

Научная статья
УДК 582.261/.2791
doi:10.37614/2949-1185.2024.3.3.013

ЭПИФИТЫ *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (РНАЕОРНУСЕАЕ) И ИХ ВЛИЯНИЕ НА БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ХОЗЯИНА В ГУБЕ ТЕРИБЕРСКАЯ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

**Алексей Максимович Нерезенко¹, Софья Александровна Тупицына¹,
Светлана Владимировна Малавенда², Инна Валерьевна Рыжик²**

¹Мурманский арктический государственный университет, г. Мурманск, Россия
alexnerenzenko@gmail.com, valentinavigginn@gmail.com

²Мурманский морской биологический институт Российской академии наук, г. Мурманск, Россия
malavenda@yandex.ru, alaria@yandex.ru

Аннотация

Исследован видовой состав, биомасса, встречаемость эпифитов и их расположение на талломе *Ascophyllum nodosum* в губе Териберская Баренцева моря. Изучено влияние эпифитов *Elachista fucicola* и *Vertebrata lanosa* на содержание метаболически важных веществ в талломе аскофиллума. Отмечено, что весной и осенью присутствие эпифитов на талломе *A. nodosum* не влияет на физиологическое состояние.

Ключевые слова:

фукоиды, эпифиты, *Elachista fucicola*, *Vertebrata lanosa*, полифенолы, маннит, пигменты, каталаза

Original article

EPIPHYTES OF *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (PHAEOPHYCEAE) AND THEIR INFLUENCE ON THE BIOCHEMICAL COMPOSITION OF THE HOST IN THE TERIBERSKAYA BAY OF THE BARENTS SEA

Alexey M. Nerezenko¹, Sofia A. Tupitsyna¹, Svetlana V. Malavenda², Inna V. Ryzhik²

¹Murmansk Arctic State University, Murmansk, Russia
alexnerenzenko@gmail.com, valentinavigginn@gmail.com

²Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia
malavenda@yandex.ru, alaria@yandex.ru

Abstract

The species composition, biomass, occurrence of epiphytes and their location on the *Ascophyllum nodosum* thallom in the Teriberskaya Bay of the Barents Sea were studied. The effect of epiphytes *Elachista fucicola* and *Vertebrata lanosa* on the content of metabolically important substances in the ascophyllum thallus has been studied. It was noted that in spring and autumn, the presence of epiphytes on the thallus of *A. nodosum* does not affect the physiological state.

Keywords:

fucoids, epiphytes, *Elachista fucicola*, *Vertebrata lanosa*, polyphenols, mannitol, pigments, catalase, species diversity, species composition, distribution

Введение

Бурая многолетняя водоросль *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis широко распространена на побережье Северной Атлантики и юга Баренцева и Карского морей. Это один из ключевых видов морских прибрежных экосистем, поскольку является доминирующим в сообществах водорослей, основным поставщиком органического вещества, формирует трехмерную структуру придонных сообществ (Climate ..., 2017). Промысловый вид, так как является источником ценных веществ для фармакологии и используется при производстве корма для домашних животных в некоторых странах (A concise ..., 2020). Изучение устойчивости к заселению эпифитами у промысловых водорослей активно ведется по всему миру. Эпифиты затегают *A. nodosum*, но он успешно приспосабливается (Kraberg, Norton, 2007). Морские растения контролируют заселение организмов (эпибионтов) на своей поверхности различными способами. *Ascophyllum nodosum* сбрасывает остатки эпидермального материала, удаляя таким образом эпибионтов и подвергая незагрязненные поверхности новому циклу

колонизации (Halat et al., 2020). Верхняя часть эпидермального слоя клеток вместе с прикрепленными к ним эпибионтами отделяется от нижележащих клеток, обнажая их и делая доступными к заселению новыми поколениями эпифитов.

Считается, что неровности на поверхности способствуют закреплению *Vertebrata lanosa* (Rhodophyta), поскольку они нарушают обтекаемую форму слоевища хозяина, возможно создают гидродинамические условия, благоприятствующие заселению и выживанию спор (Pearson, Evans, 1990; Garbary et al., 1991; Garbary, Deckert, 2001; Kraberg, Norton, 2007). Наличие повреждений, трещинок на поверхности таллома создает защиту от движения воды и способствует закреплению осевших спор (Filion-Myklebust, Morton, 1981).

В исследованиях на побережье Канады *V. lanosa* была отмечена на талломе *A. nodosum*, но в основном в его средней части, *Elachista fucicola* и *Pylaiella littoralis* встречались у молодых особей, непосредственно возле апикальных элементов таллома (Longtin, Scrosati, 2009).

Негативного воздействия эпифитов на *A. nodosum* на данный момент не выявлено, более того, облигатный эпифит *V. lanosa* стимулирует рост аскофиллума (Garbary et al., 2005). В местах проникновения ризоидов *V. lanosa* в слоевище *A. nodosum* наблюдается локализованный некроз клеток аскофиллума, прилегающие клетки становятся темно пигментированными (Garbary et al., 2005). Поскольку эпифиты – это организмы, которые растут непосредственно на поверхности водорослей и снижают доступ солнечного света к клеткам под ними, это может уменьшить продуктивность фотосинтеза. Эпифиты также могут конкурировать с водорослями за питательные вещества, что может привести к еще большему стрессу для аскофиллума (Characteristics ... 2020).

Для понимания характера взаимодействия традиционно используются вещества-маркеры физиологического состояния. У фукусовых таковыми являются маннит и фотосинтетические пигменты, показателями наличия стресса могут служить изменения активности каталазы и содержания полифенолов.

Полифенолы представляют собой группу органических соединений, содержащихся в водорослях. Они известны своими антиоксидантными свойствами, которые могут помочь защитить клетки от повреждений. У водорослей полифенолы играют решающую роль в защите организма от стрессовых факторов окружающей среды, таких как ультрафиолетовое излучение, высокая соленость и изменения температуры. Также считается, что полифенолы участвуют в строительстве клеточных стенок (Dunn et al., 2008). Эпифиты могут влиять на активность каталазы, конкурируя за такие ресурсы как свет и питательные вещества, вызывая повреждение поверхности талломов они выделяют внутрь организма вещества, которые могут нарушить метаболизм клетки хозяина (Dunn et al., 2008). Эпифиты потенциально способны частично блокировать доступ к солнечному свету клеткам хозяина, на которых прикреплены. Это может сказаться на процессе фотосинтеза для организма-хозяина (Dunn et al., 2008).

Каталаза – это фермент, который помогает расщеплять перекись водорода на воду и кислород. В водорослях каталаза играет решающую роль в защите их от окислительного стресса, вызванного факторами окружающей среды, такими как яркий свет, высокая температура и загрязняющие вещества (Шахматова, Мильчакова, 2009).

Маннит является одним из первичных продуктов фотосинтеза, выполняет функцию запасного вещества и участвует в процессах синтеза полисахаридов (Барашков, 1972).

Цель данных исследований – описание распределения водорослей, эпифитно произрастающих на *A. nodosum* на Мурманском побережье Баренцева моря, и оценка влияния эпифитов *E. fucicola* и *V. lanosa* на метаболизм *A. nodosum* путем сравнительного анализа содержания маннита, полифенолов, пигментов и каталазы.

Материал и методы

Объектом исследования послужили талломы *A. nodosum*, собранные в губе Териберская 09.09.2022 г. и 18.05.2023 г. на литорали (69°10'32,100" с. ш. и 35°10'33,908" в. д.; рис. 1). Район исследований выбран как наиболее благоприятный для роста аскофиллума на основании данных по его распределению в губе Териберская.



Рис. 1. Карта-схема района отбора проб

Fig. 1. Schematic map sampling area

Определяли видовой состав, биомассу, встречаемость эпифитов и их расположение на талломе. Возраст *A. nodosum* вычисляли по количеству рядов пузырей на ведущей оси слоевища (один ряд пузырей в год, начиная со второго года жизни) (Шошина, Аверинцева, 1994). Оценивали биомассу *A. nodosum*. Видовую идентификацию проводили с использованием полевого атласа (Растения ..., 2016) и определителей (Виноградова, 1979; Перестенко, 1980). Всего обследовано 50 талломов *A. nodosum*, из них 16 с эпифитами.

Клеточное строение изучали с помощью микроскопов Микмед-6 (вариант 7) и МСП-2 (вариант 2СД). Микроснимки получены цифровыми камерами МС-12 и МС-3.1 с использованием программы MCview.

Для оценки физиологического состояния были отобраны непосредственно на литорали губы Териберская образцы (кусочки талломов *A. nodosum*) в зоне прикрепления эпифитов *E. fucicola* и *V. lanosa*, а также апикальных, средних и базальных частях талломов. Пробы были сразу заморожены в жидком азоте.

В ходе работы измеряли следующие показатели: содержание полифенолов (Ивантер, Коросов, 2003), активность каталазы (Сиренко и др., 1975), содержание маннита (Метод ..., 1988), концентрацию фотосинтетических пигментов (Облучинская 2008). Определение абсолютной сухой массы образцов проводилось согласно общепринятой методике (Seely et al., 1972). Статистическая обработка выполнена в Excel. Рассчитывали среднее значение биомассы и доверительный интервал. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента. Проверку на нормальность не проводили (Водоросли ..., 2004).

Результаты и обсуждение

Всего при исследовании талломов аскофиллума было выявлено 9 видов эпифитов:

Класс Phaeophyceae
Порядок Ectocarpales
Семейство Chordariaceae Greville, 1830

Elachista fucicola (Velley) Areschoug, 1842
Leathesia marina (Lyngbye) Decaisne, 1842
Fosliea griffithsiana (Le Jolis) Hagen ex Athanasiadis, 2021
 Семейство Acinetosporaceae Hamel ex J. Feldmann, 1937
Pylaiella littoralis (Linnaeus) Kjellman nom. cons., 1872
Pylaiella varia Kjellman, 1883
 Класс Florideophyceae
 Порядок Acrochaetiales
 Семейство Acrochaetiaceae Melchior
 Род *Acrochaetium* Nägeli, 1858
Acrochaetium sp.
 Порядок Ceramiales
 Семейство Rhodomelaceae Horaninow, 1847
Vertebrata lanosa (Linnaeus) T. A. Christensen 1967
 Класс Ulvophyceae
 Порядок Ulotrichales
 Семейство Ulotrichaceae Kützinger, 1843
Ulothrix implexa [Kützinger] Kützinger, 1849
 Порядок Cladophorales
 Семейство Cladophoraceae Wille, 1884
Rhizoclonium riparium Kützinger, 1843.

Наибольшая встречаемость выявлена у *E. fucicola* (81.25 %) и *Leathesia marina* (43.75 %). Прочие виды были отмечены единично. Наибольшая биомасса также отмечена у *E. fucicola* и *L. marina* – 0.5 ± 0.5 г/м².

Биомасса эпифитов составила менее 1 г/м², что является незначительным по сравнению с биомассой самого аскофиллума – 14920 ± 593 г/м².

Большая часть эпифитов приурочена к ветвям возрастом более одного года (рис. 2). Было замечено, что число талломов эпифитов на ветвях возрастом более 2 лет не связано напрямую с количеством видов. Наиболее богаты по видовому разнообразию молодые участки талломов (не более года). На отдельных талломах эпифиты встречались как на молодых, так и на старых его участках (2–3 года), но в таких случаях на апикальных участках встречалась преимущественно лишь *E. fucicola* (8 %).

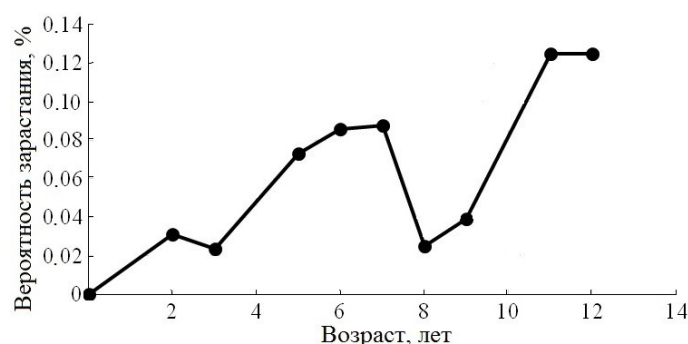


Рис. 2. Встречаемость эпифитов в зависимости от возраста таллома

Fig. 2. The occurrence of epiphytes depending on the age of the thallus

Поскольку самыми густо заселенными являлись участки ветвей возрастом более года, можно предположить, что это связано с большей вероятностью появления физических повреждений, на месте которых и могли произрастать эпифиты, что согласуется с литературными данными (Pearson, Evans, 1990; Garbary et al., 1991; Garbary, Deckert, 2001; Kraberg, Norton, 2007).

Для оценки характера взаимодействия видов рассматривались места прикрепления эпифитов. Исследование проникновения клеток эпифита в ткани методом световой микроскопии выявило, что у *E. fucicola* клетки проникают в срединный слой аскофиллума (рис. 3), а у других видов взаимодействие происходит на уровне корового слоя фукоидов. Полученные данные согласуются с литературными сведениями (у *E. fucicola* и *V. lanosa* клетки проникают до срединного слоя; Garbary, Deckert, 2001).

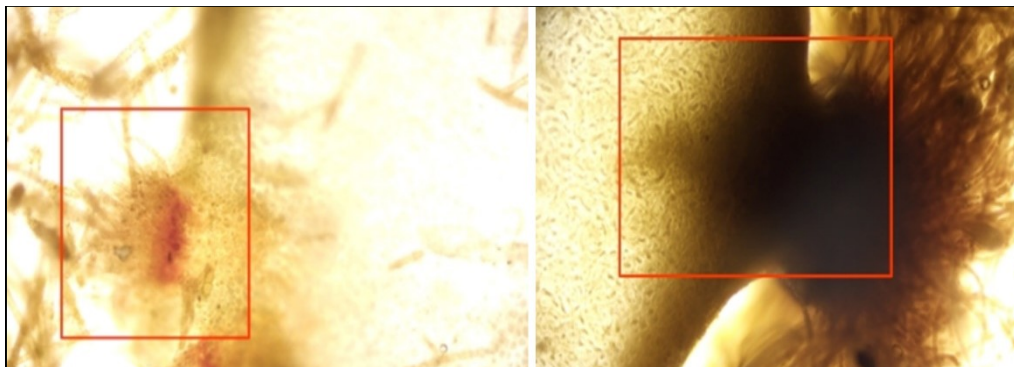


Рис. 3. Область проникновения *E. fucicola* на месте прикрепления в средний слой аскофиллума
Fig. 3. The penetration area of *E. fucicola* at the site of attachment to the middle layer of ascophyllum

Анализ содержания полифенолов на участках *A. nodosum* с эпифитами и без таковых показал их повышенную концентрацию в зоне прикрепления *V. lanosa*. (рис. 4). По содержанию маннита на разных участках таллома *A. nodosum* не было отмечено существенных различий между участками с *E. fucicola* и при их отсутствии (рис. 5). В зонах прикрепления *E. fucicola* концентрация каталазы не отличалась от таковой свободных от эпифитов участков (рис. 5).

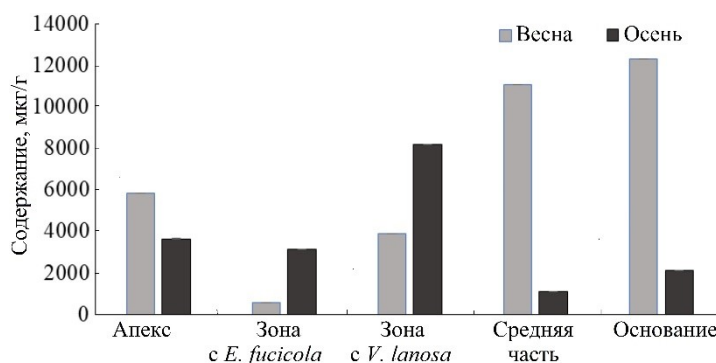


Рис. 4. Содержание полифенолов в разных участках таллома *A. nodosum*
Fig. 4. The content of polyphenols in different areas of the *A. nodosum* thallus

В зонах прикрепления эпифитов концентрация пигментов (хлорофилл *a*; хлорофилл *c*; смесь каротиноидов, включая фукоксантин) в талломе *A. nodosum* не отличалась от остальных его частей за исключением зоны с *V. lanosa* в весенний период (рис. 6). Существенно выше содержание пигментов в средней части по сравнению с апикальной и нижней, что соответствует литературным данным (Deckert, Garbary, 2005).

Содержание пигментов и полифенолов в эпифитах показано на рис. 7. Отмечена разница в содержании. Существенно выше показатели у *E. fucicola*, чем у *V. lanosa*.

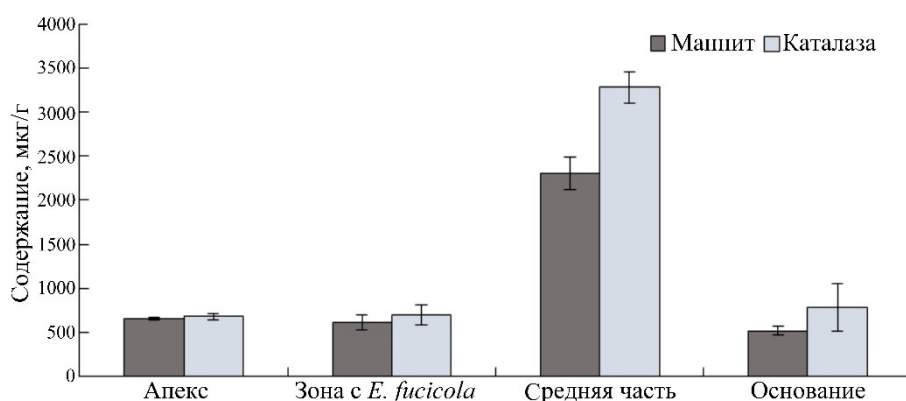


Рис. 5. Содержание маннита и активность каталазы в разных участках таллома *A. nodosum*
Fig. 5. Mannitol concentration and catalase activity at different sites of the *A. nodosum* thallus

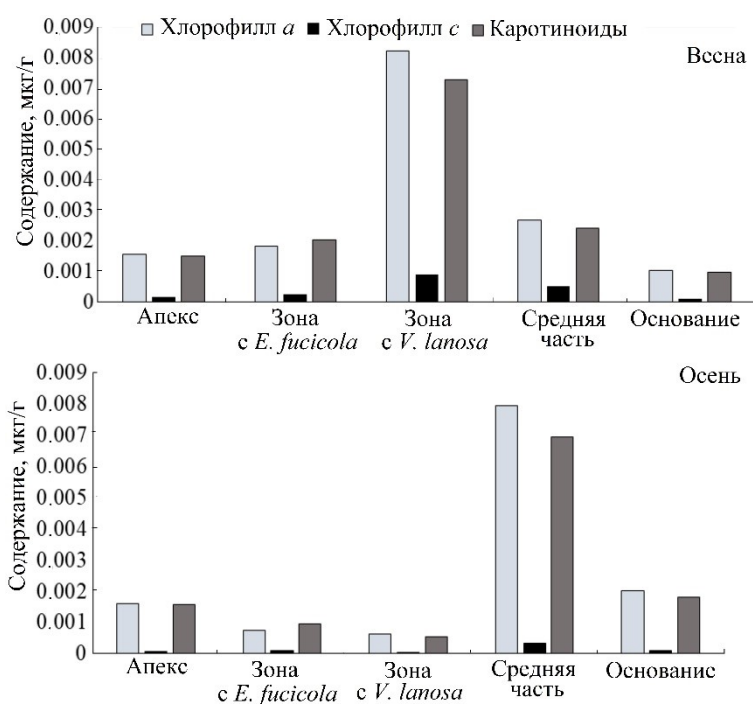


Рис. 6. Распределение пигментов весной и осенью по таллосу *A. nodosum*
Fig. 6. Distribution of pigments in spring and autumn by *A. nodosum* thallus

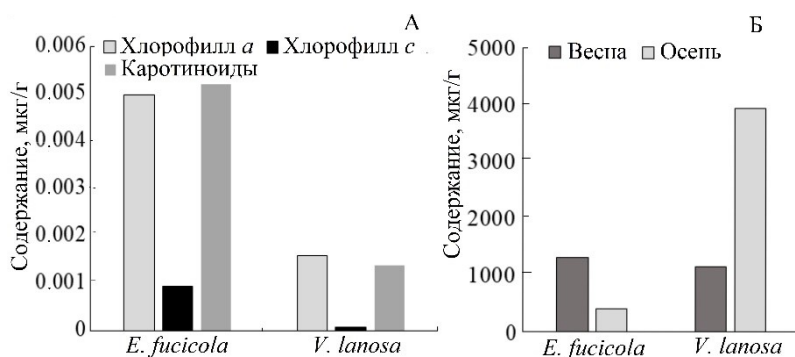


Рис. 7. Содержание пигментов (А) и полифенолов (Б) в эпифитах *E. fucicola* и *V. lanosa*
Fig. 7. The content of pigments (A) and polyphenols (Б) in epiphytes of *E. fucicola* and *V. lanosa*

Статистический анализ не подтвердил достоверность повышения содержания полифенолов в зоне прикрепления *V. lanosa*. Известно, что *V. lanosa* внедряется в таллом аскофиллума с минимальными повреждениями, в то время как *E. fucicola* вызывает некоторые негативные реакции (Garbary et al., 2005; Deckert, Garbary, 2005). Несколько повышенное содержание полифенолов в весеннее время в зоне прикрепления *V. lanosa*, вероятно, связано с активным ростом и делением клеток аскофиллума.

Выводы

1. В губе Териберская в 2022 г. было выявлено 9 видов, произрастающих эпифитно на *A. nodosum*, среди которых большинство видов относится к порядку Ectocarpales.
2. Биомасса эпифитов составляла менее 1 г/м², при биомассе *A. nodosum* более 14 кг/м².
3. *Elachista fucicola* и *V. lanosa* оказывают только локальное затеняющее воздействие на *A. nodosum* в месте прикрепления эпифита в весенний период.
4. Можно предположить, что весной имеет место небольшой раневой стресс, вызванный механическим повреждением тканей растущим эпифитом, поскольку увеличено содержание полифенолов.

Работа выполнена по теме «Донные биоценозы Баренцева моря, его водосборного бассейна и сопредельных вод в современных условиях» (№ госрегистрации 122020900044-2) в рамках государственного задания ММБИ РАН.

Список литературы

1. Барашков Г. К. Сравнительная биохимия водорослей. М., Пищевая пром-сть, 1972. 336 с.
2. Виноградова К. Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: Наука, 1979. 147 с.
3. Водоросли морские, травы морские и продукты их переработки. Методы анализа. ГОСТ 26185-84. Введен 01.01.85. М.: Изд-во стандартов, 2004. 34 с.
4. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 304 с.
5. Метод определения активности каталазы / М. А. Королюк, Л. И. Иванова, И. Г. Майорова, В. Е. Токарев // Лабораторное дело. 1988. № 1. С. 16–19.
6. Облучинская Е. Д. Сравнительное исследование бурых водорослей Баренцева моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2008. Т. 44, № 3. С. 337–342.
7. Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 231 с.
8. Растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря (полевой атлас) / Е. Ф. Марковская, С. В. Малавенда, И. В. Рыжик, Л. А. Сергиенко, А. В. Сони́на, А. А. Стародубцева, Г. М. Воскобойников. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2016. 191 с. URL: <http://elibrary.petrus.ru/books/27455>
9. Сиренко Л. А., Сакевич А. И., Осипович Л. Ф. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. Киев: Наук. думка, 1975. 247 с.
10. Шахматова О. А., Мильчакова Н. А. Активность каталазы черноморских видов *Cystoseira* C. Ag. в различных экологических условиях // Альгология. 2009. Т. 19, № 1. С. 34–46.
11. Шошина Е. В., Аверинцева С. Г. Распределение водорослей в губе Ярнышной Баренцева моря // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1994. С. 38–61.
12. A concise review of the brown macroalga *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis / L. Pereira, L. Morrison, P. S. Shukla, A. T. Critchley // J. Appl. Phycol. 2020. Vol. 32. P. 3561–3584. URL: <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02246-6>
13. Characteristics of polyphenolic content in brown algae of the Pacific Coast of Russia / N. M. Aminina, E. P. Karaulova, T. I. Vishnevskaya, E. V. Yakush, Yeon-Kye Kim, Ki-Ho Nam, Kwang-Tae Son // Molecules. 2020. Vol. 25, № 17. P. 3909. URL: <https://doi.org/10.3390/molecules25173909>

14. *Climate change stimulates the growth of the intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* near the northern distribution limit* / N. Marbà, D. Krause-Jensen, B. Olesen, P. B. Christensen, A. Merzouk, J. Rodrigues, S. Wegeberg, R. T. Wilce // *Ambio*. 2017. Vol. 46. P. 119–131.
15. *Deckert R. J., Garbary D. J. Ascophyllum and its symbionts. VIII. Interactions among Ascophyllum nodosum (Phaeophyceae), Mycophycias ascophylli (Ascomycetes) and Elachista fucicola (Phaeophyceae)* // *Algae*. 2005. Vol. 20, № 4. P. 363–368.
16. *Dunn A. E., Dobberfuhl D. R., Casamatta D. A. A survey of algal epiphytes from Vallisneria americana Michx. (Hydrocharitaceae) in the Lower St. Johns River, Florida* // *Southeastern Naturalist*. 2008. Vol. 7, № 2. P. 229–244.
17. *Filion-Myklebust C., Norton T. Epidermis shedding in the brown seaweed Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis and its ecological significance* // *Mar. Biol. Lett.* 1981. Vol. 2. P. 45–51.
18. *Garbary D., Deckert R. Three part harmony – Ascophyllum and its symbionts* // *Symbiosis: Mechanisms and model systems*. Kluwer, Dordrecht, the Netherlands, 2001. P. 309–321. DOI: 10.1007/0-306-48173-1_19
19. *Garbary D., Burke J., Tian L. The Ascophyllum/Polysiphonia/Mycosphaerella symbiosis. II. Aspects of the ecology and distribution of Polysiphonia lanosa in Nova Scotia* // *Bot. Mar.* 1991. Vol. 34. P. 391–401.
20. *Garbary D. J., Deckert R. J., Hubbard C. B. Ascophyllum and its symbionts. VII. Three-way interactions among Ascophyllum nodosum (Phaeophyceae), Mycophycias ascophylli (Ascomycetes) and Vertebrata lanosa (Rhodophyta)* // *Algae*. 2005. Vol. 20, № 4. P. 353–361.
21. *Halat L., Galway M. E., Garbary D. J. Cell wall structural changes lead to separation and shedding of biofouled epidermal cell wall layers by the brown alga Ascophyllum nodosum* // *Protoplasma*. 2020. Vol. 257, № 5. P. 1319–1331.
22. *Kraberg A. C., Norton T. A. Effect of epiphytism on reproductive and vegetative lateral formation in the brown, intertidal seaweed Ascophyllum nodosum (Phaeophyceae)* // *Phycol. Res.* 2007. Vol. 55, № 1. P. 17–24.
23. *Longtin C. M., Scrosati R. Distribution of algal epiphytes across environmental gradient scales: intertidal elevation, host canopies, and host fronds* // *J. Phycol.* 2009. Vol. 45, № 4. P. 820–827. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00710.x>
24. *Pearson G., Evans L. Settlement and survival of Polysiphonia lanosa (Ceramiales) spores on Ascophyllum nodosum and Fucus vesiculosus (Fucales)* // *J. Phycol.* 1990. Vol. 26. P. 597–603.
25. *Seely G. R., Duncan M. J., Vidaver W. E. Preparative and analytical extraction of pigments from brown algae with dimethyl sulfoxide* // *Mar. Biol.* 1972. Vol. 12. P. 184–188. URL: <https://doi.org/10.1007/bf00350754>

References

1. Barashkov G. K. *Sravnitel'naya biokhimiya vodorosley* [Comparative biochemistry of algae]. Moscow, Food industry, 1972, 336 p. (In Russ.).
2. Vinogradova K. L. *Opredelitel' vodorosley dal'nevostochnykh morey SSSR. Zelenye vodorosli* [Key to algae of the Far Eastern seas of the USSR. Green algae]. Leningrad, Nauka, 1979, 147 p. (In Russ.).
3. *Vodorosli morskikh, travy morskije i produkty ikh pererabotki. Metody analiza. GOST 26185-84. Vveden 01.01.85* [Seaweeds, sea grasses and products of their processing. Analysis methods. GOST 26185-84. Introduced 01.01.85]. Moscow, Publ. house of standards, 2004, 34 p. (In Russ.).
4. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennyyu biologiyu* [Introduction to quantitative biology]. Petrozavodsk, Publ. PetrGU, 2003, 304 p. (In Russ.).
5. Korolyuk M. A., Ivanova L. I., Mayorova I. G., Tokarev V. T. *Metod opredeleniya aktivnosti katalazy* [Method for determining the activity of catalase]. *Laboratornoe delo* [Laboratory business], 1988, No. 1, pp. 16–19 (In Russ.).
6. Obluchinskaya E. D. *Sravnitel'noe issledovanie burykh vodorosley Barentseva morya* [Comparative study of brown algae in the Barents Sea]. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya* [Applied Biochemistry and Microbiology], 2008, Vol. 44, No. 3, pp. 337–342 (In Russ.).

7. Perestenko L. P. *Vodorosli zaliva Petra Velikogo* [Algae of Peter the Great Bay]. Leningrad, Nauka, 1980, 231 p. (In Russ.).
8. Markovskaya E. F., Malavenda S. V., Ryzhik I. V., Sergienko L. A., Sonina A. V., Starodubtseva A. A., Voskoboynikov G. M. *Rasteniya i lishayniki Murmanskogo poberezh'ya Barentseva morya (polevoy atlas)* [Plants and lichens of the Murmansk coast of the Barents Sea (field atlas)]. Petrozavodsk, Publ. PetrGU, 2015, 191 p. (In Russ.). Available at: <http://elibrary.petsu.ru/books/27455>
9. Sirenko L. A., Sakevich A. I., Osipovich L. F. *Metody fiziologo-biokhimicheskogo issledovaniya vodorosley v gidrobiologicheskoy praktike* [Methods of physiological and biochemical study of algae in hydrobiological practice]. Kiev, Naukova dumka, 1975, 247 p. (In Russ.).
10. Shakhmatova O. A., Milchakova N. A. Aktivnost' katalazy chernomorskikh vidov *Cystoseira* C. Ag. v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh [Catalase activity of the Black Sea species *Cystoseira* C. Ag. in various environmental conditions]. *Algologia* [Algology], 2009, Vol. 9, No. 1, pp. 34–46 (In Russ.).
11. Shoshina E. V., Averintseva S. G. Raspreделение vodorosley v gube Yarnyshnoy Barentseva morya [Distribution of algae in the Yarnyshnaya Bay of the Barents Sea]. *Gidrobiologicheskie issledovaniya v zalivakh i bukhtakh severnykh morey Rossii* [Hydrobiological research in the bays and bays of the northern seas of Russia]. Apatity, Publ. KSC RAS, 1994, pp. 38–61 (In Russ.).
12. Pereira L., Morrison L., Shukla P. S., Critchley A. T. A concise review of the brown macroalga *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis. *J. Appl. Phycol.*, 2020, Vol. 32, pp. 3561–3584. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02246-6>
13. Aminina N. M., Karaulova E. P., Vishnevskaya T. I., Yakush E. V., Yeon-Kye Kim, Ki-Ho Nam, Kwang-Tae Son. Characteristics of polyphenolic content in brown algae of the Pacific Coast of Russia. *Molecules*, 2020, Vol. 25, No. 17, pp. 3909. Available at: <https://doi.org/10.3390/molecules25173909>
14. Marbà N., Krause-Jensen D., Olesen B., Christensen P. B., Merzouk A., Rodrigues J., Wegeberg S., Wilce R. T. Climate change stimulates the growth of the intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* near the northern distribution limit. *Ambio*, 2017, Vol. 46, pp. 119–131.
15. Deckert R. J., Garbary D. J. *Ascophyllum* and its symbionts. VIII. Interactions among *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae), *Mycophycias ascophylli* (Ascomycetes) and *Elachista fucicola* (Phaeophyceae). *Algae*, 2005, Vol. 20, No. 4, pp. 363–368.
16. Dunn A. E., Dobberfuhl D. R., Casamatta D. A. A survey of algal epiphytes from *Vallisneria americana* Michx. (Hydrocharitaceae) in the Lower St. Johns River, Florida. *Southeastern Naturalist*, 2008, Vol. 7, No. 2, pp. 229–244.
17. Filion-Myklebust C., Norton T. Epidermis shedding in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis and its ecological significance. *Mar. Biol. Lett.*, 1981, Vol. 2, pp. 45–51.
18. Garbary D., Deckert R. Three part harmony – *Ascophyllum* and its symbionts. *Symbiosis: Mechanisms and model systems*. Kluwer, Dordrecht, the Netherlands, 2001, pp. 309–321. DOI: 10.1007/0-306-48173-1_19
19. Garbary D., Burke J., Tian L. The *Ascophyllum/Polysiphonia/Mycosphaerella* symbiosis. II. Aspects of the ecology and distribution of *Polysiphonia lanosa* in Nova Scotia. *Bot. Mar.*, 1991, Vol. 34, pp. 391–401.
20. Garbary D. J., Deckert R. J., Hubbard C. B. *Ascophyllum* and its symbionts. VII. Three-way interactions among *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae), *Mycophycias ascophylli* (Ascomycetes) and *Vertebrata lanosa* (Rhodophyta). *Algae*, 2005, Vol. 20, No. 4, pp. 353–361.
21. Halat L., Galway M. E., Garbary D. J. Cell wall structural changes lead to separation and shedding of biofouled epidermal cell wall layers by the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Protoplasma*, 2020, Vol. 257, No. 5, pp. 1319–1331.
22. Kraberg A. C., Norton T. A. Effect of epiphytism on reproductive and vegetative lateral formation in the brown, intertidal seaweed *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae). *Phycol. Res.*, 2007, Vol. 55, No. 1, pp. 17–24.
23. Longtin C. M., Scrosati R. Distribution of algal epiphytes across environmental gradient scales: intertidal elevation, host canopies, and host fronds. *J. Phycol.*, 2009, Vol. 45, No. 4, pp. 820–827. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00710.x>

24. Pearson G., Evans L. Settlement and survival of *Polysiphonia lanosa* (Ceramiales) spores on *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* (Fucales). J. Phycol., 1990, Vol. 26, pp. 597– 603.
25. Seely G. R., Duncan M. J., Vidaver W. E. Preparative and analytical extraction of pigments from brown algae with dimethyl sulfoxide. Mar. Biol., 1972, Vol. 12, pp. 184–188. Available at: <https://doi.org/10.1007/bf00350754>

Информация об авторах

Алексей Максимович Нерезенко – студент, <https://orcid.org/0009-0005-4560-3571>

Софья Александровна Тупицына – студент, <https://orcid.org/0009-0003-3131-6411>

Малавенда Светлана Владимировна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-8314-3255>

Инна Валерьевна Рыжик – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0003-3874-2379>

Information about the authors

Alexey M. Nerezenko – student, <https://orcid.org/0009-0005-4560-3571>

Sofia A. Tupitsyna – student, <https://orcid.org/0009-0003-3131-6411>

Svetlana V. Malavenda – PhD (Biology), Senior Researcher, <https://orcid.org/0000-0002-8314-3255>

Inna V. Ryzhik – PhD (Biology), Senior Researcher, <https://orcid.org/0000-0003-3874-2379>

Статья поступила в редакцию 02.05.2024; одобрена после рецензирования 17.05.2024; принята к публикации 23.05.2024.
The article was submitted 02.05.2024; approved after reviewing 17.05.2024; accepted for publication 23.05.2024.