морских акваторий сезонные изменения в накоплении полифенолов отличаются. Мы можем в целом отметить, что среднее содержание полифенолов выше в водорослях из губы Завалишина, чем в растениях из губы Корабельная.

Биомассу, энергетическую ценность и зольность важно учитывать при рассмотрении морских водорослей в качестве перспективного сырья для различных отраслей промышленности. Показатели их биомассы и численности в совокупности позволяют судить о структуре популяции и о её роли в биоценозе. Быстрое накопление биомассы бурых водорослей означает высокую скорость поглощения CO<sub>2</sub> из окружающей среды в ходе фотосинтеза (это способствует связыванию углерода), а также формирование значительного сырьевого потенциала для производства биогаза. Высокая зольность указывает на то, что растения богаты минералами (йодом, калием,

кальцием и магнием), что является важным для пищевой промышленности, фармацевтики и производства удобрений и кормов, однако снижает эффективность сжигания при использовании биомассы в биоэнергетике [Биомасса как источник энергии, 1985]. Невысокая энергетическая ценность делает бурые водоросли диетическим продуктом. При этом они менее выгодны как топливо, хотя у них есть преимущества: они быстро растут и не вступают в конкуренцию за пахотные земли. Их главной продукцией является не энергия, а биологически активные метаболиты (полисахариды, полифенолы, фукоксантин и др.).

Таким образом, содержание метаболитов в *A. nodosum* определяется сложным взаимодействием эндогенных факторов, которые связаны с фазой размножения и зоной таллома, и абиотических факторов, отражающих условия среды. Это необходимо учитывать при оценке ресурсного потенциала водорослей и при оптимизации их использования в промышленных целях.

Проблема изучения влияния различных факторов на биохимию бурых водорослей связана со сложностью выделения ведущих экологических параметров, определяющих их физиологическое состояние и химический состав. Для *A. nodosum* установлено [Хайлов и др., 1992], что на биохимические показатели больше влияет прибойность, чем температура и солёность воды. Различия в солёности в исследуемых губах не оказывают существенного воздействия, поскольку её значения находятся в оптимальном для вида диапазоне, тогда как динамика температуры в летний период (в июле) может влиять на сроки сбрасывания рецептакулов. При этом именно прибойность является ключевым фактором, определяющим морфологию талломов и содержание белков, а также доступность кислорода, питательных веществ и степень механического стресса, что напрямую отражается на накоплении метаболитов в водорослях.

#### **Выводы:**

1. Анализ биомассы *Ascophyllum nodosum* в двух акваториях Баренцева моря выявил сходный характер изменений: её значения были максимальными в период фертильности (в среднем  $25 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ ), соответствующий летним месяцам. Вместе с тем в губе Завалишина биомасса бурой водоросли характеризовалась более высоким энергетическим эквивалентом (в 1,4 раза) и меньшей зольностью (в 1,4 раза), чем биомасса в губе Корабельная, что свидетельствует о локальной вариабельности физиологических показателей исследуемого вида.
2. Проведённая оценка различных зон таллома *A. nodosum* в губе Завалишина и губе Корабельная (губа Териберская Баренцева моря) позволила установить, что наибольшей энергетической ценностью характеризовались апексы в период размножения (фаза фертильности) (июль,  $2,67$  и  $2,56 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$  соответственно) и рецептакулы в конце вегетативного периода (фаза стерильности) (сентябрь,  $3,13$  и  $2,56 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ ).
3. Потенциал отдельных зон таллома как источников биологически активных метаболитов определяется специфичным распределением соединений. Так, наибольшее количество липидов и фукоксантина содержалось в зрелых рецептакулах, белка — в зачатках рецептакулов и в зрелых рецептакулах летом, углеводов — в средней зоне таллома в июле (для губы Корабельная) и в июне (для губы Завалишина), полифенолов — в апикальной зоне таллома в сентябре (для губы Завалишина) и июле (для губы Корабельная), хлорофилла *a* и каротиноидов — в апексах в июне, хлорофилла *c* — в рецептакулах в июне.
4. Установлены закономерности распределения метаболитов в *A. nodosum* Баренцева моря под воздействием трёх факторов: зоны таллома, фазы развития и местообитания. Зона таллома оказывала значительное влияние на аллокацию фукоксантина, белков, липидов, углеводов, хлорофилла *a*, хлорофилла *c* и суммы каротиноидов. Местообитание существенно воздействовало на содержание полифенолов, белков и фукоксантина, а также на уровень углеводов и липидов. Фаза размножения водорослей оказала значительное влияние на содержание белков, полифенолов, хлорофилла *c* и липидов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров Б. Г. Калорийность водорослей-макрофитов Чёрного моря // *Альгология*. 2001. Т. 11, № 2. С. 180–187. [Alexandrov B. G. Calorie content of the Black Sea macroalgae. *Algologiya*, 2001, vol. 11, no. 2, pp. 180–187. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/13576>
2. *Биомасса как источник энергии* : пер. с англ. / под ред. С. Соуфера, О. Заборски. Москва : Мир, 1985. 368 с. [*Biomass Conversion Processes for Energy and Fuels* : transl. from Engl. / S. S. Sofer, O. R. Zaborsky (Eds). Moscow : Mir, 1985, 368 p. (in Russ.)]
3. Герасименко Н. И., Логвинов С. В., Бусарова Н. Г. Липиды и фотосинтетические пигменты разных частей таллома водорослей рода *Saccharina* // *Химия растительного сырья*. 2015. № 2. С. 49–57. [Gerasimenko N. I., Logvinov S. V., Busarova N. G. Lipids and photosynthetic pigments of different zones of the thallus of algae of the genus *Saccharina*. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2015, no. 2, pp. 49–57. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.14258/jcprm.201502477>
4. Горбатенко К. М. *Трофодинамика гидробионтов в Охотском море* : дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.10 / РАН, Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО». Владивосток, 2018. 468 с. [Gorbatenko K. M. *Trofodinamika gidrobiontov v Okhotskom more* / RAS, Pacific Branch of “VNIRO”. [dissertation]. Vladivostok, 2018, 468 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/jzryzc>
5. ГОСТ 26185-84. *Водоросли морские, травы морские и продукты их переработки. Методы анализа* : межгосударственный стандарт : утверждён и введён в действие постановлением Государственного комитета СССР по стандартам от 07.05.1984 № 1585 : дата введения 1985-01-01 : с изменением № 1 (ИУС 1-2018) / подготовлен Министерством рыбного хозяйства СССР. Москва : Стандартиформ, 2018. 31 с. [GOST 26185-84. *Seaweeds, Sea-grasses and Its Processed Products. Methods of Physical and Chemical Analysis* : mezhgosudarstvennyy standart : utverzhden i vveden v deystviye postanovleniyem Gosudarstvennogo komiteta SSSR po standartam ot 07.05.1984 no. 1585 : data vvedeniya 1985-01-01 : s izmeneniyem no. 1 (IUS 1-2018) / podgotovlen Ministerstvom rybnogo khozyaystva SSSR. Moscow : Standartinform, 2018, 31 p. (in Russ.)]
6. Даурцева А. В. Количественное определение содержания фукоксантина в экстрактах из фукусковых водорослей Баренцева моря методами высокоэффективной жидкостной хроматографии и спектрофотометрии // *Исследования арктических экосистем* : материалы XXXVI конференции молодых учёных ММБИ КНЦ РАН, Мурманск, 17 мая 2018 г. Мурманск : ММБИ, 2018. С. 44–49. [Daurtseva A. V. Kolichestvennoe opredelenie sodержaniya fukoksantina v ekstraktakh iz fukusovykh vodoroslei Barentseva morya metodami vysokoeffektivnoi zhidkostnoi khromatografii i spektrofotometrii. In: *Issledovaniya arkticheskikh ekosistem* : materialy XXXVI konferentsii molodykh uchenykh MMBI KNTs RAN, Murmansk, 17 maya 2018 g. Murmansk : MMBI, 2018, pp. 44–49. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xonnwx>
7. Евсеева Н. В. Структура ценопопуляций промысловых фукусковых водорослей на литорали Западного Мурмана // *Труды ВНИРО*. 2015. Т. 154. С. 70–79. [Evseeva N. V. Structure of cenopopulations of commercial *Fucus* algae in the intertidal zone of the Western Murman. *Trudy VNIRO*, 2015, vol. 154, pp. 70–79. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/uadjv>
8. Евсеева Н. В. Характеристика ценопопуляций фукусковых водорослей у о. Попов Белого моря // *Труды ВНИРО*. 2023. Т. 192. С. 26–38. [Evseeva N. V. Characteristics of *Fucus* algae cenopopulations near the Popov Island of the White Sea. *Trudy VNIRO*, 2023, vol. 192, pp. 26–38. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-192-26-38>
9. Игнатова Т. А., Рощина А. Н., Подкорытова А. В. Технология экстракции комплекса пигментов из фукусов Белого моря // *Пищевые технологии: исследования, инновации, маркетинг* : сборник трудов по материалам I Международной научно-практической конференции, Керчь, 23–25 сентября 2021 г. Керчь : КГМТУ, 2021. С. 78–83. [Ignatova T. A., Roshchina A. N., Podkorytova A. V. Tekhnologiya ekstraksii kompleksa pigmentov iz fukusov Belogo morya. In: *Pishchevye tekhnologii: issledovaniya, innovatsii, marketing* : sbornik trudov po materialam I Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi

- konferentsii, Kerch, 23–25 sentyabrya 2021 g. Kerch : KGMU, 2021, pp. 78–83. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/oobbcv>
10. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоёмов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки : научно-технические и методические документы. Вып. 3. Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны / ВНИРО ; авт.-сост.: Е. И. Блинова, О. В. Вилкова, Д. М. Милютин, О. А. Пронина, В. А. Штрик. Москва : Изд-во ВНИРО, 2005. 135 с. [*Izuchenie ekosistem rybokhozyaistvennykh vodoemov, sbor i obrabotka dannykh o vodnykh biologicheskikh resursakh, tekhnika i tekhnologiya ikh dobychi i pererabotki* : nauchno-tekhnicheskie i metodicheskie dokumenty. Iss. 3. *Metody landshaftnykh issledovaniy i otsenki zapasov donnykh bespozvonochnykh i vodoroslei morskoi pribrezhnoi zony* / VNIRO ; avt.-sost.: E. I. Blinova, O. V. Vilkova, D. M. Milyutin, O. A. Pronina, V. A. Shtrik. Moscow : Izd-vo VNIRO, 2005, 135 p. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.13140/rg.2.1.3592.1764>
  11. Камнев А. Н. Возрастная морфофизиология бурых водорослей (на примере представителей фукусовых и ламинариевых). Некоторые взгляды, идеи и итоги прошлого тысячелетия // *Вопросы современной альгологии*. 2023. № 3 (33). С. 7–82. [Kamnev A. N. Age-related morphophysiology of brown algae (using the example of representatives of *Fucus* and *Laminariaceae*). Some views, ideas and results of the last millennium. *Voprosy sovremennoi al'gologii*, 2023, no. 3 (33), pp. 7–82. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2023-3\(33\)-7-82](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2023-3(33)-7-82)
  12. Капков В. И., Шошина Е. В. Сообщество фукусовых водорослей литорали губы Ярнышная Баренцева моря // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2021. Т. 24, № 2. С. 149–159. [Karpov V. I., Shoshina E. V. Intertidal community of furoid seaweeds in the Yarnyshnaya Bay, the Barents Sea. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2021, vol. 24, no. 2, pp. 149–159. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/lrshju>
  13. Клиндух М. П. Содержание маннита в различных частях таллома *Fucus vesiculosus* Баренцева моря в различные сезоны года // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2018. Т. 21, № 2. С. 237–244. [Klindukh M. P. Mannitol content in different parts of *Fucus vesiculosus* thallus from the Barents Sea in different seasons. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2018, vol. 21, no. 2, pp. 237–244. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xttppn>
  14. Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960. 322 с. [Kuznetsov V. V. *Beloe more i biologicheskie osobennosti ego flory i fauny*. Moscow ; Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1960, 322 p. (in Russ.)]
  15. Лемешева В. С., Лукашева Е. М., Царев А. А., Кушнарева А. В., Билова Т. Е., Биркемайер К., Илинг К., Зинц А., Фролов А. А., Тараховская Е. Р. Характеристика протеома функционально дифференцированных зон таллома *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) // *IX Съезд общества физиологов растений России «Физиология растений – основа создания растений будущего» (Казань, 18–24 сентября 2019 г.)* : тезисы докладов. Казань : Издательство Казанского университета, 2019. С. 261. [Lemesheva V. S., Lukasheva E. M., Tsarev A. A., Kushnareva A. V., Bilova T. E., Birkemeyer C., Ihling C., Sinz A., Frolov A. A., Tarakhovskaya E. R. Kharakteristika proteoma funktsional'no differentsirovannykh zon talloma *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae). In: *IX S'ezd obshchestva fiziologov rastenii Rossii "Fiziologiya rastenii – osnova sozdaniya rastenii budushchego" (Kazan, 18–24 sentyabrya 2019 g.)* : tezisy dokladov. Kazan : Izdatel'stvo Kazanskogo universiteta, 2019, pp. 261. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26907/978-5-00130-204-9-2019-261>
  16. Макаров М. В. Адаптация водорослей Баренцева моря к условиям освещения : дис. ... д-ра биол. наук : 25.00.28 / РАН, Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН. Мурманск, 2010. 359 с. [Makarov M. V. *Adaptatsiya vodoroslei Barentseva morya k usloviyam osveshcheniya* / RAS, Murmansk Marine Biological Institute of KSC RAS. [dissertation]. Murmansk, 2010, 359 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qfippz>
  17. Методы определения продукции водных животных / под ред. Г. Г. Винберга. Минск :

- Высшая школа, 1968. 246 с. [*Metody opredeleniya produktsii vodnykh zhivotnykh* / G. G. Vinberg (Ed.). Minsk : Vysheishaya shkola, 1968, 246 p. (in Russ.)]
18. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / отв. ред. А. В. Топачевский ; АН УССР, Институт гидробиологии. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с. [*Metody fiziologo-biokhimicheskogo issledovaniya vodoroslei v gidrobiologicheskoi praktike* / A. V. Topachevsky (Ed.) ; AN USSR, Institut gidrobiologii. Kyiv : Naukova dumka, 1975, 248 p. (in Russ.)]
  19. Облучинская Е. Д. Каскадные технологии получения лекарственных средств из бурых водорослей Арктики с применением инструментов QbD : дис. ... д-ра фарм. наук : 3.4.1. Мурманск, 2024. 475 с. [Obluchinskaya E. D. *Kaskadnye tekhnologii polucheniya lekarstvennykh sredstv iz burykh vodoroslei Arktiki s primeneniem instrumentov QbD*. [dissertation]. Murmansk, 2024, 475 p. (in Russ.)]
  20. Облучинская Е. Д. Фитохимические и технологические исследования водорослей Баренцева моря // *Труды Кольского научного центра РАН*. 2020. Т. 11, № 4–7. С. 178–198. [Obluchinskaya E. D. Phytochemical and technological study of the Barents Sea algae. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2020, vol. 11, no. 4–7, pp. 178–198. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.37614/2307-5252.2020.11.4.008>
  21. Облучинская Е. Д., Захарова Л. В. Сравнительное исследование полифенолов бурых водорослей морей Арктики и Северной Атлантики // *Химия растительного сырья*. 2020. № 4. С. 129–137. [Obluchinskaya E. D., Zakharova L. V. Comparative study of polyphenols of brown algae of the Barents Sea and the White Sea, as well as the waters of the North Atlantic. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2020, no. 4, pp. 129–137. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2020047755>
  22. Паршина А. Э. Физико-химические свойства целлюлозного комплекса бурых водорослей : дис. ... канд. хим. наук : 05.21.03 / РАН, Северный (Арктический) федеральный университет. Архангельск, 2022. 163 с. [Parshina A. E. *Fiziko-khimicheskie svoystva tsellyuloznogo kompleksa burykh vodoroslei* / RAS, Northern (Arctic) Federal University. [dissertation]. Arkhangelsk, 2022, 163 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/chtzuo>
  23. Подкорытова А. В., Рощина А. Н. Морские бурые водоросли – перспективный источник БАВ для медицинского, фармацевтического и пищевого применения // *Труды ВНИРО*. 2021. Т. 186. С. 156–172. [Podkorytova A. V., Roshchina A. N. Marine brown algae – perspective source of BAS for medical, pharmaceutical and food use. *Trudy VNIRO*, 2021, vol. 186, pp. 156–172. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/osxxmz>
  24. Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты : Изд-во КНЦ, 1998. 628 с. [*Promyslovye i perspektivnye dlya ispol'zovaniya vodorosli i bespozvonochnye Baretseva i Belogo morei*. Apatity : Izd-vo KNTs, 1998, 628 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/rudqsp>
  25. Распоряжение Правительства РФ от 18.11.2017 № 2569-р (ред. от 10.02.2021) «Об утверждении перечней видов водных биоресурсов, в отношении которых осуществляются промышленное рыболовство и прибрежное рыболовство» // *Закон РФ. Правовая навигационная система* : [сайт], 2026. [Rasporyazhenie Pravitel'stva RF ot 18.11.2017 no. 2569-r (red. ot 10.02.2021) "Ob utverzhdenii perechnei vidov vodnykh bioresurov, v otnoshenii kotorykh osushchestvlyayutsya promyshlennoe rybolovstvo i pribrezhnoe rybolovstvo". In: *Zakon RF. Pravovaya navigatsionnaya sistema* : [site], 2026. (in Russ.)]. URL: <https://www.zakonrf.info/rasporyazhenie-pravitelstvo-rf-2569-r-18112017/> [accessed: 07.03.2026].
  26. Тараховская Е. Р., Маслов Ю. И. Специфика усвоения маннита у *Fucus vesiculosus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Phaeophyta) // *Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология*. 2010. Вып. 2. С. 75–81. [Tarakhovskaya E. R., Maslov Yu. I. Spetsifika usvoeniya mannita u *Fucus vesiculosus* L. i *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Phaeophyta). *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya*, 2010, iss. 2, pp. 75–81. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/mvtgjcj>
  27. 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 fucoids 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>
28. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. *Функциональная морфология многоклеточных водорослей*. Киев : Наукова думка, 1992. 280 с. [Khailov K. M., Prazukin A. V., Kovardakov S. A., Rygalov V. E. *Functional Morphology of Marine Multicellular Algae*. Kyiv : Naukova dumka, 1992, 280 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1464>
29. Чернова А. М. Продукционные исследования в гидробиологии (обзор) // *Труды Института биологии внутренних вод имени И. Д. Папанкина РАН*. 2015. № 71 (74). С. 112–127. [Chernova A. M. Productional researches in hydrobotany (review). *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod imeni I. D. Papanina RAN*, 2015, iss. 71 (74), pp. 112–127. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2015-10010>
30. Шошина Е. В. Фукусовые водоросли // *Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей*. Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 174–187. [Shoshina E. V. Fukusovye vodorosli. In: *Promyslovye i perspektivnye dlya ispol'zovaniya vodorosli i bespozvonochnye Barentseva i Belogo morei*. Apatity : KNTs RAN, 1998, pp. 174–187. (in Russ.)]
31. Шошина Е. В., Капков В. И. Экологические особенности промысловых фукусовых водорослей мурманского побережья Баренцева моря // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2014. Т. 17, № 1. С. 180–189. [Shoshina E. V., Kapkov V. I. Ecological features of harvesting fucoid algae of the Murman coast of the Barents Sea. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2014, vol. 17, no. 1, pp. 180–189. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/sbmzip>
32. Bogolitsyn K., Parshina A., Ivanchenko N., Polomarchuk D. Seasonal variations in the chemical composition of Arctic brown macroalgae. *Algal Research*, 2023, vol. 72, art. 103112 (14 p.). <https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.103112>
33. *Case Studies of Seven Commercial Seaweed Resources* / M. S. Doty, J. F. Caddy, B. Santelices (Eds). Rome : FAO, 1987, 311 p. (FAO Fisheries Technical Paper ; no. 281). <https://www.fao.org/4/x5819e/x5819e00.htm>
34. Connan S. Spectrophotometric assays of major compounds extracted from algae. In: *Natural Products from Marine Algae. Methods and Protocols* / D. Stengel, S. Connan (Eds). New York, NY : Humana Press, 2015, pp. 75–101. (Methods in Molecular Biology ; vol. 1308). [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2684-8\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2684-8_3)
35. Daurtseva A. V., Obluchinskaya E. D. The stability of pigments in the thalli and extracts of the Barents Sea *Fucus* algae. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2019, vol. 22, no. 3, pp. 314–321. <https://elibrary.ru/sjavxg>
36. DuBois M., Gilles K. A., Hamilton J. K., Rebers P. A., Smith F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 1956, vol. 28, iss. 3, pp. 350–356. <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>
37. Ford L., Theodoridou K., Sheldrake G. N., Walsh P. J. A critical review of analytical methods used for the chemical characterization and quantification of phlorotannin compounds in brown seaweeds. *Phytochemical Analysis*, 2019, vol. 30, iss. 6, pp. 587–599. <https://doi.org/10.1002/pca.2851>
38. Kyung-Tae K. *Seasonal Variation of Seaweed Components and Novel Biological Function of Fucoïdan Extracted from Brown Algae in Quebec* : PhD Thesis / Université Laval. Quebec, CA, 2012, 142 p.
39. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 1951, vol. 193, iss. 1, pp. 265–275. [http://doi.org/10.1016/s0021-9258\(19\)52451-6](http://doi.org/10.1016/s0021-9258(19)52451-6)
40. O' Brien R., Hayes M., Sheldrake G., Tiwari B., Walsh P. Macroalgal proteins: A review. *Foods*, 2022, vol. 11, iss. 4, art. 571 (38 p.). <https://doi.org/10.3390/foods11040571>
41. Obluchinskaya E. D., Pozharitskaya O. N., Gorshenina E. V., Daurtseva A. V., Flisyuk E. V., Generalova Y. E., Terninko I. I., Shikov A. N. *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis from Arctic: Its biochemical composition, anti-radical potential, and human health risk. *Marine Drugs*, 2024, vol. 22, iss. 1, art. 48 (22 p.). <https://doi.org/10.3390/md22010048>

42. Pereira L., Morrison L., Shukla P. S., Critchley A. T. A concise review of the brown macroalga *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis. *Journal of Applied Phycology*, 2020, vol. 32, iss. 6, pp. 3561–3584. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02246-6>
43. Ryabushko V. I., Prazukin A. V., Gureeva E. V., Bobko N. I., Kovrigina N. P., Nekhoroshev M. V. Fucoxanthin and heavy metals in brown algae of genus *Cystoseira* C. Agardh from water areas with different anthropogenic influences (Black Sea). *Marine Biological Journal*, 2017, vol. 2, no. 2, pp. 70–79. <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.2.07>
44. Van Alstyne K. L. Comparison of three methods for quantifying brown algal polyphenolic compounds. *Journal of Chemical Ecology*, 1995, vol. 21, iss. 1, pp. 45–58. <https://doi.org/10.1007/bf02033661>
45. Vilg J. V., Nylund G. M., Werner T., Qvirist L., Mayers J. J., Pavia H., Undeland I., Albers E. Seasonal and spatial variation in biochemical composition of *Saccharina latissima* during a potential harvesting season for Western Sweden. *Botanica Marina*, 2015, vol. 58, no. 6, pp. 435–447. <https://doi.org/10.1515/bot-2015-0034>
46. Wang L.-J., Fan Y., Parsons R. L., Hu G.-R., Zhang P.-Y., Li F.-L. A rapid method for the determination of fucoxanthin in diatom. *Marine Drugs*, 2018, vol. 16, iss. 1, art. 33 (13 p.). <https://doi.org/10.3390/md16010033>

## METABOLITE CONTENT AND ENERGY VALUE OF THE BROWN ALGA *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (L.) LE JOLIS UNDER CONDITIONS OF THE BARENTS SEA

A. Daurtseva<sup>1,2</sup>, E. Obluchinskaya<sup>1,2</sup>, and S. Kolbееva<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation

<sup>2</sup>Murmansk Arctic University, Murmansk, Russian Federation

E-mail: [tav.mmbi@yandex.ru](mailto:tav.mmbi@yandex.ru)

The brown alga *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis is a valuable producer of bioactive compounds and a key component of the Barents Sea ecosystem. Analyzing algal biomass and determining its energy value are relevant for assessing the status of the species in the ecosystem and its resource potential. For a better understanding of the changes occurring in *A. nodosum* during the commercial summer–autumn harvesting period, it is important to investigate the allocation of metabolites within the thallus and the contribution of different structures to total biomass. In this study, biochemical parameters (total proteins, lipids, carbohydrates, polyphenols, chlorophyll *a* and *c*, total carotenoids, and fucoxanthin) were determined by standard methods. Both *in situ* biomass and laboratory-processed biomass were measured; based on these data, the energy content and the energy equivalent of biomass were calculated. For *A. nodosum* sampling, two Barents Sea bays were selected: Zavalishin Bay and Korabelnaya Bay. Those are located close to each other but differ in hydrological conditions. In both bays, *A. nodosum* forms dense intertidal mats. It was found that biomass peaked in June in both bays, with minimal differences between sites and a mean value of 25 kg·m<sup>-2</sup>. However, the energy equivalent of biomass at this time differed: in samples from Zavalishin Bay, this parameter was 1.4 times higher, while ash content was 1.4 times lower. Also, *A. nodosum* from Zavalishin Bay featured higher content of polyphenols and fucoxanthin. We examined the distribution of bioactive compounds among functionally differentiated thallus zones (receptacles, apical tips, and the remaining thallus), as well as in relation to the phase of reproduction (fertile vs. sterile thalli), and abiotic habitat conditions (a set of factors included salinity, temperature, and wave exposure). We revealed patterns of metabolite distribution in *A. nodosum* from the Barents Sea under the effect of three factors: the thallus zone, phase of reproduction, and habitat. The thallus zone noticeably affected the allocation of fucoxanthin, proteins, lipids, carbohydrates, chlorophyll *c*, chlorophyll *a*, and total carotenoids. The habitat of the alga had a significant effect on the content of polyphenols, proteins, and fucoxanthin, and also on the level of carbohydrates and lipids. The phase of reproduction noticeably affected the content of proteins, polyphenols, chlorophyll *c*, and lipids.

**Keywords:** *Ascophyllum nodosum*, biomass, energy value of biomass, protein, carbohydrates, lipids, pigments, polyphenols