



УДК 577.115.3:577.125.3

## ЛИПИДОМ КОРАЛЛОВ И ЕГО ИЗМЕНЕНИЕ В ПРОЦЕССЕ ОБЕСЦВЕЧИВАНИЯ

© 2020 г. Т. В. Сикорская\*, #, А. Б. Имбс\*

\*ФГБУН «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» ДВО РАН,  
Россия, 690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Поступила в редакцию 30.03.2020 г.

После доработки 04.04.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2020 г.

Многочисленные виды коралловых полипов составляют структурную основу тропических коралловых рифов. Ткани коралловых полипов богаты липидами. В настоящее время обобщена информация о составе жирных кислот и классов липидов кораллов, однако каждый класс липидов представляет собой сложный спектр молекулярных видов липидов, который определяется как липидом биологической системы. Научных работ по липидому человека и высших наземных животных опубликовано на два порядка больше, чем по липидому морских организмов, при этом данные о липидоме кораллов очень разрозненные. Существование симбиотических видов кораллов полностью зависит от наличия внутриклеточных микроводорослей – зооксантелл, потеря которых называется обесцвечиванием кораллов и приводит к гибели всего кораллового рифа. При обесцвечивании происходят существенные изменения липидного профиля кораллов. В настоящей работе обобщена информация о составе общих липидов, жирных кислот и молекулярных видов полярных и неполярных классов липидов восьмилучевых и шестилучевых коралловых полипов, а также их симбионтов, дано общее представление о механизмах обесцвечивания кораллов и показана важность липидных показателей при исследовании этого процесса. Переход от классических интегральных показателей к липидному анализу открывает новые возможности в изучении биохимии и экологии кораллов.

*Ключевые слова:* липидом, молекулярные виды липидов, кораллы, обесцвечивание кораллов, липидомика, масс-спектрометрия

DOI: 10.31857/S0132342320050231

### ВВЕДЕНИЕ

Коралловые рифы служат домом для многих видов донных и пелагических морских организмов [1]. Структурную основу рифа составляют твердые, или рифообразующие, кораллы (шестилучевые коралловые полипы, Anthozoa: Hexacorallia: Scleractinia), которые имеют твердый известковый экзоскелет. Отмершие участки колоний твердых кораллов заселяют мягкие кораллы (восьмилуче-

вые коралловые полипы, Anthozoa: Octocorallia), которые можно разделить на горгонарии (Gorgonacea), имеющие внутри колоний кератиноподобный осевой скелет, и альционарии (Alcyonacea), содержащие внутри колонии мелкие известковые спиккулы. На коралловом рифе часто встречаются другие представители шестилучевых коралловых полипов – зоантарии (Anthozoa: Hexacorallia: Zoanthidea), колонии которых, в отличие от твердых кораллов, не имеют экзоскелета, но, подобно альционариям, содержат известковые спиккулы. Большинство видов коралловых полипов являются симбиотическими животными, которые содержат внутриклеточные симбиотические микроводоросли (динофлагелляты семейства Symbiodiniaceae) или зооксантеллы.

Ткани коралловых полипов богаты липидами, которые составляют до 30% сухой массы тканей колоний кораллов [2]. Более половины общих липидов кораллов составляют нейтральные липиды (НЛ) [3], к которым относятся триацилглицериды (ТГ), моноалкилдиацилглицериды (МАДАГ), сложные эфиры алифатических спиртов и жир-

Сокращения: ВЭЖХ – высокоэффективная жидкостная хроматография; ДГДГ – дигалактозилдиацилглицериды; ЖК – жирные кислоты; ЦАЭФ – керамидаминоэтилфосфонаты; МАДАГ – моноалкилдиацилглицериды; МГДГ – моногалактозилдиацилглицериды; МС/МС – тандемная масс-спектрометрия; ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; СХДГ – сульфохиновозилдиацилглицериды; ТГ – триглицериды; ТПЖК – тетракозаполиеновые кислоты; ФИ – инозитглицерофосфолипиды; ФС – серинглицерофосфолипиды; ФХ – холинглицерофосфолипиды; ФЭ – этаноламинглицерофосфолипиды; ЭВ – эфиры восков; АРСІ – химическая ионизация при атмосферном давлении; ESI – ионизация распылением в электрическом поле.

# Автор для связи: (тел.: +7 (423) 231-09-37; эл. почта: miss.tatyanna@yandex.ru).

ных кислот (ЖК), или воски (ЭВ), а также стеринны и эфиры стериннов [2, 4, 5]. В липидах зооксантелл содержится ряд гликолипидов (ГЛ): моно-, дигалактозилдиацилглицериды (МГДГ и ДГДГ) и сульфохинозиддиацилглицериды (СХДГ), которые характерны для мембран фотосинтетического аппарата растений [6]. А также характерные для растительных клеток бетаиновые липиды (БЛ). Фосфорсодержащие липиды (ФЛ) составляют 13–50% от общих липидов тропических кораллов [2, 7]. В состав ФЛ кораллов входят этаноламин-, холин-, серин- и инозитглицерофосфолипиды (ФЭ, ФХ, ФС и ФИ соответственно), лизофосфатидилхолин (ЛФХ), лизофосфатидилэтанолламин (ЛФЭ), а также фосфолипид – церамидаминоэтилфосфонат (ЦАЭФ) [8, 9]. В коралловых полипах НЛ служат основным резервом энергии, а ФЛ и стеринны выполняют структурную функцию и составляют основу клеточных мембран [10].

Общие липиды коралловых полипов содержат более десяти основных классов липидов, однако каждый класс липидов представляют собой сложную смесь индивидуальных молекул, неполярная часть которых различается по остаткам ЖК и алифатических спиртов. Кораллы, как и другие биологические объекты, содержат сотни молекулярных видов липидов. По аналогии с геномом, протеомом и метаболомом, общий спектр липидных молекул биологической системы определяется как липидом, а картирование спектра липидов и определение их биологической роли называется липидомикой [11].

Существование симбиотических видов коралловых полипов полностью зависит от наличия зооксантелл, которые в процессе фотосинтеза вырабатывают питательные вещества, обеспечивая до 90% энергии, необходимой организму-хозяину [12]. При температуре воды выше 32°C зооксантеллы покидают своего хозяина; потеря зооксантелл называется обесцвечиванием (bleaching). Полное обесцвечивание под действием температурного стресса приводит к гибели не только отдельных животных, но и целых морских экосистем, основой которых являются симбиотические животные, в частности, экосистем коралловых рифов. В процессе обесцвечивания в организме коралла происходят существенные изменения, которые также отражаются и на их липидном профиле. Исследования, касающиеся изменений липидных показателей в процессе обесцвечивания кораллов [5, 13–15] и их симбионтов [16–19] не многочисленны, и лишь недавно было проведено детальное исследование изменений, происходящих в полном липидоме мягкого коралла *Sinularia* sp., в условиях экспериментального температурного стресса [20].

В настоящее время, благодаря появлению новых инструментальных методов, липидомный ана-

лиз широко применяется для диагностики многих заболеваний, связанных с нарушением липидного обмена [21, 22]. При этом количество опубликованных научных работ по липидному человеку и высших наземных животных на два порядка превышает количество исследований липидома морских организмов. Данные о полном липидоме кораллов и других видов морских беспозвоночных очень ограниченные и разрозненные. Переход от классических интегральных липидных показателей к липидному анализу может открыть новые возможности в изучении биохимии и экологии кораллов. Фундаментом для такого рода исследований является расшифровка полного липидома коралловых полипов. Целью настоящей работы является обобщение информации, касающейся изучения липидных профилей кораллов, а также их симбионтов, и изменений липидных показателей при неблагоприятных условиях окружающей среды.

## СИМБИОТИЧЕСКИЙ ОРГАНИЗМ КОРАЛЛА И ЕГО ОБЕСЦВЕЧИВАНИЕ

Почти половина беспозвоночных животных типа Cnidaria, к которым относится класс коралловых полипов (Anthozoa), содержит фотосинтетические микроорганизмы (зооксантеллы), которые придают им свойства растений – это привело к рождению концепции голобионта или метаорганизма. Такая ассоциация растительных симбионтов и животного организма-хозяина коралла сформировала целую экосистему кораллового рифа, который считается “оазисом в пустынном океане”. Огромная важность экосистем коралловых рифов и реальная угроза их исчезновения стали поводом для тщательного изучения книдарий [23].

Симбиотические динофлагелляты семейства Symbiodiniaceae обычно расположены внутри клеток гастродермиса кишечнораотового организма-хозяина (то есть, самого внутреннего тканевого слоя, который граничит с гастроваскулярной полостью), где они связаны мембранным комплексом, состоящим из мембраны водорослевого происхождения и наружной мембраны животного организма-хозяина [24, 25]. Зооксантеллы могут передаваться по наследству [26] или, чаще всего, захватываются из окружающей среды [27].

В дополнение к высокой освещенности и убежищу зооксантеллы, в обмен на фотосинтетически фиксируемый углерод, получают от организма-хозяина неорганический азот, фосфор и углерод [28]. В случае твердых кораллов симбиоз также тесно связан со способностью кораллов образовывать массивные известковые скелеты, которые образуют коралловые рифы. Партнерство книдарий–динофлагелляты имеет особое экологическое значение в среде тропических коралловых рифов, в которой недостаточно экзогенного

питания организма-хозяина коралла, и питательные вещества, получаемые симбионтами с помощью процесса фотосинтеза, поддерживают метаболизм, рост, размножение и выживание колоний кораллов [29, 30].

Клетки Symbiodiniaceae имеют золотисто-коричневый цвет из-за присутствия различных пигментов в их хлоропластах. Здоровые кораллы содержат миллионы клеток зооксантелл на квадратный сантиметр ткани и поэтому имеют такой же золотисто-коричневый оттенок. Обесцвечивание кораллов называется так из-за потери цвета тканей организма-хозяина коралла и обнажения лежащего в основе белого известкового скелета. Эта потеря цвета чаще всего обусловлена дисфункцией симбиоза, то есть потерей симбионтов тканями полипа [31]. Обесцвечивание — это реакция на стресс, вызванный изменениями окружающей среды, например, повышения температуры поверхности моря, связанного с глобальным потеплением, в сочетании с высокой степенью солнечной радиации [32]. Симбиотический организм коралла очень чувствителен к температуре, даже умеренное повышение температуры на 1–2°C может привести к обесцвечиванию всего рифа [32].

Начинается процесс обесцвечивания в хлоропластах зооксантелл, повышенная температура и высокий уровень солнечной радиации вызывают фотоингибирование, повреждение хлоропластов и фотосинтетических аппаратов клеток, что ведет к взаимосвязанным процессам запуска каскада обесцвечивания [28, 33]. В каскадном механизме обесцвечивания самого организма-хозяина ключевую роль играет окислительный стресс, который в животном организме модулирует гибель/выживание клеток [34] и связан с врожденным иммунитетом организма [35]. При окислительном стрессе происходит накопление монооксида азота (NO), который участвует в межпартнерском взаимодействии и задействован в иммунном ответе коралла [35, 36]. Взаимодействие хозяин-микроорганизм обусловлено способностью вторгающихся микроорганизмов уклоняться от иммунного ответа хозяина и контролировать его, а также способностью хозяина обнаружить и уничтожить патогенные микроорганизмы [37]. Мутуализм квидарий — динофлагелляты можно рассматривать как контролируемую инфекцию, благодаря которой симбионты успешно модулируют иммунный ответ хозяина. Таким образом, можно сказать, что обесцвечивание — это процесс обнаружения патогенных зооксантелл и уничтожение их организмом-хозяином коралла. Симбионты сигнализируют о своем присутствии выработкой реактивных форм кислорода (АФК) при фотоингибировании, а организм-хозяин, в свою очередь, вырабатывая NO, запускает иммунный ответ для избавления от патогенных микроорганизмов [37].

В стрессовых условиях наблюдается и запрограммированная (апоптоз), и неконтролируемая (некроз) гибель клеток [38, 39]; кроме того сам организм-хозяин уничтожает зооксантеллы. Дан и коллеги предположили, что с помощью апоптоза организм, удаляя поврежденные клетки симбиосом, смягчает повреждения тканей от АФК и тем самым поддерживает гомеостаз тканей [38]. Существует переход от апоптоза при умеренном и коротком температурном стрессе к некрозу при более жестких стрессовых условиях [40, 41]. Другая форма гибели клеток, аутофагия, также участвует в процессе обесцвечивания кораллов [42]. Стресс приводит к изменениям в созревании лизосом и слиянию их с симбиосомами, предположительно, приводящему к перевариванию симбионта [43]. Предполагается, что существует взаимосвязь между двумя формами гибели клеток, при этом, когда одна форма ингибируется, другая — индуцируется. Подобная связь между апоптозом и аутофагией наблюдается у позвоночных [44].

### ЛИПИДНЫЙ ПРОФИЛЬ КОРАЛЛОВ

Измерение интегральных липидных показателей (уровня общих липидов, содержания основных классов липидов и состава ЖК) до недавнего времени было одним из основных методических подходов при изучении эффективности репродуктивной стратегии кораллов, степени повреждения и скорости восстановления частично обесцвеченных рифов, пищевых и симбиотических отношений кораллов, а также транспорта органического углерода между симбионтами и организмом-хозяином [15, 45–49]. Со времени первых скрининговых исследований кораллов [50], накоплена обширная информация о составе общих липидов и ЖК, полученных гидролизом общих липидов или их классов [51–53]. В последние 10 лет благодаря развитию современных физико-химических методов анализа липидов, которые позволяют установить структуры молекул липидов в нативном виде, стали применять липидомный подход в изучении липидов квидарий и их зооксантелл [19, 20, 54–57]. Появились первые результаты в области липидомики морских организмов, например, макроводорослей [58], кальмаров [59], актиний [60] и гидрокораллов [57]. Среди коралловых полипов, насчитывающих более 20 тысяч видов, описан состав молекулярных видов ФЛ четырех альционарий [54–56], профиль ФХ рифообразующего коралла *Seriatopora caliendrum* [61–63], полные липидомы мягкого коралла *Sinularia seaesensis* [64] и зоантарии *Palythoa* sp. [65], а также изучены изменения липидома мягкого коралла *Sinularia* sp., происходящие под действием повышенной температуры [20].

*Липиды восьмилучевых кораллов  
(Anthozoa: Octocorallia)*

Содержание липидов на сухой вес октокораллов варьируется от 3.2 до 29.7% [2, 66]. Липиды мягких кораллов о. Окинава и Берингова моря содержали 23.7 и 31.1% ФЛ от суммы липидов соответственно [2, 67]. Тропические мягкие кораллы содержали ФЛ в среднем  $32.1 \pm 10.3\%$  от суммы липидов [7]. Липидный экстракт тропической альционии *Sinularia seaesensis* содержал 2.14% ФЭ, 2.53% ФХ, 1.50% ФС, 0.32% ФИ, 0.71% ЦАЭФ и 1.35% ЛФХ [64]. В липидах холодноводной альционии *Gersemia rubiformis* были обнаружены ФХ ( $31.4 \pm 6.2\%$ ), ФЭ ( $25.6 \pm 1.5\%$ ), ФС ( $14.1 \pm 3.2\%$ ), ЦАЭФ ( $15.6 \pm 1.4\%$ ) и церамидметил-аминоэтилфосфонат (ЦМАЭФ) ( $13.3 \pm 3.0\%$ ) [67].

Основными классами неполярных липидов октокораллов, как и гексакораллов, являются воски, ТГ и МАДАГ. В липидах *G. rubiformis* (Берингово море) и тропической альционии *Xenia* sp. (Южно-Китайское море) доля восков составила  $29.5 \pm 4.9$  и  $21.4 \pm 1.8\%$  от суммы липидов, соответственно [55, 67]. Общие липиды альционии *S. seaesensis* содержали 18.25% восков [64]. Среднее содержание МАДАГ в общих липидах холодноводных альционий (Ньюфаундленд и Лабрадор) составило от  $13.7 \pm 8.2$  до  $19.7 \pm 10.10\%$ , а доля ТГ была меньше: от  $5.59 \pm 3.38$  до  $10.40 \pm 5.11\%$  [4]. Общие липиды альционии *S. seaesensis* содержали 5.83% ТГ и 7.79% МАДАГ [64].

В отличие от шестилучевых кораллов, ЖК общих липидов восьмилучевых кораллов содержат две тетракозаполиеновые ЖК (ТПЖК), 24:5n-6 и 24:6n-3 [68]. ТПЖК являются хемотаксономическими маркерами животных подкласса Octocorallia, синтезируются в клетках коралловых полипов без участия симбионтов и могут быть липидными маркерами организма-хозяина в симбиотических видах [69].

Основными ЖК симбиотических альционий рода *Sinularia* были 14:0, 16:0, 7-Me-16:1n-10, 16:1n-7, 16:2n-7, 18:0, 18:1n-9, 18:4n-3, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:6n-3, 24:5n-6 и 24:6n-3. Содержание 20:4n-6 варьировалось от 10.2 до 23.8% от суммы ЖК. Основной n-3 ПНЖК была 18:4n-3 (в среднем 5.4%); типичные ПНЖК морских организмов, 20:5n-3 и 22:6n-3, составили не более 2.4 и 3.9% от суммы ЖК, соответственно [70]. Основными ЖК асимбиотических альционий рода *Dendronephthya* были 24:5n-6 (12.7%), 16:0 (12.1%), 18:0 (6.0%), 7-Me-16:1n-10 (4.8%), 24:6n-3 (4.0%) и 20:4n-6 (2.0%) [7, 71].

Первый анализ полярного липида коралла был сделан на примере тропической альционии *Xenia* sp. [55]. Основными классами ФЛ этого вида были ФЭ, ФХ, ФС, ФИ и ЦАЭФ. С помощью сочетания высокоэффективной жидкостной хроматографии и тандемной масс-спектрометрии вы-

сокого разрешения идентифицировали 32 молекулярных вида ФЛ, в которых преобладали 18:0alk/20:4 ФХ (20.5%), 18:1alk/20:4 ФЭ (18.0%), 18:0alk/24:5 ФС (14.0%), 16:0 ЦАЭФ (9.6%) и лизо-18:0 ФХ (4.1%). Алкилацильная форма преобладала в молекулярных видах ФЭ, ФХ и ФС, а диацильная форма — в ФИ. Основной кислотой ФС была 24:5n-6, а 20:4n-6 преобладала в ФЭ и ФХ.

В работе Имбса и др. [54] исследовали распределение ТПЖК между различными классами ФЛ в альциониях *Sinularia macropodia* и *Capnella* sp., собранных у побережья Вьетнама. Идентифицировали более 32 молекулярных видов четырех классов фосфолипидов (ФЭ, ФХ, ФС и ФИ). Молекулярные виды ФЭ 18:1alk/20:4, ФХ 18:0alk/20:4, ФС 18:0alk/24:5 и ФИ 18:0/24:5 были основными среди фосфолипидов *S. macropodia* и *Capnella* sp. Как и в предыдущей работе [55], среди молекулярных видов ФХ и ФС преобладали алкилацильные формы. ТПЖК были основными кислотами, входящими в состав ФС, а 20:4n-6 входила в состав большинства молекулярных видов ФЭ и ФХ.

Был установлен полярный липидом асимбиотической альционии *G. rubiformis* из Охотского моря [56]. Было идентифицировано 68 молекулярных видов фосфолипидов (ФХ, ФЭ, ФС и ФИ). Обнаружили существенное сходство полярного липида холодноводной альционии *G. rubiformis* и тропических видов альционий. Основными молекулярными видами были ФЭ 16:1alk/20:4, ФХ 16:0alk/20:4, ФС 20:1/24:5 и ФИ 16:0/24:5. Так же как и в тропических альциониях, ТПЖК концентрировались в ФС и, частично, в ФИ. Среди ФЛ холодноводной альционии были обнаружены интересные алкилацильные и диацильные молекулярные виды, которые отсутствовали у тропических альционий, например, ФЭ 20:1alk/20:4, ФЭ 20:2alk/20:4, ФХ 20:1alk/20:4, ФХ 20:1alk/20:5, ФХ 20:1/20:5, ФС 20:1alk/24:5, ФС 20:1alk/24:6, ФИ 20:1/20:4 и ФИ 20:1/20:5. Присутствие молекулярных видов, содержащих C<sub>20</sub> мононенасыщенные ацильные и алкильные группы, является специфической особенностью липида *G. rubiformis* [56].

Впервые полный липидом коралла был расшифрован на примере тропической альционии *S. siaesensis* [64]. В полярной части липида *S. siaesensis* идентифицировали 52 молекулярных вида ФЛ: главными компонентами были (в процентах от общих липидов) ФС 18:0alk/24:5 (1.202%), ЛФХ 18:0alk (1.055%), ФЭ 18:1alk/20:4 (0.909%), ФХ 18:0alk/20:4 (0.510%), ЦАЭФ 18:2b/16:0 (0.433%), СХДГ 14:0/16:0 (0.410%), ФИ 18:0/24:5 (0.196%) (табл. 1). Молекулярный вид ФС 18:0alk/24:5, содержащий остаток ТПЖК, является одним из ключевых компонентов липида *S. siaesensis*. Сравнение полярных липидомов *S. siaesensis* и других тропических альционий [57]

подтверждает, что подавляющее большинство молекулярных видов ФЭ, ФХ и ФС этих животных находятся в алкилацильной форме, в то время как для молекулярных видов ФИ характерна диацильная форма (табл. 1) [64].

Главными компонентами неполярного липида альтионарии *S. siaesensis* были (в процентах от общих липидов) цетилпальмитат (16:0/16:0), цетилстеарат (16:0/18:0) и стеарилпальмитат (18:0/16:0) (в сумме 14.07%); гексадекадиеноилдипальмитоилглицерин (16:2/16:0/16:0) и трипальмитин (16:0/16:0/16:0) (в сумме 3.51%); 1-*O*-октадецил-2,3-дипальмитоил-*sn*-глицерин (18:0alk/16:0/16:0), 1-*O*-гексадецил-2-пальмитоил-3-стеароил-*sn*-глицерин (16:0alk/16:0/18:0) и 1-*O*-гексадецил-2,3-дипальмитоил-*sn*-глицерин (16:0alk/16:0/16:0) (в сумме 3.87%) [64]. В неполярном липидоме исследованной альтионарии доминировали насыщенные молекулярные виды, а ненасыщенные составили не более 6.8% от суммы восков; аналогичное распределение было найдено в двух других видах симбиотических альтионарий [72]. ПНЖК зооксантелл, таких как 18:3n-6, 18:4n-3 и 18:5n-3 не были обнаружены в восках *S. siaesensis* [64], так же как и в ЭВ других видов кораллов [72, 73].

Большую часть ацильных групп ТГ и МАДАГ из тропической альтионарии *S. siaesensis* составляли остатки насыщенных ЖК 16:0 и 18:0 (табл. 1) [64], однако наибольший интерес вызвали ненасыщенные молекулярные виды этих липидных классов. Остатки ПНЖК преимущественно находились в молекулах ТГ в положениях *sn*-1(3), а в молекулах МАДАГ — в положении *sn*-2. Это может быть результатом разницы в путях биосинтеза ацильных (ТГ) и этерных (МАДАГ) глицеролипидов. Из фосфатидной кислоты образуется 1,2-диацилглицерин, ацилирование которого по положению *sn*-3 дает молекулу ТГ [74]. МАДАГ образуется путем последовательного введения двух остатков ЖК в положения *sn*-2 и *sn*-3 молекулы 1-*O*-алкилглицерина [75].

Такие ПНЖК, как 20:4n-6, 22:5n-3 и 22:6n-3, характерны для тканей животных, и присутствие молекулярных видов ТГ и МАДАГ, содержащих остатки этих ПНЖК, закономерно для книдарий (табл. 1). Независимо от наличия симбионтов, все виды октокораллов синтезируют ТПЖК (24:5n-6 и 24:6n-3) [7, 68], поэтому МАДАГ 18:0alk/24:5/16:0 (табл. 1) однозначно является маркером тканей организма-хозяина. Маркерными ПНЖК зооксантелл являются 16:4n-1, 18:3n-6 и 18:4n-3 [10, 76], следовательно, ТГ с остатками этих ПНЖК (табл. 1) могут синтезировать симбионты кораллов. В то же время известно, что зооксантеллы не синтезируют этерные липиды, поэтому обнаружение в липидах мягкого коралла ряда молекулярных видов МАДАГ с остатками маркерных ПНЖК зооксантелл (18:0alk/18:3/16:0, 18:0alk/18:4/16:0 и 16:0alk/

18:3/16:0) (табл. 1) следует рассматривать, как хорошее подтверждение существования передачи ПНЖК от симбионтов к хозяину.

#### Липиды шестилучевых кораллов (*Anthozoa: Hexacorallia*)

Содержание липидов на сухой вес тканей рифообразующих кораллов может варьироваться от 14 до 37% [2]. В общих липидах может содержаться ФЛ от 8 [77] до 27.8% [2]. Липидный экстракт зоантарии *Palythoa* sp. содержал  $39.54 \pm 2.02\%$  ФЛ [65]. Основными классами ФЛ *Palythoa* sp. были ФХ ( $15.10 \pm 0.55\%$ ), ФЭ ( $10.93 \pm 0.58\%$ ) и ФС ( $5.98 \pm 0.11\%$ ) [65], как и в зоантарии *Palythoa carzbaeorum* [78]. Кроме того, были идентифицированы ФИ ( $1.6 \pm 0.13\%$ ), ЦАЭФ ( $4.49 \pm 0.70\%$ ) и ЛФХ ( $1.44 \pm 0.31\%$ ) [65]. Присутствие этих шести классов ФЛ характерно для всех рифообразующих и мягких кораллов [8]. Среди неполярных липидов гексакораллов обнаружены ЭВ, их содержание у рифообразующих кораллов о. Окинава колебалось от 9.1 (*Tubastrea* sp.) до 31.4% (*Goniastrea aspera*) [2]. Доля МАДАГ — этерного класса липидов, в общих липидах рифообразующих кораллов о. Окинава была меньше (от 1.0% для *Stylophora pistillata* до 9.3% для *Montipora aequituberculata*), чем доля ТГ (от 14.9 для *Pocillopora verrucosa* до 30.4% для *Galaxea fascicularis*) [2]. Липиды рифообразующих кораллов Карибского моря также содержали большое количество ТГ (от  $18.1 \pm 5.0\%$  для *Porites porites* до  $36.6 \pm 13.9\%$  для *Pocillopora verrucosa*) [79].

Основными ЖК кораллов рода *Acropora* являлись 16:0 и 18:0; среди ПНЖК превалировали кислоты 18:3n-6, 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3 [80]. Сумма маркеров зооксантелл (18:3n-6 и 18:4n-3) достигала 15%, а содержание 20:4n-6 не превышало 10% от общих ЖК. Отмечено, что ТГ обогащены насыщенными ЖК, тогда как ПНЖК сосредоточены в полярных липидах рифообразующих кораллов [7, 80, 81]. Основными ЖК липидов *Palythoa caesia* были насыщенные 16:0 и 18:0. Среди моноеновых кислот были идентифицированы 7-Ме-16:1n-10, 16:1n-7 и 18:1n-9. Основным ПНЖК были 20:4n-6, 22:4n-6 и 22:5n-3, так же обнаружены  $C_{18}$  ПНЖК, которые считаются маркерами зооксантелл, и редкие для кораллов ЖК: 24:2( $\Delta 5,9$ ), 24:3( $\Delta 5,9,15$ ) и 24:3( $\Delta 5,9,17$ ) [82].

Данные по липидому рифообразующих кораллов очень ограничены. Танг и соавторы [83] изучали различия в профиле молекулярных видов ФХ и ЛФХ различных частей колоний рифообразующего коралла *Seriatopora caliendrum* (о. Тайвань). Основными молекулярными видами ФХ были 16:0/22:6, 16:0alk/20:4, 16:1alk/20:4, 16:0alk/20:5 и 18:0alk/20:4. В последующей работе [61] авторы исследовали влияние оксида цинка на профиль молекулярных видов ФХ липидов *S. caliendrum*.

**Таблица 1.** Состав этаноламин-, холин-, инозитол- и серинглицерофосфолипидов (ФЭ, ФХ, ФИ, ФС), а также перамидаминоэтилфосфоната (ЦАЭФ) мягкого коралла *Sinularia siaesensis*\* и зоантарии *Palythoa* sp.\*\*

Молекулярный вид	Содержание, % в классе		Молекулярный вид	Содержание, % в классе	
	<i>S. seaesensis</i>	<i>Palythoa</i> sp.		<i>S. seaesensis</i>	<i>Palythoa</i> sp.
<b>ФХ</b>			<b>ФЭ</b>		
16:0alk/16:3**	5.84	—	16:1alk/17:1	—	8.16 ± 1.36
16:0alk/16:2	7.27	—	17:1alk/17:1	—	1.93 ± 0.71
16:0alk/18:4	7.95	—	18:1alk/17:1	1.82	6.76 ± 0.55
16:0alk/18:2	6.47	—	16:1alk/20:4	2.53	14.04 ± 1.41
18:1alk/16:0	2.95	—	16:0alk/20:4	1.42	1.94 ± 0.21
16:1alk/20:5	1.94	—	19:1alk/17:1	4.49	1.57 ± 0.23
16:1alk/20:4	1.69	5.08 ± 1.30	17:1alk/20:4	0.58	1.90 ± 0.26
16:0alk/20:4	15.68	15.30 ± 3.12	18:1alk/20:5	—	4.41 ± 0.88
16:0alk/20:3	—	2.59 ± 0.50	18:1alk/20:4	42.54	28.13 ± 1.26
36:2alk	—	2.10 ± 0.47	16:1alk/22:4	—	—
16:0alk/22:5	—	10.23 ± 0.97	18:1alk/20:3	—	5.75 ± 0.13
38:3alk	—	1.08 ± 0.20	18:0alk/20:4	4.89	—
38:2alk	—	2.62 ± 0.34	18:1alk/20:0	0.83	—
16:1alk/22:0	—	1.88 ± 0.62	19:1alk/20:4	4.61	—
17:1alk/20:4	—	1.47 ± 0.31	20:3alk/20:0ОН	7.01	—
18:0alk/22:5	—	5.64 ± 0.76	20:3alk/21:0ОН	4.37	—
18:0alk/22:4	—	5.80 ± 0.67	18:1alk/22:5	—	2.65 ± 0.27
20:0alk/20:4	—	—	18:1alk/22:4	—	6.44 ± 0.28
42:5alk	—	1.29 ± 0.17	18:0alk/22:4; 20:0alk/20:4	—	1.85 ± 0.12
22:0alk/20:4	—	1.57 ± 0.45	18:1alk/22:2	—	5.09 ± 1.84
36:1	—	1.38 ± 0.22	18:1alk/24:5	3.1	—
16:0/20:5***	—	1.74 ± 0.69	18:0alk/24:5	2.86	—
16:0/20:4	—	2.08 ± 1.00	18:1alk/24:3	—	2.25 ± 0.43
16:0/20:3	—	1.22 ± 0.66	20:3alk/22:0-ОН	8.11	—
16:0/22:4	—	11.42 ± 1.28	16:2/20:4	4.21	—
22:3/16:0	—	1.02 ± 0.16	18:1/20:4	—	2.33 ± 0.21
18:2/20:0	—	1.34 ± 0.24	18:0/20:4	—	1.08 ± 0.08
18:1/20:0	—	0.96 ± 0.22	19:1/20:4	2.19	—
17:0/22:5	—	6.70 ± 2.06	20:1/20:4	2.4	—
17:0/22:4	—	4.20 ± 0.06	18:0/22:5	—	1.60 ± 0.73
19:0/22:5	—	1.44 ± 0.35	18:0/22:4	—	1.75 ± 0.12
Другие	13.68	4.21 ± 0.78	Другие	—	4.48 ± 0.52
диацильные	0	40.94 ± 2.19	ацил/алкил	91.23	90.56 ± 1.73
ацил/алкил	86.32	55.04 ± 0.48	<b>ФС</b>		
<b>ФИ</b>			18:1alk/20:4	—	10.79 ± 5.23
16:0alk/20:4	—	1.83 ± 0.09	18:1alk/20:3	—	2.13 ± 0.52
18:0alk/22:4	1.1	1.56 ± 0.26	18:1alk/20:2	—	2.87 ± 0.17
16:0/22:6	—	2.12 ± 0.72	18:1alk/22:5	—	2.12 ± 0.03
16:0/22:5	—	1.11 ± 0.09	18:1alk/22:4	—	14.43 ± 2.54
16:0/22:4	—	2.07 ± 0.14	18:0alk/22:5	0.8	3.34 ± 1.44
18:0/22:6	2.59	—	18:1alk/22:3	—	3.34 ± 0.01

Таблица 1. Окончание

Молекулярный вид	Содержание, % в классе		Молекулярный вид	Содержание, % в классе	
	<i>S. seaesensis</i>	<i>Palythoa</i> sp.		<i>S. seaesensis</i>	<i>Palythoa</i> sp.
ФХ			ФЭ		
18:0/22:5	6.13	22.39 ± 0.55	18:1alk/22:2	—	13.35 ± 0.60
18:0/22:4	12.17	59.10 ± 1.70	18:1alk/23:2	—	1.71 ± 0.77
19:0/22:4	—	1.31 ± 0.09	18:1alk/24:4	—	1.95 ± 0.06
20:0/22:4	—	1.33 ± 0.02	18:1alk/24:3	—	9.32 ± 0.42
18:0/24:6	15.51	—	18:1alk/24:2	—	7.33 ± 0.41
18:0/24:5	62.06	—	18:0alk/24:6	12.17	—
Другие	0.44	1.30 ± 0.16	18:0alk/24:5	80.35	—
диацильные	98.46	88.99 ± 0.45	18:0/20:3	—	1.53 ± 0.14
ЦАЭФ			18:0/22:4	—	25.91 ± 1.72
18:2b/16:0	60.99	19.39 ± 1.25	20:0/22:4	—	2.87 ± 0.06
18:1b/16:0	17.47	—	22:5/22:4	—	2.13 ± 0.83
18:0b/16:0	10.28	—	Другие	6.75	1.08 ± 0.28
18:2b/16:0-ОН	6.2	—	алкил/ацильные	93.32	62.77 ± 4.02
Me-N 18:2b/16:0ОН****	—	14.22 ± 0.80			
Me-N 18:1b/16:0ОН	—	2.06 ± 0.42			
Me-N 18:0b/16:0	—	3.43 ± 1.76			
Me-N 18:1b/16:0	—	7.33 ± 2.50			
Me-N 18:2b/16:0	—	31.82 ± 0.14			
Me-N 19:2b/16:0	—	11.44 ± 2.00			
Me-N 20:1b/16:0;	—	1.30 ± 0.27			
Me-N 18:1b/18:0	—	—			
Другие	5.07	9.50 ± 1.49			

\* [64].

\*\* [65].

\*\* Алкил (*sn*-1)/ацил (*sn*-2).

\*\*\* Ацил/ацил.

\*\*\*\* Церамидметиламиноэтилфосфонат (ЦМАЭФ).

Колонии коралла также были поделены на части: ветви и стебель. Липиды из ветвей коралла в отличие от липидов стебля колонии содержали большее количество ФХ 16:0alk/20:4, а также другие молекулярные виды ФХ, содержащие остатки ПНЖК (16:0alk/20:5, 16:0alk/22:6, 18:0/22:6), и лизо-ФХ. Содержание насыщенных и моноеновых молекулярных видов (16:0alk/14:0 и 16:1alk/16:0) было больше в стеблях колонии этого коралла. Еще в одной работе Танг и др. [62, 63] изучили влияние ингибирующего фотосинтез гербицида иргарола 1051 на профиль основного структурного липида ФХ коралла *S. caliendrum*. Список идентифицированных диацильных молекулярных видов ФХ расширился, появились ФХ, содержащие ЖК маркеры зооксантелл C<sub>18</sub> ПНЖК.

В работе [65] по изучению полного липидома зоантарии *Palythoa* sp. большинство молекулярных видов ФЭ имели плазмалогенную форму (90.56 ± 1.73% от суммы ФЭ) и содержали остатки

кислот 20:4n-6 и 17:1 (51.89 ± 0.71 и 17.88 ± 1.27%), а в составе ФИ преобладали диацильные молекулярные виды (88.99 ± 0.45% от суммы ФИ) с остатками кислот 22:4 (64.93 ± 1.74%) и 22:5 (23.5 ± 0.48%) [65]. Необычные молекулярные виды с остатками 17:1 (табл. 1) указывают на участие ассоциированных бактерий в формировании пула ФЭ. Среди ФХ из *Palythoa* sp. были обнаружены как алкилацильные (55.04 ± 0.48%), так и диацильные молекулярные виды (40.94 ± 2.19%). Липидный экстракт содержит большое количество молекулярных видов ФХ, в состав которых входят ПНЖК 20:4, 22:4 и 22:5, например, 15.30 ± 3.12% 16:0alk/20:4, 11.42 ± 1.28% 16:0/22:4 и 10.23 ± 0.97% 16:0alk/22:5 [65]. Подобно холодно-водным мягким кораллам рода *Gersemia* [56], ФС из *Palythoa* sp. были представлены алкилацильными (62.77 ± 4.02%) и диацильными (36.45 ± 3.98%) молекулярными видами. Диацильные формы ФС содержали, в основном, 22:4 и 22:5, тогда как ал-

килацильные формы – широкий спектр  $C_{20-24}$  ПНЖК (20:2, 20:3, 20:4, 22:2, 22:3, 22:4, 22:5, 24:2, 24:3 и 24:4) [65]. В отличие от фосфолипидов, для которых профиль молекулярных видов формировался за счет различных остатков ЖК, разнообразие молекулярных видов ЦАЭФ зоантарии *Palythoa* sp. определял набор сфингозиновых оснований, содержащих 18–20 атомов углерода и 1–2 двойные связи (табл. 1) [65]. Аналогичные особенности химической структуры молекулярных видов ЦАЭФ наблюдали ранее в кораллах и гидрокораллах [57].

Шестилучевые коралловые полипы не способны синтезировать ТПЖК [69], однако другие ненасыщенные сверхдлинноцепочечные неметеленразделенные  $C_{24}$  ЖК, содержащие от 1-ой до 4-х двойных связей, были найдены в составе ЖК общих липидов зоантарии *Palythoa caesia* [82] и рифообразующих кораллов рода *Porites* [81]. Для полярных липидов альционарий было показано, что ТПЖК сосредоточены в молекулярных видах ФС [55, 56]. В зоантарии *Palythoa* sp.  $C_{24}$  ПНЖК также входили в состав молекулярных видов ФС [65]. Ранее было установлено, что молекулярные виды ФС рифообразующих кораллов и гидрокораллов содержали остатки  $C_{22}$  ПНЖК, т.е. кислоты с максимальной длиной цепи среди всего набора ПНЖК, которые синтезируются этими животными [57].

В гастродермальных клетках рифообразующего коралла *Euphyllia glabrescens* и липидных тельцах присутствовали 4 молекулярных вида ЭВ, их концентрация менялась в зависимости от времени суток. Основным воском был пальмитоилпальмитат (16:0/16:0), наибольшая концентрация которого наблюдалось в светлое время суток в гастродермальных клетках организма-хозяина и липидных тельцах ( $14.5 \pm 2.3$  и  $29.6 \pm 1.9$  нг/мкг белка соответственно). Пальмитоилолеат был обнаружен только в липидных тельцах, и его концентрация в полдень и утром была  $9.9 \pm 0.7$  и  $18.0 \pm 1.6$  нг/мкг белка, соответственно [73]. Основными молекулярными видами ЭВ *Palythoa* sp. были пальмитоилпальмитат (16:0/16:0) и пальмитоилстеарат (16:0/18:0). Насыщенные молекулярные виды составили  $75.05 \pm 2.03\%$ , моно- и диненасыщенные –  $17.79 \pm 1.68\%$  и ЭВ с жирными кислотами и спиртами, имеющими нечетное число атомов углерода –  $1.27 \pm 0.27\%$  от суммы ЭВ [65].

Состав молекулярных видов ТГ и МАДАГ зоантарии *Palythoa* sp. представлен в табл. 2 [65]. Основными молекулярными видами ТГ были 16:0/16:0/18:0, 16:0/16:0/16:0 и 22:5/16:0/16:0. Среди МАДАГ преобладали 18:0alk/20:4/16:0, 16:0alk/20:4/16:0 и 16:0alk/20:5/16:0. Липидный экстракт содержал большое количество молекулярных видов ТГ и МАДАГ, в состав которых входят 20:4 и 22:5. Были обнаружены молекулярные виды ТГ и

МАДАГ, содержащие 18:3n-6 – маркер зооксантелл [10, 78].

#### Липиды симбионтов кораллов (динофлагелляты семейства *Symbiodinacia*)

Ткани полипов кораллов и их зооксантеллы резко отличаются по составу липидов, при этом было показано, что липиды зооксантелл рифообразующего коралла *Pocillopora capitata* составляют примерно 19% от суммы липидов целой колонии [84].

Бишоп и Кенрик [85] показали, что основными ЖК общих липидов зооксантелл, выделенных из рифообразующих кораллов (семейства *Agaroridae*, *Faviidae* и *Pocilloporidae*), были кислоты 16:0, 18:3n-6, 18:4n-3, 20:5n-3, 22:6n-3 и 18:5n-3, характерные и для свободноживущих динофлагеллят. Доминирующими ЖК зооксантелл рифообразующего коралла *Montipora digitata* были 18:3n-6, 18:1n-9, 18:0, 18:4n-3, 16:1, 22:6n-3 и 20:5n-3 [46]. Содержание суммы ПНЖК, 18:2n-6 ЖК и ПНЖК n-3 серии было больше в липидах зооксантелл, но процент 16:0 был существенно меньше, чем в липидах тканей полипа [46]. ПНЖК 20:5n-3, 22:6n-3, 18:4n-3 и 18:3n-6 были основными и в липидах фракций зооксантелл, выделенных из двух видов рифообразующих кораллов *Turbinaria reniformis* [10] и *Euphyllia glabrescens* [86]. В липидах тканей организма-хозяина *T. reniformis* и *E. glabrescens* был отмечен высокий уровень 20:4n-6 [10, 86]. Авторы считают, что часть ПНЖК синтезируется в симбионтах и передается организму-хозяину, при этом, возможно, 20:4n-6 синтезируется самим полипом, поэтому 20:4n-6 можно считать маркером организма-хозяина [10, 86].

Липиды тилакоидных мембран фотосинтетического комплекса динофлагеллят содержат специфические гликолипиды: МГДГ, ДГДГ и СХДГ [87, 88]. Внутриклеточные симбиотические динофлагелляты кораллов содержат эти же ГЛ, которые не синтезируются в клетках организма-хозяина и, следовательно, являются маркерными липидами зооксантелл. СХДГ является анионным липидом и имеет отрицательно заряженную полярную “голову”, так же как и фосфолипиды, недостаток которых СХДГ может частично компенсировать [89]. В состав молекул СХДГ симбиотических динофлагеллят входят остатки насыщенных и моноеновых ЖК [19], подобно тому, как молекулы СХДГ зооксантелл из морской актинии *Aiptasia pallida* содержат предельные ЖК с четным числом атомов углерода от 12 до 18 и моноеновые ЖК от 14:1 до 18:1 [60]. Молекулярные виды сульфатированного гликолипида СХДГ из *Palythoa* sp. содержали, в основном, остатки насыщенных и моноеновых кислот (14:0, 14:1, 16:0 и 16:1) (табл. 3) [65].

Основными молекулярными видами галактолипидов некоторых видов свободноживущих ди-



**Таблица 2.** Состав триацилглицеридов и моноалкилдиацилглицеридов (ТГ и МАДАГ) мягкого коралла *Sinularia seaesensis*\* и зоантарии *Palythoa* sp.\*\*

Молекулярный вид ТГ/МАДАГ	Содержание, % в классе		Молекулярный вид ТГ/МАДАГ	Содержание, % в классе	
	<i>S. seaesensis</i>	<i>Palythoa</i> sp.		<i>S. seaesensis</i>	<i>Palythoa</i> sp.
14:0/16:0/16:0***	—	1.65 ± 1.09	16:0/16:0/16:0	18.09	10.54 ± 2.65
22:5/16:0/16:0	—	7.20 ± 3.81	16:0alk/20:5/16:0	—	—
20:4/16:0/20:4; 20:5/16:0/16:0	—	2.32 ± 3.15	16:0alk/18:3/16:0; 16:0/18:1/16:0	—	7.63 ± 1.15
22:5/16:0/18:0	—	1.46 ± 0.21	16:0alk/22:5/18:0	—	2.62 ± 1.03
18:3/16:0/16:0	0.19	2.27 ± 1.97	18:0alk/22:5/16:0	0.55	—
20:4/16:0/16:0	0.41	3.42 ± 1.43	16:0alk/16:0/16:0	12.14	0.79 ± 0.70
16:1/16:0/16:0; 22:6/16:0/16:0	2.30	3.29 ± 0.57	16:0alk/22:5/16:0	—	5.36 ± 1.73
18:2/16:0/16:0	0.95	—	16:0alk/16:2/16:0	2.65	—
18:1/16:0/16:0	2.30	—	16:0alk/20:4/16:0	1.59	12.72 ± 1.64
18:1/18:1/16:0; 20:4/16:0/18:0	—	1.67 ± 0.29	18:0alk/20:4/16:0	2.96	10.58 ± 1.40
16:0alk/16:3/16:0****; 20:4/16:0/16:0	0.69	—	18:0alk/18:3/18:0	—	2.11 ± 0.46
16:0/16:0/18:0	3.69	10.09 ± 2.22	18:0alk/20:4/18:0	0.43	—
18:0alk/18:3/16:0	0.86	1.60 ± 0.34	Другие	88.62	12.69 ± 4.36

\* [64].

\*\* [65].

\*\*\* Ацил *sn*-1(3)/ацил *sn*-2/ацил *sn*-3(1).\*\*\*\* Алкил *sn*-1/ацил *sn*-2/ацил *sn*-3.

нофлагеллят являются МГДГ (18:3/16:4, 18:5/18:5 и 18:5/18:4) и ДГДГ 18:5/18:4 [87, 90]. Имбс и др. [91] определили профиль молекулярных видов галактолипидов зооксантелл из альционарии *Carpnella* sp. Основными молекулярными видами ДГДГ были 18:4/20:5, 18:4/18:4 и 16:2/22:6. Молекулы ДГДГ включали 16:2n-7, 16:3n-4 и 18:4n-3, которые предложены в качестве маркерных ПНЖК зооксантелл мягких кораллов, а также 20:5n-3 и 22:6n-3, которые являются характерными ПНЖК динофлагеллят. Основными молекулярными видами были МГДГ 34:7 (16:2/18:5 + 16:3/18:4), 36:10 (16:4/20:5 + 18:4/18:5) и 36:9 (18:4/18:4 + 16:3/20:5). Эти молекулярные виды, а также присутствующий в небольшом количестве МГДГ 16:4/18:5, содержали 16:4n-1 и 18:5n-3, которые являются уникальными маркерами зооксантелл. Схожий профиль молекулярных видов гликолипидов имели симбионты зоантарии *Palythoa* sp. (табл. 3) [65]. Молекулярные виды МГДГ (1.33 ± 0.07% от липидного экстракта) и ДГДГ содержали ПНЖК 16:3, 18:3, 18:4, 18:5 и 20:5 (табл. 3).

Бетаиновые липиды — это группа полярных липидов, которые замещают ФЛ у низших растений [92]. Они представляют собой метилированные или карбоксилированные производные

гидроксиаминокислот, связанные с диацилглицерином в положении *sn*-3. Эти биомолекулы найдены в макроводорослях [93], в динофлагелятах и других микроводорослях [92, 94], в том числе и в зооксантеллах, выделенных из медузы *Cassiopea xatachana* [95]. В микроводорослях присутствуют три основных класса бетаиновых липидов: диацилглицерил-*N*-триметилгомосерин (ДГТС), диацилглицерилгидроксиметил-*N,N,N*-триметилбета-аланин (ДГТА) и диацилглицерилкарбокси-гидроксиметилхолин (ДГКХ) [92].

У симбиотических динофлагеллят *Durusdinium trenchii* и *Cladocopium* С3 из рифообразующего коралла *Acropora valida* среди бетаиновых липидов был идентифицирован только ДГКХ и лизо-ДГКХ. У обоих симбионтов молекулярные виды ДГКХ характеризовались содержанием длинноцепочечных ЖК с высокой степенью полиненасыщенности. У *D. trenchii* основными молекулярными видами ДГКХ были 38:6 (43.3 ± 9.6%), 44:12 (29.2 ± 6.5%) и 42:11 (11.5 ± 3.0%), а у *Cladocopium* — 38:6 (52.3 ± ± 2.5%), 36:5 (23.0 ± 2.4%) и 44:12 (11.09 ± 3.9%) [19]. В общих липидах целых колоний симбиотической зоантарии *Palythoa* sp. также был идентифицирован ДГКХ (табл. 3) [65]. Основными молекулярными видами ДГКХ были диацильные

**Таблица 3.** Состав моногалактозил-, дигалактозил- и сульфохиновозилдиацилглицеридов (МГДГ, ДГДГ и СХДГ) мягкого коралла *Sinularia siaesensis*\* и зоантарии *Palythoa* sp.\*\*\*, а также бетаинового липида ДГКХ зоантарии *Palythoa* sp.

Молекулярный вид	Содержание, % в классе		Молекулярный вид	Содержание, % в классе	
	<i>S. seaesensis</i>	<i>Palythoa</i> sp.		<i>S. seaesensis</i>	<i>Palythoa</i> sp.
СХДГ			ДГДГ		
14:0/14:0***	1.83	1.92 ± 1.25	16:3/18:4	11.73	—
12:0/16:0	—	—	18:4/18:5	16.2	11.66 ± 2.22
14:2/16:0	4.63	—	18:4/18:4	42.46	21.99 ± 1.44
14:1/16:0	15.24	19.56 ± 0.14	16:3/20:5	—	—
14:0/16:0	50	57.63 ± 4.63	18:3/18:4	—	2.76 ± 0.56
16:0/16:3	2.44	—	18:5/20:5	—	18.23 ± 0.26
16:0/16:2	4.88	—	18:4/20:5	29.61	41.74 ± 2.86
16:1/16:0	—	3.67 ± 1.47	МГДГ		
16:0/16:0	17.32	13.40 ± 3.16	16:0/16:2	3.51	—
16:0/22:6	—	3.92 ± 1.43	16:3/18:4	3.64	—
ДГКХ			18:4/18:5	8.5	38.18 ± 4.70
16:0/18:4	Н.у.****	12.96 ± 2.56	16:3/20:5	15.59	21.88 ± 0.14
16:0/18:3	Н.у.	2.61 ± 0.97	18:3/18:4	20	6.69 ± 0.85
14:0/22:6	Н.у.	4.60 ± 0.49	18:5/20:5	3.09	13.00 ± 1.06
16:0/20:5	Н.у.	9.02 ± 1.42	18:4/20:5	3.68	15.06 ± 0.21
16:0/22:6	Н.у.	50.95 ± 1.29			
18:4/22:6	Н.у.	2.05 ± 0.55			
40:09:00	Н.у.	1.42 ± 0.07			
20:5/22:6	Н.у.	2.88 ± 0.80			
22:6/22:6	Н.у.	4.17 ± 0.22			
18:0/28:7	Н.у.	5.83 ± 0.32			
Другие	Н.у.	2.28 ± 0.05			

\* [64].

\*\* [65].

\*\*\* Ацил/ацил.

\*\*\*\* Не установлено.

16:0/18:4 и 16:0/22:6 (12.96 ± 2.56 и 50.95 ± 1.29% от суммы ДГКХ) [65].

### ИЗМЕНЕНИЕ ЛИПИДНОГО ПРОФИЛЯ КОРАЛЛОВ И ИХ СИМБИОНТОВ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ТЕМПЕРАТУРНОГО СТРЕССА

Еще в самых ранних работах по обесцвечиванию кораллов [13, 14] акцент был сделан именно на липидах, поскольку они играют важную роль в этом процессе. Неблагоприятные условия внешней среды или заболевания оказывают существенное влияние на содержание общих липидов в кораллах. В работе по изучению влияния обесцвечивания в естественной среде обитания на уровень липидов рифообразующего коралла *Pocillopora damicornis* было замечено двукратное снижение уровня липидов в обесцвеченных колониях коралла

относительно здоровых колоний (с 0.59 до 0.28% от сухого веса) [13]. Обесцвечивание коралловых рифов на о. Сесоко (Япония) привело к заметному понижению количества липидов в рифообразующих кораллах с 26.5 ± 2.3 до 9.0 ± 1.5% от мокрого веса колонии [5].

Основной причиной обесцвечивания является повышенная температура, которая действует синергически с повышенным уровнем солнечной радиации. Так, в работе по изучению влияния различной интенсивности света и температуры на ЖК профиль организма-хозяина и симбионтов коралла *Montipora digitata* было замечено, что снижение доли ПНЖК наблюдается в ответ на повышение интенсивности света только лишь в сочетании с повышенной температурой [96]. Большинство изменений были замечены в самом полипе *M. digitata*, что свидетельствует о том, что либо сам организм-хозяин более восприимчив к измене-

ниям окружающей среды, чем его симбионты, либо хозяин защищает симбионтов от воздействия неблагоприятных факторов [96].

Степень и характер нарушений, происходящих в симбиотическом организме коралла в ответ на тепловой стресс, зависит от таксономической принадлежности коралла. В работе [15] обнаружено, что рифообразующий коралл *Acropora intermedia* является более восприимчивым к экспериментальному тепловому стрессу, чем альционария *Sinularia capitalis* и рифообразующий коралл *Montipora digitata*. В данной работе была изучена динамика изменений содержания различных классов липидов и ЖК профилями различных таксономических групп кораллов при гипертермическом воздействии. Во всех исследуемых образцах существенно снижалось содержание общих липидов (на 17% для *S. capitalis* и 35% для *A. intermedia* после 24-х часов инкубирования, на 40% для *M. digitata* после 30-ти часов инкубирования); наблюдались изменения в содержание различных классов липидов. Липидные профили кораллов *S. capitalis* после 24-х часов инкубации и *M. digitata* после 30-ти часов инкубации были схожи, за исключением ТГ, количество которых в *M. digitata* уменьшилась на 67% относительно контрольных значений. В *A. intermedia* количества ФЛ и СТ уменьшилось в два раза после 10-ти часов тепловой обработки, в то время как количество восков увеличилось на 40% относительно контроля, а затем снова снизилось. Профиль ЖК оставался неизменным в течение 24-х часов эксперимента, но к концу эксперимента (48 часов для *S. capitalis* и *A. intermedia* и 30 часов для *M. digitata*) все виды кораллов продемонстрировали снижение количества ПНЖК на 80–90%; меньшее снижение было отмечено для предельных (60%) и моноеновых ЖК (60%).

Известно, что процесс обесцвечивания запускается в клетках симбионтов, что отражается на липидном профиле зооксантелл кораллов. Определенные клады зооксантелл более устойчивы к повышенным температурам. В работе [16] было проведено сравнительное исследование состава липидов тилакоидных мембран культивированных зооксантелл из различных видов рифообразующих кораллов. Было показано, что отношение ЖК 18:1n-9/18:4n-3 значительно выше в тех культурах симбионтов, которые более устойчивы к повышению температуры окружающей среды. Авторы предполагают, что большое количество ПНЖК в составе липидов тилакоидных мембран зооксантелл при действии повышенной температуры приводит к их окислению и к повышению проницаемости мембран, что нарушает работу фотосинтетического аппарата и, в конечном итоге, ведет к потере зооксантелл и гибели колонии коралла [16].

В более поздних работах [17, 18] также было показано, что различные типы зооксантелл по-разному реагируют на температурный стресс, что отражается на профиле их липидного состава. В работе [18] было проведено сравнительное исследование состава липидов и ЖК культур зооксантелл *Symbiodinium goreauii* клад С1 и *Symbiodinium* sp. клад D1 при различных температурах. Длительное воздействие повышенной температуры вело к уменьшению относительного количества С<sub>18</sub> ПНЖК в липидах зооксантелл обоих типов, но видимый тепловой порог изменений липидов был ниже для С1.

В работе [17] было изучено изменение профиля ЖК липидов симбиотических динофлагеллят различных филогенетических типов (*Symbiodinium kawagutii* (тип F1), *S. pilosum* (тип A2), *S. microadriaticum* (тип A1), *Symbiodinium* sp. (тип B1) и *Symbiodinium* sp. (тип C1)), выделенных из тканей различных видов кораллов и культивированных при нормальной (24°C) и повышенной (32°C) температурах. Для изучения способов акклиматизации, были исследованы изменения ЖК двух типов термочувствительных динофлагеллят кладов С1 и А1. Симбионты по-разному реагировали на повышение температуры. Для *Symbiodinium* sp. С1 высокая температура не приводила к значительному изменению состава жирных кислот, а у *S. microadriaticum* А1 наблюдались значительные изменения состава ЖК. Увеличилось содержание 18:1 и 18:3, при этом уменьшился относительный процент 16:0, 18:1, 18:4 и 22:6. В ЖК зооксантелл, культивированных при 32°C, содержание 18:3 увеличилось в пять раз по сравнению с ЖК зооксантелл, культивированных при 24°C, а 18:1n-9 – удвоилось. Для фракции фотосинтетических мембран относительная пропорция 18:1n-9 также удвоилась, процентное содержание 22:6 сократилось в два раза и снизилась доля 16:0. Отношение насыщенных и ненасыщенных ЖК липидов фотосинтетических мембран *Symbiodinium* sp. С1 составило 1.17 при 24°C, увеличилось до 1.23 при 32°C, тогда как для *S. microadriaticum* А1 это отношение заметно снизилось с 1.55 при 24°C до 1.28 при 32°C. Изменение длины углеродной цепи ЖК также сыграло роль в изменении состава мембран *S. microadriaticum* А1, культивируемых при высокой температуре. В ответ на повышение температуры содержание С<sub>18</sub> ЖК увеличилось как в общих липидах, так и в липидах фотосинтетических мембран, при этом уменьшались количества С<sub>16</sub> и С<sub>22</sub> ЖК. Интересно, что профиль ЖК *Symbiodinium* sp. С1 имел другую картину: увеличилось содержание С<sub>22</sub> ЖК в целых клетках, выращенных при высокой температуре. Так как культура *Symbiodinium* sp. С1 росла гораздо лучше при более высокой температуре культивирования, было сделано предположение, что изменение длины ЖК

для *S. microadriaticum* A1 не отражает физиологическую адаптацию к акклиматизации, но, скорее всего, отражает степень повреждений. У каждого типа зооксантелл, по-видимому, разные механизмы акклиматизации: *Symbiodinium* sp. C1 был способен расти при 32°C без значительных изменений в составе ЖК клеточных мембран, хотя температура плавления культур, выращенных при 32°C, была на 3.5°C выше. Анализируя состав мембран и изменения, вызванные реакцией акклиматизации, авторы предположили, что мембраны *S. microadriaticum* A1 имеют более высокую текучесть при 24°C, с более высокой долей ПНЖК. После повышения температуры культивации в липидах *S. microadriaticum* A1 изменился состав ЖК, но этих изменений оказалось недостаточно для обеспечения устойчивого роста культуры при 32°C. В итоге, авторами был сделан вывод о том, что степень ненасыщенности ЖК тилакоидных мембран зооксантелл на прямую не влияет на обесцвечивание и не может быть использована, как надежный инструмент для диагностики термочувствительности симбиотических кораллов [17].

В работе [19] были изучены происходящие под действием повышенной температуры изменения структурных липидов (БЛ, ФЛ и ГЛ) двух видов зооксантелл: более термически устойчивого *Durisdinium trenchii* и более термически восприимчивого вида *Cladocopium* C3; выделенных из рифообразующего коралла *Acropora valida*. Результаты исследования показали, для того чтобы справиться с повышенной температурой симбиотические водоросли могут применять несколько стратегий, включающих изменения липидного строения их мембран.

По сравнению с *Cladocopium*, *D. trenchii* характеризовался более высоким уровнем лизо-ДГКХ. Накопление лизо-липидов может представлять собой отдельный механизм, участвующий в устойчивости к тепловому стрессу *D. trenchii* [19]. Так же было показано, что увеличивается насыщенность липидов МГДГ, ДГДГ, СХДГ, ФХ, лизо-ФХ у термочувствительного клада зооксантелл *Cladocopium* C3, что является ответной реакцией клеток фотосинтезирующих организмов для снижения текучести биологических мембран при высоких температурах. У *D. trenchii* таких изменений не было замечено, видимо подобный стресс для них не является критичным. МГДГ, ДГКХ, лизо-ДГКХ и лизо-ФХ у *D. trenchii* имели более высокую степень ненасыщенности по сравнению с *Cladocopium* C3, независимо от температуры эксперимента, а ФХ, ФГ и СХДГ были значительно более насыщенными. Под действием температуры наблюдалось увеличение степени насыщенности СХДГ и лизо-ФХ у *D. trenchii*. Эти результаты позволяют предположить, что более высокая термоустойчивость *D. trenchii* не происходит за счет общего повышенного насыщения мембранных

липидов в организме зооксантелл, как упоминалось ранее [16], а центральную роль в ответ на температурный стресс занимает СХДГ и их степень насыщенности, поскольку индекс ненасыщенности снижается у *D. trenchii* при температуре окружающей среды, и разница с *Cladocopium* C3 еще больше увеличивается при температурном стрессе [19]. Интересно, что соотношение ДГДГ/МГДГ у *D. trenchii* по сравнению с симбионтами *Cladocopium* было больше. Соотношение ДГДГ/МГДГ в мембране имеет решающее значение для правильного физиологического функционирования, поскольку ДГДГ являются бислоеобразующим липидом, а МГДГ нет [97]. Повышенная термостойкость *D. trenchii* может быть напрямую связана с более высокими соотношениями ДГДГ/МГДГ даже в отсутствие теплового стресса. Напротив, восприимчивость *Cladocopium* C3 может быть связана с обычно более низкими отношениями ДГДГ/МГДГ в сочетании с неспособностью реконструировать галактолипидный профиль его хлоропластов в ответ на повышение температуры [19].

Недавно был проведен эксперимент по экспериментальному обесцвечиванию мягкого коралла *Sinularia* sp. при кратковременном (36 часов) действии повышенной температуры [20]. Были замечены резкие изменения в липидоме тропической альционии. Если содержание основных запасных (ТГ, МАДАГ и ЭВ) и структурных липидов (ФЛ) достоверно не изменилось относительно контрольных образцов, то уровни хлорофилла, гликолипидов, ФИ и ФХ с C<sub>16-18</sub> ПНЖК существенно снизились [20]. Была нарушена естественная суточная цикличность в уровне некоторых молекулярных видов гликолипидов, что говорит о нарушениях фотосинтетического аппарата зооксантелл, происходящих при термическом стрессе [20]. Среди молекулярных видов липидов достоверные изменения наблюдались в профилях ФХ и ФЭ. Мы полагаем, что ФЭ является основной мишенью процесса обесцвечивания, о чем свидетельствуют снижение уровня ФЭ, замещение алкил/ацильных молекулярных видов ФЭ на диацильные, появление продуктов гидролиза (ЛФЭ) и окисленных производных ФЭ (окФЭ) [20]. Известно, что колонии кораллов содержат разнообразные молекулярные виды лизоглицерофосфолипидов [63], которые связаны с модуляцией мембранных свойств клеток кораллов [83], однако окисленные фосфолипиды в частично обесцвеченных кораллах обнаружены не были. Положение sn-2 в остатке глицерина таких фосфолипидов содержит окисленные ПНЖК. Липиды схожей структуры участвуют в регуляции воспаления, тромбоза, ангиогенеза и других важных процессов у высших животных [98]. Окисленные фосфолипиды могут нарушать структуру клеточных мембран, поскольку окисленные ацильные цепи обращены в водную среду, что делает их

физически доступными для участия в сигнальных событиях, включая и распознавание макрофагами [99]. Предположительно окФЭ может быть синтезирован путем прямого окисления молекул ФЭ или этерификацией ЛФЭ окисленными ПНЖК. Одновременное появление лизо-ФЭ и окФЭ при обесцвечивании *Sinularia* sp. указывает на возможную биосинтетическую связь между лизо-ФЭ и окФЭ [20].

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Spalding M.D., Grenfell A.M. // Coral Reefs. 1997. V. 16. P. 225–230. <https://doi.org/10.1007/s003380050078>
2. Yamashiro H., Oku H., Higa H., Chinen I., Sakai K. // Comp. Biochem. Phys. B. 1999. V. 122. P. 397–407. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(99\)00014-0](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(99)00014-0)
3. Imbs A.B., Maliotin A.N., Huyen L.V., Long P.Q. // Vietnamese J. Sci. Technol. 2005. V. 43. P. 84–91. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0318-7>
4. Hamoutene D., Puestow T., Miller, Banoub J., Wareham V. // Coral Reefs. 2008. V. 27. P. 237–246. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0318-7>
5. Yamashiro H., Oku H., Onaga K. // Fisheries Science. 2005. V. 71. P. 448–453. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2005.00983.x>
6. Awai K., Matsuoka R., Shioi Y. // Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, Cairns, Australia, 2012. 6A.
7. Imbs A.B., Latyshev N.A., Dautova T.N., Latypov Y.Y. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2010. V. 409. P. 65–75. <https://doi.org/10.3354/meps08622>
8. Лам Ч.Н., Нгуен Х.К., Стехов В.Б., Светашев В.И. // Биол. моря. 1981. Т. 6. С. 44–47.
9. Латышев Н.А., Светашев В.И., Хунг Н.К., Нга Д.Т. // Биол. моря. 1986. Т. 3. С. 52–56.
10. Treignier C., Grover R., Ferrier, Pages C., Tolosa I. // Limnol. Oceanogr. 2008. V. 53. P. 2702–2710. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.6.2702>
11. Spener F., Lagarde M., Record M. // Eur. J. Lipid Sci. Technol. 2003. V. 105. P. 481–482. <https://doi.org/10.1002/ejlt.200390101>
12. Muscatine L. // Science. 1967. V. 156. P. 516–519. <https://doi.org/10.1126/science.156.3774.516>
13. Glynn P.W., Gilchrist S.L., Perez M. // Biol. Bull. 1985. V. 168. P. 276–284. <https://doi.org/10.2307/1541240>
14. Harriott V.J. // Environ. Monit. Assess. 1993. V. 25. P. 131–139. <https://doi.org/10.1007/BF00549134>
15. Imbs A.B., Yakovleva I.M. // Coral Reefs. 2012. V. 31. P. 41–53. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0817-4>
16. Tchernov D., Gorbunov M.Y., de Vargas C., Yadav S.N., Milligan A.J., Haggblom M., Falkowski P.G. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. P. 13531–13535. <https://doi.org/10.1073/pnas.0402907101>
17. Diaz-Almeyda E., Thome P.E., El Hafidi M., Iglesias-Prieto R. // Coral Reefs. 2011. V. 30. P. 217–225. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0691-5>
18. Kneeland J., Hughen K., Cervino J., Hauff B., Eglinton T. // Coral Reefs. 2013. V. 32. P. 923–934. <https://doi.org/10.1007/s00338-013-1076-3>
19. Rosset S., Koster G., Brandsma J., Hunt A.N., Postle A.D., D'Angelo C. // Coral Reefs. 2019. V. 38. P. 1241–1253. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01865-x>
20. Sikorskaya T.V., Ermolenko E.V., Imbs A.B. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2020. V. 524. 151295. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151295>
21. Meikle P.J., Wong G., Barlow C.K., Kingwell B.A. // Pharmacol. Ther. 2014. V. 143. P. 12–23. <https://doi.org/10.1016/j.pharmthera.2014.02.001>
22. Wood P.L., Unfried G., Whitehead W., Phillipps A., Wood J.A. // Schizophr. Res. 2015. V. 161. P. 506–510. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2014.11.032>
23. Allemand D., Furla P. // C. R. Biol. 2018. V. 341. P. 276–280. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2018.03.007>
24. Kazandjian A., Shepherd V.A., Rodriguez-Lanetty M., Nordemeier W., Larkum A.W.D., Quinnell R.G. // Phycologia. 2008. V. 47. P. 294–306. <https://doi.org/10.2216/PH07-23.1>
25. Wakefield T.S., Farmer M.A., Kempf S.C. // Biol. Bull. 2000. V. 199. P. 76–84. <https://doi.org/10.2307/1542709>
26. Davy S.K., Turner J.R. // Biol. Bull. 2003. V. 205. P. 66–72. <https://doi.org/10.2307/1543446>
27. Babcock R.C., Bull G.D., Harrison P.L., Heyward A.J., Oliver J.K., Wallace C.C., Willis B.L. // Mar. Biol. 1986. V. 90. P. 379–394. <https://doi.org/10.1007/bf00428562>
28. Venn A.A., Loram J.E., Douglas A.E. // J. Exp. Bot. 2008. V. 59. P. 1069–1080. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm328>
29. Davies P.S. // Mar. Biol. 1991. V. 108. P. 137–144. <https://doi.org/10.1007/BF01313481>
30. Muscatine L., Falkowski P.G., Porter J.W., Dubinsky Z. // Proc. Biol. Sci. 1984. V. 222. P. 181–202. <https://doi.org/10.1098/rspb.1984.0058>
31. Douglas A.E. // Mar. Pollut. Bull. 2003. V. 46. P. 385–392. [https://doi.org/10.1016/s0025-326x\(03\)00037-7](https://doi.org/10.1016/s0025-326x(03)00037-7)
32. Hoegh-Guldberg O., Mumby P.J., Hooten A.J., Steeneck R.S., Greenfield P., Gomez E., Harvell C.D., Sale P.F., Edwards A.J., Caldeira K., Knowlton N., Eakin C.M., Iglesias-Prieto R., Muthiga N., Bradbury R.H., Dubi A., Hatziolos M.E. // Science. 2007. V. 318. P. 1737–1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>

33. Lesser M.P. // Annu. Rev. Physiol. 2006. V. 68. P. 253–278.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.68.040104.110001>
34. Martindale J.L., Holbrook N.J. // J. Cell. Physiol. 2002. V. 192. P. 1–15.  
<https://doi.org/10.1002/jcp.10119>
35. Fang F.C. // Nat. Rev. Microbiol. 2004. V. 2. P. 820–832.  
<https://doi.org/10.1038/nrmicro1004>
36. Perez S., Weis V. // J. Exp. Biol. 2006. V. 209. P. 2804–2810.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.02309>
37. Gruenberg J., van der Goot F.G. // Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 2006. V. 7. P. 495–504.  
<https://doi.org/10.1038/nrm1959>
38. Dunn S.R., Thomason J.C., Le Tissier M.D.A., Bythell J.C. // Cell Death Differ. 2004. V. 11. P. 1213–1222.  
<https://doi.org/10.1038/sj.cdd.4401484>
39. Strychar K.B., Sammarco P.W., Piva T.J. // Phycologia. 2004. V. 43. P. 768–777.  
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-43-6-768.1>
40. Sammarco P.W., Strychar K.B. // PLoS One. 2013. V. 8. e54989.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054989>
41. Weis V.M. // J. Exp. Biol. 2008. V. 211. P. 3059–3066.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.009597>
42. Dunn S.R., Schnitzler C.E., Weis V.M. // Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. 2007. V. 274. P. 3079–3085.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0711>
43. Chen M.C., Hong M.C., Huang Y.S., Liu M.C., Cheng Y.M., Fang L.S. // Biochem. Biophys. Res. Commun. 2005. V. 338. P. 1607–1616.  
<https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2005.10.133>
44. Boya P., Gonzalez-Polo R.A., Casares N., Perfettini J.L., Dessen P., Larochette N., Metivier D., Meley D., Souquere S., Yoshimori T., Pierron G., Codogno P., Kroemer G. // Mol. Cell. Biol. 2005. V. 25. P. 1025–1040.  
<https://doi.org/10.1128/mcb.25.3.1025-1040.2005>
45. Mueller C.E., Larsson A.I., Veuger B., Middelburg J.J., van Oevelen D. // Biogeosciences 2014. V. 11. P. 123–133.  
<https://doi.org/10.5194/bg-11-123-2014>
46. Papina M., Meziane T., van Woessik R. // Comp. Biochem. Phys. B. 2003. V. 135. P. 533–537.  
[https://doi.org/10.1016/s1096-4959\(03\)00118-0](https://doi.org/10.1016/s1096-4959(03)00118-0)
47. Rodrigues L.J., Grotto A.G., Pease T.K. // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2008. V. 358. P. 136–143.  
<https://doi.org/10.2307/4502342>
48. Seemann J., Sawall Y., Auel H., Richter C. // Lipids 2013. V. 48. P. 275–286.  
<https://doi.org/10.1007/s11745-012-3747-1>
49. Teece M.A., Estes B., Gelsleichter E., Lirman D. // Limnol. Oceanogr. 2011. V. 56. P. 1285–1296.  
<https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.4.1285>
50. Meyers P.A. // Proceedings of Third International Coral Reef Symposium 1, 1977. P. 529–536.
51. Imbs A.B., Demidkova D.A., Dautova T.N. // Mar. Biol. 2016. V. 163. P. 202.  
<https://doi.org/10.1007/s00227-016-2974-z>
52. Imbs A.B., Yakovleva I.M., Pham L.Q. // Fisheries Science. 2010. V. 76. P. 375–380.  
<https://doi.org/10.1007/s12562-009-0213-y>
53. Имбс А.Б. // Биол. моря. 2013. Т. 3. С. 159–172.
54. Imbs A.B., Dang L.P.T., Rybin V.G., Nguyen N.T., Pham L.Q. // Biochem. Anal. Biochem. 2015. V. 4. P. 205.  
<https://doi.org/10.4172/2161-1009.1000205>
55. Imbs A.B., Dang L.P.T., Rybin V.G., Svetashev V.I. // Lipids. 2015. V. 50. P. 575–589.  
<https://doi.org/10.1007/s11745-015-4021-0>
56. Imbs A.B., Dang L.T.P. // Russ. J. Mar. Biol. 2017. V. 43. P. 239–244.  
<https://doi.org/10.1134/s1063074017030051>
57. Imbs A.B., Dang L.P.T., Nguyen K.B. // PLoS One. 2019. V. 14. P. 22.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215759>
58. Vitova M., Goetze F., Sigler K., Rezanka T. // Algal Res. 2016. V. 13. P. 218–226.  
<https://doi.org/10.1016/j.algal.2015.12.005>
59. Rybin V.G., Imbs A.B., Demidkova D.A., Ermolenko E.V. // Chem. Phys. Lipids. 2017. V. 202. P. 55–61.  
<https://doi.org/10.1016/j.chemphyslip.2016.11.008>
60. Garrett T.A., Schmeitzel J.L., Klein J.A., Hwang J.J., Schwarz J.A. // PLoS One. 2013. V. 8. e57975.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057975>
61. Tang C.H., Lin C.Y., Lee S.H., Wang W.H. // Aquat. Toxicol. 2017. V. 187. P. 72–81.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2017.03.021>
62. Tang C.H., Lin C.Y., Sun P.P., Lee S.H., Wang W.H. // Sci. Total Environ. 2018. V. 627. P. 571–578.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.276>
63. Tang C.H., Shi S.H., Lin C.Y., Li H.H., Wang W.H. // Sci. Total Environ. 2019. V. 648. P. 1275–1283.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.296>
64. Sikorskaya T.V., Imbs A.B. // Russ. J. Bioorg. Chem. 2018. V. 44. P. 712–723.  
<https://doi.org/10.1134/s1068162019010151>
65. Sikorskaya T.V. // Chem. Nat. Compd. 2020. V. 56. P. 44–49.  
<https://doi.org/10.1007/s10600-020-02940-4>
66. Carballeira N.M., Miranda C., Rodriguez A.D. // Comp. Biochem. Phys. B. 2002. V. 131. P. 83–87.  
[https://doi.org/10.1016/s1096-4959\(01\)00495-x](https://doi.org/10.1016/s1096-4959(01)00495-x)
67. Imbs A.B., Demina O.A., Demidkova D.A. // Lipids 2006. V. 41. P. 721–725.  
<https://doi.org/10.1007/s11745-006-5023-8>
68. Vysotskii M.V., Svetashev V.I. // Biochim. Biophys. Acta. 1991. V. 1083. P. 161–165.  
[https://doi.org/10.1016/0005-2760\(91\)90037-i](https://doi.org/10.1016/0005-2760(91)90037-i)
69. Imbs A.B., Demidkova D.A., Dautova T.N., Latyshev N.A. // Lipids. 2009. V. 44. P. 325–335.  
<https://doi.org/10.1007/s11745-008-3266-2>
70. Imbs A.B., Latyshev N.A. // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2012. V. 92. P. 1341–1347.  
<https://doi.org/10.1017/s0025315411001226>
71. Imbs A.B., Latyshev N.A., Zhukova N.V., Dautova T.N. // Comp. Biochem. Physiol. 2007. V. 148B. P. 314–321.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2007.06.009>
72. Bosh T.V., Long P.Q. // Russ. J. Mar. Biol. 2017. V. 43. P. 471–478.  
<https://doi.org/10.1134/s1063074017060049>
73. Chen H.K., Wang L.H., Chen W.N.U., Mayfield A.B., Levy O., Lin C.S., Chen C.S. // Sci. Rep. 2017. V. 7. P. 13.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-02722-z>

74. *Athenstaedt K., Daum G.* // Eur. J. Biochem. 1999. V. 266. P. 1–16.  
<https://doi.org/10.1046/j.1432-1327.1999.00822.x>
75. *Magnusson C.D., Haraldsson G.G.* // Chem. Phys. Lipids. 2011. V. 164. P. 315–340.  
<https://doi.org/10.1016/j.chemphyslip.2011.04.010>
76. *Имбс А.Б., Яковлева И.М., Латышев Н.А., Фам Л.К.* // Биология моря 2010. Т. 36. С. 445–450.  
<https://doi.org/10.1134/S1063074010060076>
77. *Oku H., Yamashiro H., Onaga K., Sakai K., Iwasaki H.* // Coral Reefs. 2003. V. 22. P. 83–85.  
<https://doi.org/10.1007/s00338-003-0279-4>
78. *Carballeira N.M., Reyes M.* // J. Nat. Prod. 1995. V. 58. P. 1689–1694.  
<https://doi.org/10.1021/np50125a007>
79. *Harland A.D., Navarro J.C., Davies P.S., Fixter L.M.* // Mar. Biol. 1993. V. 117. P. 113–117.  
<https://doi.org/10.1007%2FBF00346432>
80. *Latyshov N.A., Naumenko N.V., Svetashev V.I., Latypov Y.Y.* // Mar. Ecol.-Prog. Ser. 1991. V. 76. P. 295–301.  
<https://doi.org/10.3354/meps076295>
81. *Imbs A.B., Demidkova D.A., Latypov Y.Y., Pham L.Q.* // Lipids 2007. V. 42. P. 1035–1046.  
<https://doi.org/10.1007/s11745-007-3109-6>
82. *Imbs A.B.* // Biochem. Syst. Ecol. 2014. V. 54. P. 213–218.  
<https://doi.org/10.1007/s11745-015-4021-0>
83. *Tang C.H., Ku P.C., Lin C.Y., Chen T.H., Lee K.H., Lee S.H., Wang W.H.* // Mar. Biotechnol. 2015. V. 17. P. 633–643.  
<https://doi.org/10.1007/s10126-015-9645-9>
84. *Patton J.S., Abraham S., Benson A.A.* // Mar. Biol. 1977. V. 44. P. 235–247.  
<https://doi.org/10.1007/BF00387705>
85. *Bishop D.G., Kenrick J.R.* // Lipids. 1980. V. 15. P. 799–804.  
<https://doi.org/10.1007/BF02534368>
86. *Chen H.-K., Song S.-N., Wang L.-H., Mayfield A.B., Chen Y.-J., Chen W.-N.U., Chen C.-S.* // PLoS One. 2015. V. 10. e0132519.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132519>
87. *Flaim G., Obertegger U., Guella G.* // Hydrobiologia. 2012. V. 698. P. 285–293.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-012-1070-8>
88. *Li-Beisson Y., Thelen J.J., Fedosejevs E., Harwood J.L.* // Prog. Lipid Res. 2018. V. 74. P. 31–68.  
<https://doi.org/10.1016/j.plipres.2019.01.003>
89. *Kobayashi K.* // J. Plant Res. 2016. V. 129. P. 565–580.  
<https://doi.org/10.1007/s10265-016-0827-y>
90. *Leblond J.D., Dodson J., Dahmen J.L.* // Eur. J. Phycol. 2013. V. 48. P. 309–317.  
<https://doi.org/10.1080/09670262.2013.833297>
91. *Imbs A.B., Rybin V.G., Kharlamenko V.I., Dang L.P.T., Nguyen N.T., Pham K.M., Pham L.Q.* // Russ. J. Mar. Biol. 2015. V. 41. P. 461–467.  
<https://doi.org/10.1134/S1063074015060048>
92. *Canavate J.P., Armada I., Rios J.L., Hachero-Cruzado I.* // Phytochemistry. 2016. V. 124. P. 68–78.  
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2016.02.007>
93. *Хотимченко С.В.* // Липиды морских водорослей-макрофитов и трав. Владивосток: Дальнаука, 2003.
94. *Flaim G., Obertegger U., Anesi A., Guella G.* // Freshwater Biol. 2014. V. 59. P. 985–997.  
<https://doi.org/10.1111/fwb.12321>
95. *Leblond J.D., Khadka M., Duong L., Dahmen J.L.* // Phycol. Res. 2015. V. 63. P. 219–230.  
<https://doi.org/10.1111/pre.12093>
96. *Papina M., Meziane T., van Woessik R.* // Comp. Biochem. Phys. B. 2007. V. 147. P. 583–589.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2007.02.011>
97. *Dormann P., Benning C.* // Trends in Plant Sci. 2002. V. 7. P. 112–118.  
[https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(01\)02216-6](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(01)02216-6)
98. *Bochkov V., Gesslbauer B., Mauerhofer C., Philippova M., Erne P., Oskolkova O.V.* // Free Radic. Biol. Med. 2016. V. 111. P. 6–24.  
<https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2016.12.034>
99. *Serbulea V., DeWeese D., Leitinger N.* // Free Radic. Biol. Med. 2017. V. 111. 1991. P. 156–168.  
<https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2017.02.035>

## The Coral Lipidomes and Their Changes during Coral Bleaching

T. V. Sikorskaya\*, # and A. B. Imbs\*

\*Phone: +7 (423) 231-09-05; fax: +7(423)2310905; e-mail: miss.tatyanna@yandex.ru

\*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Palchevskogo 17, Vladivostok, 690041 Russia

Numerous species of coral polyps form the structural basis of tropical coral reefs. Coral polyp tissues are rich in lipids. Currently, information on the composition of fatty acids and coral lipid classes is reviewed, however, each lipid class represents a complex spectrum of molecular species of lipids, which is defined as the lipidome of a biological system. Scientific works on human and higher terrestrial animal lipidomes have been published two orders of magnitude more than on marine organism lipidomes, and the data on coral lipidomes are very scattered. The existence of symbiotic coral species is completely dependent on the presence of intracellular microalgae – zooxanthellae, the loss of which is called coral bleaching and leads to the death of the entire coral reef. When bleaching occurs, significant changes in the lipid profile of corals occur. This paper summarizes information on the composition of common lipids, fatty acids, and molecular species of polar and nonpolar lipid classes of octocoral and hexacoral polyps, as well as their symbionts, gives general mechanisms of coral bleaching, and shows the importance of lipid indicators in the study of this process. The transition from classical integral indicators to lipidomic analysis opens up new possibilities in the study of biochemistry and ecology of coral.

*Keywords:* lipidome, lipid molecular species, corals, coral bleaching, lipidomic, symbionts, mass spectrometry