



На правах рукописи

ИМБС Андрей Борисович

**ЛИПИДЫ И ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ КОРАЛЛОВ ВЬЕТНАМА: СОСТАВ,
ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ, ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ БИОСИНТЕЗА
И ПЕРЕДАЧИ МЕЖДУ СИМБИОНТАМИ И ОРГАНИЗМОМ-ХОЗЯИНОМ**

03.01.04 – Биохимия

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

0 4 ОКТ 2012

Владивосток – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук

Официальные оппоненты: Калинин Владимир Иванович, д.б.н., с.н.с.,
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б.
Елякова Дальневосточного отделения Российской академии
наук, в.н.с. лаборатории химии морских природных
соединений.

Санина Нина Михайловна, д.б.н., профессор,
Дальневосточный государственный федеральный
университет, кафедра биохимии и биотехнологии.

Молотковский Юлиан Георгиевич, д.х.н., профессор,
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биоорганической химии им. академиков М.М.
Шемякина и Ю.А. Овчинникова Российской академии наук,
г.н.с. лаборатории химии липидов.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Казанский институт биохимии и биофизики Казанского
научного центра Российской академии наук.

Защита состоится 4 октября 2012 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 005.005.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Тихоокеанском институте биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток, проспект 100 лет Владивостоку, 159, ТИБОХ ДВО РАН. Факс: (4232) 314-050, e-mail: dissovets@piboc.dvo.ru

С диссертацией можно ознакомиться в филиале Центральной научной библиотеки ДВО РАН (г. Владивосток, проспект 100 лет Владивостоку, 159, ТИБОХ ДВО РАН).

Текст автореферата размещен на сайте www.piboc.dvo.ru

Автореферат диссертации разослан 3 сентября 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
к.б.н.



Черников О.В.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Кораллы, обитающие вдоль побережья Вьетнама, являются частью сообщества коралловых рифов Индо-Пацифической области, протянувшейся от восточного побережья Африки и Красного моря до западного побережья Южной и Центральной Америк. На рифах Вьетнама найдено около 80% всех видов рифообразующих кораллов Тихого океана, а видовое разнообразие мягких кораллов считается одним из самых богатых в Индо-Пацифике. Такое высокое биоразнообразие делает коралловые рифы Вьетнама уникальным полигоном для сравнительных исследований квидарий.

Кораллы являются объектом пристального внимания исследователей в области экологии, биологии, эволюционного развития, биохимии и химии природных соединений. Липиды составляют до 30-40% от сухой массы тканей кораллов, выполняют структурные функции в клеточных мембранах, служат резервом энергии, являются биосинтетическими предшественниками физиологически активных эйкозаноидов и других оксипинов. В то же время, сведения о составе, химической структуре липидов кораллов, а также жирных кислот (ЖК), которые в форме ацильных остатков входят в состав различных классов липидов, немногочисленны и чрезвычайно разрознены. Очень мало работ по биосинтезу липидов в морских беспозвоночных, а пути биосинтеза полиненасыщенных ЖК (ПНЖК) в кораллах практически не исследовали. Закономерности распределения ЖК в зависимости от особенностей их биосинтеза в различных таксонах кораллов не обобщены.

Большая часть видов рифообразующих кораллов и многие виды мягких кораллов имеют в тканях своих полипов внутриклеточные симбиотические микроводоросли – зооксантеллы, поставляющие хозяину органические вещества. Полная потеря зооксантелл симбиотическими видами, которая называется «обесцвечивание» кораллов (bleaching), всегда приводит к гибели колонии коралла. Полипы кораллов способны к гетеротрофному

Примечание.

Список сокращений: ГЖХ – газо-жидкостная хроматография; ЖК – жирные кислоты; КАЭФ – керамидаминоэтил-фосфат; КМАЭФ – керамидметиламиноэтилфосфат; ЛФХ – лизофосфатидилхолин; ЛФЭ – лизофосфатидилэтаноламин; МДГ – моноалкилдиацилглицериды; МЭЖК – метиловые эфиры жирных кислот; НЛ – нейтральные липиды; ПЛ – полярные липиды; ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; СДЖК – сверхдлинноцепочечные жирные кислоты; СЖК – свободные жирные кислоты; СТ – стерины; ТГ – триглицериды; ТПЖК – тетракозаполиеновые жирные кислоты; ТСХ – тонкослойная хроматография; ФС – фосфатидилсерин; ФХ – фосфатидилхолин; ФЭ – фосфатидилэтаноламин; ЭВ – воска.

питанию, однако зооксантеллы за счет собственного фотосинтеза покрывают до 90% энергетических потребностей организма-хозяина, при этом значительную часть энергетических запасов колонии составляют липиды и входящие в их состав ЖК. Известно, что часть органического углерода передается от зооксантелл к клеткам коралла в форме глицерина. Предполагается, что ряд ПНЖК, которые синтезируют зооксантеллы, также передаются клеткам организма-хозяина. Однако вопрос об особенностях биосинтеза ПНЖК в симбионтах и тканях хозяина остается открытым, а гипотеза о возможности передачи ПНЖК от симбионтов к хозяину нуждается в подтверждении.

ЖК с успехом применяются в качестве биологических маркеров для определения путей передачи органического вещества в биологических системах, присутствия и вклада отдельных групп макро- и микроорганизмов, а также для определения таксономических связей различных групп растений и животных. Подобный подход комплексного использования маркеров практически не применялся для кораллов, ввиду отсутствия соответствующей экспериментальной базы данных. Ряд исследователей отрицают возможность использования ЖК в качестве хемотаксономических маркеров кораллов. Детального изучения липидных маркеров симбионтов, ассоциированных организмов и тканей полипов кораллов не проводили, хотя получение этих данных позволило бы на качественно новом уровне определить взаимодействие организмов в симбиотической ассоциации колонии коралла.

Существенное сокращение площади коралловых рифов в результате обесцвечивания и гибели кораллов вызвало большое количество научных исследований, которые показали важную роль зооксантелл в этом процессе. При повышении температуры воды и увеличении уровня ультрафиолета выше физиологического оптимума кораллов повышается вероятность выживания тех колоний, которые содержат резистентные к стрессу флотипы зооксантелл. Кроме того, в условиях стресса и резкого сокращения питания от фотосинтетических симбионтов (зооксантелл) в кораллах изменялся уровень общих липидов, которые являются главным энергетическим резервом этих симбиотических животных. Однако данные о динамике состава липидов и роли организма-хозяина при обесцвечивании кораллов очень ограничены. Фундаментальные исследования общих закономерностей и специфических различий в липидном балансе кораллов с различной степенью устойчивости к обесцвечиванию весьма перспективны для решения практических вопросов восстановления поврежденных коралловых рифов.

Таким образом, получение новых фундаментальных знаний о составе, химической структуре, биосинтезе липидов кораллов и применении липидных маркеров для

исследования таксономических связей и симбиотических отношений кишечнополостных является актуальным направлением современной биохимии липидов.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучение закономерностей распределения липидов в тропических видах кораллов для определения хемотаксономического значения и путей биосинтеза жирных кислот, а также исследование передачи липидов между симбионтами и организмом-хозяином.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

1) определить и сравнить состав классов липидов и ЖК массовых видов рифообразующих и мягких кораллов, а также некоторых других кишечнополостных, из прибрежных вод Вьетнама (Южно-Китайское море); 2) выделить зооксантеллы (симбионтов) и ткани полипов кораллов (организма-хозяина), определить и сравнить состав липидов и ЖК этих фракций; 3) установить зависимость состава липидов и ЖК от таксономического положения кораллов, доказать возможность использования ЖК для хемотаксономии кишечнополостных, определить липидные маркеры отдельных таксонов кораллов; 4) установить зависимость состава липидов и ЖК от наличия симбионтов в кораллах, определить липидные маркеры симбионтов и организма-хозяина; 5) сравнить состав ЖК зооксантелл кораллов, относящихся к разным филогенетическим группам и разным организмам-хозяевам; 6) определить с помощью липидных маркеров присутствие организмов, ассоциированных с кораллами; 7) определить динамику состава липидов и ЖК в кораллах в условиях температурного стресса; 8) подтвердить гипотезу передачи ПНЖК от зооксантелл к полипам, предложить общую схему биосинтеза ПНЖК в кораллах.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Закономерности распределения ЖК и других липидов в кораллах из прибрежных районов Южно-Китайского моря являются видоспецифическими. В этих кишечнополостных на уровне подкласса соотношение между основными классами липидов определяет таксономическое положение, а на уровне отряда или семейства – наличие зооксантелл.

2. ЖК можно использовать для хемотаксономии кишечнополостных, применяя статистические методы анализа. Профиль общих ЖК характеризует кораллы на уровне подкласса, а профиль ненасыщенных ЖК рассматривается, как маркер семейств и отдельных родов кораллов. Хемотаксономическое сравнение асимбиотических и симбиотических видов кораллов необходимо проводить отдельно.

3. Зооксантеллы и ткани полипов имеют специфические липидные маркеры, что позволяет изучать состояние индивидуальных членов симбиотической ассоциации коралла. Маркерные ЖК отражают наличие и, в некоторых случаях, количество ассоциированных организмов.

4. В рифообразующих кораллах, мягких кораллах и гидрокораллах некоторые стадии биосинтеза ПНЖК принципиально отличаются, что объясняет разницу в составе ПНЖК в этих группах кишечнополостных.

5. В кораллах липиды передаются от симбионтов (зооксантелл) к организму-хозяину, что приводит к появлению в тканях хозяина маркеров симбионтов. Организм-хозяин влияет на состав ЖК симбионтов путем «обратной» передачи липидов и путем субстратного модулирования биосинтеза ПНЖК в симбионтах.

6. Характер использования в условиях стресса организмом-хозяином структурных и резервных классов липидов влияет на устойчивость данного вида коралла к обесцвечиванию.

Научная новизна и практическая значимость. По единому протоколу определен состав основных классов липидов и ЖК для 160 массовых видов (из 60 родов и 27 семейств) рифообразующих и мягких кораллов, а также некоторых гидрокораллов, собранных на коралловых рифах Вьетнама; впервые установлен состав липидов для 102 видов. Впервые определен состав липидов зооксантелл и тканей полипов мягких кораллов, а также молекулярных видов восков из этих животных. В кораллах впервые обнаружены ПНЖК n-7 серии и длинноцепочечные фурановые кислоты. Впервые доказана возможность использования ЖК для хемотаксономии кораллов с использованием статистических подходов. Впервые определено совместное влияние таксономического положения и наличия симбионтов на состав липидов и ЖК кишечнополостных. Впервые определены липидные маркеры некоторых важных таксонов, симбионтов и тканей организма-хозяина кишечнополостных. Впервые подтверждено присутствие ряда организмов, ассоциированных с кораллами, методом липидных маркеров. Высказанная ранее гипотеза о передаче некоторых ПНЖК от симбионтов к организму-хозяину в кораллах подтверждена результатами двух независимых экспериментов. Впервые предложена гипотеза «обратной» передачи липидов от организма-хозяина к симбионтам для объяснения различий в составе ЖК зооксантелл из различных таксонов кораллов. Впервые показано, что разная степень устойчивости кораллов к обесцвечиванию может быть связана с различной стратегией использования организмом-хозяином структурных и резервных классов липидов в условиях стресса. Впервые предложена общая схема биосинтеза ПНЖК и их передачи в симбиотических видах рифообразующих и мягких кораллов. Определены подходы к установлению связи особенностей биосинтеза ЖК и их распределения в различных таксонах кораллов.

В работе даны методические подходы для расширения возможностей таксономии кораллов с помощью химических маркеров; даны качественные и количественные

критерии состояния симбиотического сообщества и других ассоциированных организмов в колониях кораллов. Заложена основа для создания базы данных по составу липидов и ЖК кишечнополостных тропических вод. Разработан способ статистической хемотаксономии новой многочисленной группы морских организмов – кишечнополостных. Результаты работы могут быть использованы широким кругом специалистов по биологии, экологии, биохимии, биоорганической химии и молекулярной биологии морских беспозвоночных для исследования трофических и симбиотических взаимодействий кишечнополостных, проведения экологического мониторинга и искусственного восстановления сообществ коралловых рифов.

Апробация полученных результатов. Основные результаты были представлены в докладе на Германо-российской конференции ANDEEP-SYSTCO «Взгляд в будущее» (Владивосток, 2007), в докладе на национальной научной конференции «Бьен Дон – 2007» (Нячанг, Вьетнам, 2007), в 2-х докладах на Международной конференции по морским природным ресурсам Вьетнама (Ханой, Вьетнам, 2010).

Публикации. Основные результаты исследований, проведенных по теме диссертации, изложены в 30 печатных работах.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов, обсуждения, выводов и списка цитируемой литературы. Работа изложена на 246 страницах машинописного текста, содержит 79 таблиц, 40 рисунков и 172 литературные ссылки.

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам ДВО РАН: Голосееву А.Г., Латышеву Н.А., Латыпову Ю.Я., Селину Н.И. и Яковлевой И.М. за помощь в сборе кораллов; Латыпову Ю.Я. и Даутовой Т.Н. за определение видовой принадлежности кишечнополостных; Яковлевой И.М. за помощь в культивировании кораллов и выделении зооксантелл; Демидковой Д.А., Латышеву Н.А., Светашеву В.И., Харламенко В.И., Шабасовой Т.И., Шейной В.П., а также сотрудникам Института химии природных соединений ВАНТ, Нячангского института научных исследований и прикладных технологий ВАНТ, Института океанографии ВАНТ и лично директору ИХПС ВАНТ Фам Куок Лонгу, директору НИНИПТ ВАНТ Бун Минь Ли, директору ИО ВАНТ Бун Хон Лонгу и президенту ВАНТ Чоу Ван Минью за помощь в проведении исследований. Работа выполнена при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований № 07-03-90001, 09-04-01040, 09-04-90304, 09-04-98542, 11-04-98505 и 12-04-93003, а также договора № 11.G34.31.0010 от 25.11.2010 г.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. Материалы и методы

Колонии книдарий собирали водолазным способом, в основном, на глубинах 2-6 м в мелководной части заливов и островов Вьетнама, а также драгированием на глубинах 80-300 м (Южно-Китайское море). В работе исследовали 160 видов книдарий, относящихся к 60 родам из 27 семейств.

Чистые зооксантеллы и ткани полипов выделяли из гомогената колоний кораллов многократным центрифугированием и фильтрацией. Генетическую идентификацию зооксантелл (*Symbiodinium*) проводили на основании ITS1 (internal transcribed spacer 1) области рибосомальной ДНК. Обесцвечивание кораллов проводили в экспериментальных аквариумах при 33°C в течение 48 ч. Величину плотности зооксантелл выражали в количестве миллионов клеток на единицу площади поверхности коралла.

Общие липиды экстрагировали смесью хлороформ-метанол. Количество общих липидов определяли гравиметрическим методом. Общие липиды разделяли на фракции нейтральных и полярных липидов колоночной хроматографией на силикагеле. Индивидуальные классы липидов разделяли одномерной ТСХ на силикагеле; процентное содержание отдельных классов определяли методом денситометрии. Для разделения фосфолипидов использовали двумерную ТСХ. Липиды идентифицировали с помощью стандартов и специфических реагентов. Количество фосфолипидов определяли методом спектрофотометрии по содержанию неорганического фосфора.

МЭЖК получали щелочным трансметилированием липидов. Состав МЭЖК определяли методом ГЖХ. Компоненты идентифицировали с помощью стандартов и расчета величины «углеродных чисел». Структуру ЖК подтверждали методом ГХ-масс-спектрометрии МЭЖК и соответствующих пирролидидов. Углеводороды и воска мягкого коралла анализировали методом ГЖХ и идентифицировали методом ГХ-МС.

Статистический анализ полученных данных выполняли с использованием программы Statistica 6.

2. Результаты и обсуждение

2.1 Состав основных классов липидов кораллов и *Millepora*

Определили состав общих липидов 41-го вида рифообразующих кораллов и 51-го вида мягких кораллов, в которых были найдены воска (ЭВ), моноалкилдиацилглицериды (МДГ), триглицериды (ТГ), свободные ЖК (СЖК), стерины (СТ) и полярные липиды

(ПЛ). Одним из основных классов липидов были ЭВ. Доля ЭВ в общих липидах рифообразующих кораллов ($47.7 \pm 10.7\%$) была больше, чем в мягких кораллах ($29.8 \pm 11.5\%$). В рифообразующих кораллах среднее содержание ТГ в общих липидах ($23.4 \pm 8.8\%$) было значительно выше, чем в мягких кораллах ($9.2 \pm 4.9\%$). В общем случае, виды кораллов с зооксантеллами содержали больше ТГ, чем виды без зооксантелл из того же таксономического отдела. Среднее содержание ПЛ ($32.3 \pm 10.3\%$) и МДГ ($15.7 \pm 8.3\%$) в общих липидах мягких кораллов было существенно выше, чем в общих липидах рифообразующих кораллов ($16.0 \pm 6.0\%$ и $4.6 \pm 2.9\%$). Максимальное количество МДГ (51.9% от общих липидов) было обнаружено в горгониевом коралле *Paracis cf. horrida*. В среднем симбиотические виды мягких кораллов отличались повышенным уровнем МДГ, по сравнению с асимбиотическими видами. МДГ концентрировался в тканях организма-хозяина, и практически отсутствовал в липидах чистых зооксантелл.

В гидрокораллах рода *Millepora* неполярные липиды преобладали и составляли около 70% от суммы общих липидов. Общие липиды зоантарии *Palythoa* sp. (Hexacorallia), показали высокий уровень ПЛ (31.7%), СТ (11.8%) и низкий уровень ТГ (8.1%). Уровни ЭВ и МДГ в общих липидах зоантарии, *Millepora* и мягких кораллов были близки.

Информация о составе ЖК и молекулярных видов отдельных классов липидов кораллов очень ограничена. Поэтому мы провели более детальное исследование липидов альционарии *Simularia* sp. В составе ЭВ основными ЖК были 16:0, 18:0 и 16:2, а главными спиртами – 16:0, 18:0 и 16:2. Воска синулярии содержали более 20 молекулярных видов, главными из которых были 16:0/16:0 (41.5%) и 16:0/18:0 (21.2%). Кроме того, присутствовали необычные гексадекадиенолпальмитат 16:2/16:0 (8.5%) и гексадекадиенолстеарат 16:2/18:0 (1.2%). Вероятно, присутствие в ЭВ остатка спирта 16:2 связано с наличием в составе ЖК кислоты 16:2n-7, в биосинтезе которой могут участвовать зооксантеллы. В неполярных липидах присутствовали алкил- и алкенилзамещенные тетрагидронафталины с общей формулой $C_{15}H_{24}$. Состав этих углеводов сильно варьирует и, вероятно, не связан с таксономическим положением животного, а зависит от присутствия ассоциированных микроорганизмов. Молекулы МДГ содержали алкильные остатки C_{16} (22.8%), C_{18} (77.0%), C_{20} (0.2%) и ацильные остатки ЖК, в составе которых главными были 16:0 (42.8%) и 18:0 (12.5%) и 20:4n-6 (6.3%). В составе ЖК фракции ТГ этого коралла преобладала 16:0, а в составе ПНЖК – 18:2n-6 (11.5%). ЖК полярных липидов отличались высоким уровнем C_{16} ПНЖК, 18:2n-7, 18:4n-3 и 24:5n-6. В составе фосфолипидов главными были ФГ (30.7%), КАЭФ (16.6%), ФХ (14.6%), ФС (14.5%), КМАЭФ (10.0%) и ЛФХ (9.5%).

КАЭФ и КМАЭФ широко распространены в медузах и актиниях. Таким образом, способность к биосинтезу фосфолипидов и алкилглицеридов является важной характеристикой метаболизма липидов в тканях кишечнополостных (как симбиотических, так и асимбиотических видов). Предполагается, что КАЭФ и МДГ защищают клеточные мембраны кораллов от действия собственных гидролитических ферментов.

Было обнаружено достоверное отличие состава липидов рифообразующих и мягких кораллов ($P < 0.01$). Доминирование резервных липидов (ТГ и ЭВ), которые в сумме составляли $70,5 \pm 8,5\%$ от общих липидов, можно считать хемотаксономической характеристикой рифообразующих кораллов, имеющих твёрдый экзоскелет. Сравнение наших данных по составу липидов кораллов и литературных данных для других классов кишечнополостных показало, что доля резервных липидов убывает в ряду склерактинии – мягкие кораллы – актинии и медузы. В липидах последней группы кишечнополостных, которые не имеют экзоскелета и матрикса с известковыми спикулами, содержится до 95% структурных липидов.

В нашей работе установлено, что не только таксономическое положение, но и присутствие зооксантелл сильно влияет на состав липидов кораллов. Анализ методом главных компонент показал, что состав липидов рифообразующих кораллов и мягких кораллов достоверно определяется их таксономическим положением (рис. 1, линия А-А), однако состав липидов кораллов внутри каждой из этих двух таксономических групп определялся, в первую очередь, наличием зооксантелл (рис. 1, линия Б-Б).

По составу липидов исследованные образцы мягких кораллов разделились на две группы – альционарии и горгонарии, в каждой из которых виды сгруппировались в соответствии с наличием или отсутствием зооксантелл. Подобно рифообразующим кораллам, уровень резервных липидов (ЭВ+ТГ) в мягких кораллах с зооксантеллами был в среднем в 2 раза выше, чем в асимбиотических видах мягких кораллов. Следовательно, зооксантеллы играют важную роль в аккумуляции резервных липидов в колониях кораллов. Из двух классов резервных липидов (ТГ и ЭВ) только содержание ЭВ достоверно различалось в симбиотических и асимбиотических видах альционарий и горгонарий. Возможно, уровень ЭВ в общих липидах коралла определяется собственным биосинтезом, в то время как уровень ТГ зависит от случайных вариаций доступности внешних источников пищи и факторов окружающей среды.

Таким образом, наличие или отсутствие зооксантелл определяет основные черты состава общих липидов кораллов на уровне отряда или семейства. Только на уровне подкласса таксономическая принадлежность кораллов является главным фактором,

который определяет пропорцию между отдельными классами липидов, вне зависимости от наличия или отсутствия зооксантелл.

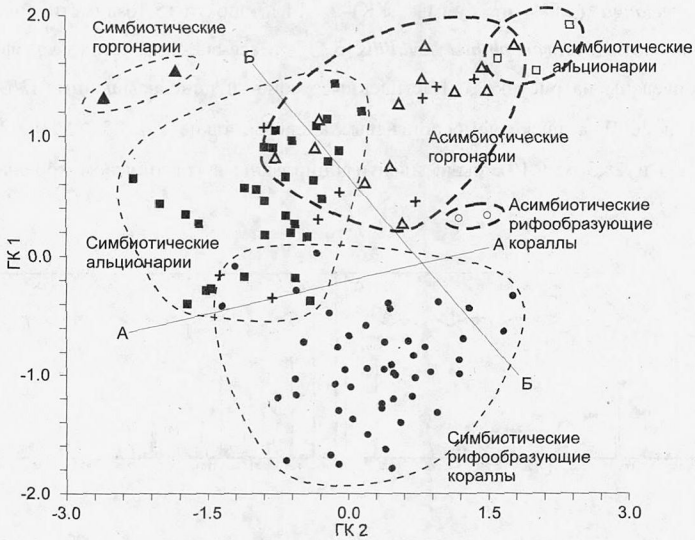


Рисунок 1. Результат анализа главных компонент по содержанию основных классов липидов (ПЛ, СТ, ТГ, МДГ, ЭВ) кораллов. (●) симбиотические рифообразующие кораллы; (■) симбиотические альционии; (▲) симбиотические горгонии; (○) асимбиотические рифообразующие кораллы; (□) асимбиотические альционии; (Δ) асимбиотические горгонии; (+) нет сведений о зооксантеллах.

2.2 Состав ЖК кораллов и *Millepora*

В общих ЖК кораллов, кроме кислот, типичных для морских животных, присутствовало несколько интересных компонентов. В мягких кораллах впервые были найдены ПНЖК n-7 серии: 16:2n-7 и 18:2n-7. Масс-спектры пирролидидов этих кислот представлены на рисунке 2. Максимальный уровень 16:2n-7 обнаружили в *Sarcophyton* cf. *glaucum* (16.4%), а 18:2n-7 – в *Sinularia lochmodes* (8.4%). В исследованных видах кораллов, гидрокораллов и зоантарии присутствовала разветвленная 7-метил-6-гексадеценовая кислота (7-Me-16:1n-10). Впервые для рифообразующих кораллов в ЖК трех видов из рода *Poritidae* обнаружили C₂₄ СДЖК (24:1n-9, 24:2(Δ5,9), 24:2n-6,

24:3($\Delta 5,9,17$) и 24:4n-3). Длинноцепочечные фурановые кислоты впервые были найдены в 5 видах горгонарий. Было идентифицировано семь фурановых кислот. Наибольшая концентрация отмечена для 14,17-эпокси-15-метилдокоза-14,16-диеновой кислоты в *Menella praelonga* (2.0% от суммы ЖК) и 14,17-эпокси-15,16-диметилдокоза-14,16-диеновой кислоты в *Chironephthya variabilis* (5.1%). Масс-спектры метиловых эфиров этих кислот приведены на рисунке 3. Насыщенные, моно- и диненасыщенные СДЖК (24:0, 24:1, 26:1 и 26:2), а также демоспонгиевые кислоты, такие как 25:2($\Delta 5,9$), 26:2($\Delta 5,9$), 26:3($\Delta 5,9,19$) и 28:3($\Delta 5,9,19$), были идентифицированы в горгониевом коралле *Bebruce studeri*.

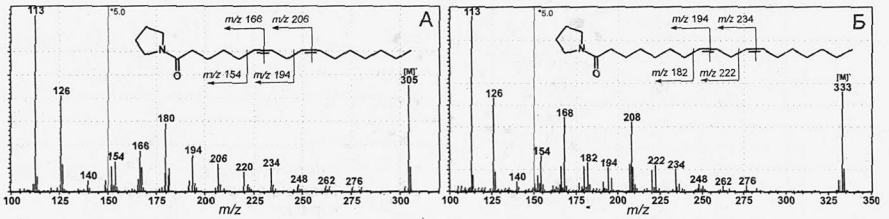


Рисунок 2. Масс-спектры пирролидидов (А) 6,9-гексадекадиеновой кислоты (16:2n-7) и (Б) 8,11-октадекадиеновой кислоты (18:2n-7).

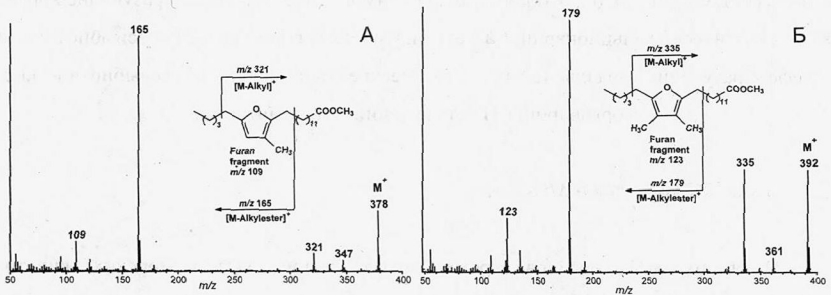


Рисунок 3. Масс-спектры метиловых эфиров (А) 14,17-эпокси-15-метилдокоза-14,16-диеновой кислоты и (Б) 14,17-эпокси-15,16-диметилдокоза-14,16-диеновой кислоты.

Определен состав ЖК общих липидов более 50 видов рифообразующих кораллов, принадлежащих 10 семействам (Acroporidae, Agariciidae, Dendrophylliidae, Euphyllidae, Faviidae, Fungiidae, Pectinidae, Pocilloporidae, Poritidae и Oculinidae). Во всех видах

кораллов среди насыщенных кислот преобладали 16:0 и 18:0. Другими принципиальными ЖК были 14:0, 16:1n-7, 18:1n-9, 18:3n-6, 18:4n-3, 20:3n-6, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:4n-6, 22:5n-3 и 22:6n-3. Разветвленные ЖК и кислоты с нечетным числом атомов углерода, которые считаются маркерами бактерий, были отмечены в небольшом количестве. Ненасыщенные кислоты составляли около 50% от суммы ЖК во всех представителях изученных семейств кораллов. Наибольшая концентрация 20:4n-6 и 20:5n-3 зарегистрирована для видов семейства Acroporidae. Во всех видах изученных герматипных кораллов присутствовали 18:3n-6 (до 13%) и 18:4n-3 (2-4%). Самый высокий уровень 18:3n-6 обнаружили в кораллах семейств Faviidae и Acroporidae, а кораллы семейств Pocilloporidae и Poritidae отличались низким содержанием 18:3n-6. Содержание 18:3n-6 и 18:4n-3 не превышало 1% в двух видах рифообразующих кораллов без зооксантелл (*Balanophyllia* sp. и *Tabastrea aurea*). Виды и роды герматипных кораллов, принадлежащие к одному семейству имели сходный состав ЖК, за исключением двух родов из семейства Poritidae. Кораллы рода *Porites* отличались высоким уровнем 18:1n-9 и низким уровнем 20:3n-6 по сравнению с кораллами рода *Goniopora*.

Состав ЖК гидрокораллов рода *Millepora* (Hydrozoa: Milleporina), представители которого являются массовыми видами на коралловых рифах, резко отличался от состава ЖК истинных кораллов (рис. 4). По сравнению со склерактиниями (Anthozoa: Scleractinia), *Millepora* отличались очень высоким содержанием 22:6n-3, 22:5n-6 и низким содержанием 20:4n-6, 20:5n-3, 16:1n-7 и 18:3n-6.

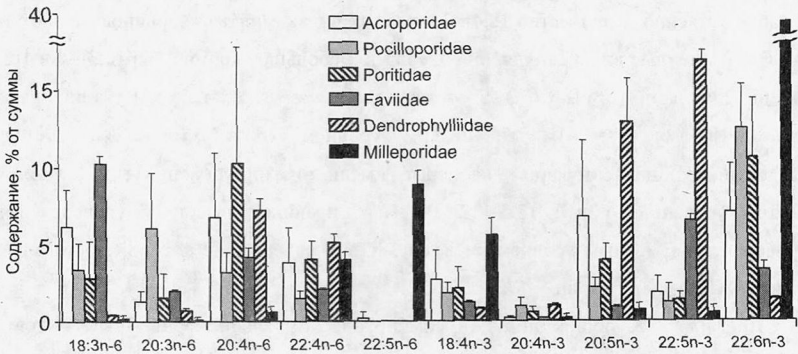


Рисунок 4. Содержание главных ПНЖК n-6 и n-3 серий (% , среднее \pm SD) общих липидов рифообразующих кораллов, принадлежащих семействам Acroporidae, Pocilloporidae, Poritidae, Faviidae, Dendrophylliidae, и гидрокораллов семейства Milleporidae.

ЖК зоантарии *Palythoa* sp. (Anthozoa: Zoanthidia), кроме заметного количества C_{18} ПНЖК 18:2n-6, 18:3n-6 и 18:4n-3 (в сумме 7.5%), содержали 11.2% кислоты 20:4n-6, 5.4% кислоты 22:4n-6, а также ряд C_{20-22} ПНЖК n-3 серии (20:5n-3, 22:5n-3 и 22:6n-3). Кислота 7-Ме-16:1n-10 составляла 4.3% от суммы ЖК. В четырех из пяти исследованных колоний *Palythoa* sp., которые были собраны в разных районах побережья Вьетнама, были найдены 5,9-нелетеленразделенные C_{20-24} ненасыщенные ЖК, которые в сумме составляли около 5% от общих ЖК.

У всех исследованных видов склерактиний, зоантарий и антипатарий (Anthozoa) отсутствовала кислота 22:5n-6, которая была одной из главных ПНЖК гидрокораллов *Millepora* (Hydrozoa).

Определен состав ЖК общих липидов 11-ти видов симбиотических альционарий рода *Dendronephthya*. Главной кислотой была 20:4n-6 (26.7±5.9% от суммы ЖК). Другими основными ЖК были 24:5n-6, 16:0, 18:0, 7-Ме-16:1n-10 и 24:6n-3, которые составляли в среднем 13.0, 11.9, 6.1, 4.8 и 3.8% от суммы ЖК соответственно. ПНЖК преобладали среди общих ЖК, доля ТПЖК (24:5n-6 и 24:6n-3) в среднем составляла 16.8±3.2% от суммы ЖК. Кислота 18:3n-6 практически отсутствовала. Кроме 7-Ме-16:1n-10, общие ЖК *Dendronephthya* содержали заметное количество насыщенных ЖК с нечетным числом атомов углерода. Состав ЖК *Dendronephthya* мало зависел от глубины обитания.

Определен состав ЖК общих липидов 16-ти видов симбиотических альционарий рода *Simularia*. Главной насыщенной ЖК была 16:0 (26.6±7.9%), главной ПНЖК – 20:4n-6 (17.0±4.8%). ТПЖК 24:5n-6 и 24:6n-3 в среднем составляли 5.7±1.5 и 1.6±0.8% от суммы ЖК соответственно. Количество 18:4n-3 в разных видах *Simularia* варьировалось от 1.1 до 7.2%. Все изученные виды синулярий содержали небольшое количество 16:3n-4 и 16:4n-1. Три вида синулярий (*S. aff. exilis*, *S. brassica* и *S. siaesensis*) характеризовались высоким уровнем 18:3n-6 (8.4-14.1%) и низким уровнем 16:2n-7 (0.3-2.2%). Остальные исследованные виды синулярий, наоборот, имели низкий уровень 18:3n-6 (0-2.9%) и высокий уровень 16:2n-7 (3.5-11.2%). Как правило, высокий уровень 16:2n-7 сопровождался заметным уровнем кислоты 18:2n-7, содержание которой достигало 8.4% от суммы ЖК в альционарии *S. lochmodes*.

Профиль ЖК общих липидов симбиотических альционарий 12-ти видов рода *Sarcophyton* и 7-ми видов рода *Lobophytum* был близок таковому у синулярий. Все исследованные виды *Sarcophyton* и *Lobophytum* характеризовались высоким уровнем кислоты 16:2n-7 и 18:2n-7.

Определен состав ЖК общих липидов некоторых видов альционарий из родов *Cladiella*, *Lytophyton*, *Cespitularia*, *Clavularia*, *Heliopora*, *Carijoa*, *Klyxum*, *Lemnalia* и

Nephthea. Только у *Heliopora coerulea* был твердый внешний скелет, как у шестилучевых рифообразующим кораллов. Коралл *H. coerulea* отличался от других альционарий очень низким уровнем 20:4n-6, 24:5n-6 и 7-Ме-16:1n-10. Все симбиотические виды альционарий имели заметное количество 18:4n-3 (2.6-10.6%). *Cladiella laciniosa*, *Cespitularia* sp., *Carijoa riisei*, *Klyxum molle* и два вида *Lemnalia* содержали от 4.4 до 14.2% кислоты 18:3n-6. В то же время, эта кислота практически отсутствовала в *Cladiella subtilis*, *Cladiella pachyclados*, *Lytrophyton* sp. и *Clavularia* sp. Три вида *Nephthea* характеризовались низким содержанием 18:3n-6 и 18:4n-3. Основными C₂₀₋₂₄ ПНЖК в исследованных альционариях были 20:4n-6 20:5n-3 22:6n-3 и 24:5n-6. Наибольшее разнообразие C₂₂₋₂₄ ПНЖК n-3 серин (22:4n-3, 22:5n-3, 22:6n-3, 24:4n-3 и 24:5n-3), среди которых преобладала 22:6n-3, было в *Clavularia* sp.; более того, кислота 24:5n-3 (2.4%) была найдена только в этом виде коралла.

Определен состав ЖК общих липидов некоторых видов 20 родов горгониевых кораллов, принадлежащих к 10 семействам (Acanthogorgiidae, Ellisellidae, Gorgoniidae, Melithaeidae, Nidaliidae, Nephtheidae Parisididae, Plexauridae, Primnoidae и Subergorgiidae). Кислоты 20:4n-6 (до 41% от суммы ЖК) и 16:0 преобладали во всех исследованных видах. Другими главными ЖК были 14:0, 16:1n-7, 7-Ме-16:1n-10, 18:0, 18:1, 20:5n-3, 22:5n-6, 22:6n-3, 24:5n-6 и 24:6n-3. Количество моноеновых неразветвленных ЖК, среди которых главными были 16:1n-7 и 18:1n-9, не превышало 10%. Средняя величина отношения 18:1n-9/18:1n-7 составляла 17.9 и 1.5 для видов содержащих и не содержащих зооксантеллы соответственно. В составе общих ЖК горгонарий без зооксантелл присутствовали фурановые кислоты (до 9.7% от суммы ЖК). Количество насыщенных разветвленных ЖК и кислот с нечетным числом атомов углерода, а также 18:1n-7 и 7-Ме-16:1n-10 (до 5.2% от суммы ЖК), было достоверно выше ($P < 0.01$) в кораллах без зооксантелл по сравнению с кораллами, содержащими зооксантеллы. Последние отличались наличием 18:3n-6, 18:4n-3 и 16:2n-7. Во всех образцах *Bebryce studeri* найдены C₂₅₋₂₈ демоспонгиевые кислоты (до 20% от суммы ЖК) (табл. 1).

Все мягкие кораллы имели высокий уровень ТПЖК 24:5n-6 (до 16%) и 24:6n-3 (до 6%); содержание этих кислот было больше в азооксантельных видах. В горгонариях рода *Viminella* главной ТПЖК была 24:6n-3. Все исследованные виды горгониевых кораллов, собранных на мелководье, отличались преобладанием ПНЖК n-6 серии (прежде всего, 20:4n-6 и 24:5n-6). Среди всех изученных горгонарий в глубоководном образце *Narella* sp. отмечен самый высокий уровень ПНЖК n-3 серии (24:6n-3 и 20:5n-3), а также практическое отсутствие 24:5n-6. Многие виды горгониевых кораллов содержали 22:5n-6 (2.1-5.0%).

По сравнению с типичным для октокораллов уровнем 24:5n-6 (9.4%) и 22:4n-6 (0.6%), в некоторых образцах исследованных кораллов найдены аномально низкие концентрации 24:5n-6 (0.4%), что сопровождалось высоким уровнем 22:4n-6 (до 11.9%).

Таблица 1. Состав жирных кислот (% от суммы) общих липидов коралла *Bebryce studeri*.

Жирная кислота	Содержание	Жирная кислота	Содержание	Жирная кислота	Содержание
14:0	1.7±0.7	18:1n-9	1.8±0.5	22:5n-3	0.5±0.3
i-15:0	1.8±0.2	18:1n-7	2.1±0.4	22:1n-9	0.3±0.1
ai-15:0	0.2±0.1	18:0	5.4±1.1	22:1n-7	0.2±0.0
15:0	0.5±0.3	ai-19:0	0.2±0.0	22:0	0.9±0.5
ai-16:0	0.4±0.2	19:0	0.5±0.1	24:5n-6	7.2±2.5
16:1n-9	0.3±0.1	20:4n-6	21.7±7.2	24:6n-3	0.5±0.2
16:1n-7	1.9±0.8	20:5n-3	2.0±0.9	Фурановые	2.7±0.9
16:1n-5	0.3±0.1	20:3n-6	0.3±0.1	24:1n-9	0.3±0.1
16:0	8.9±2.7	20:4n-3	0.1±0.1	24:1n-7	0.6±0.4
7-Me-16:1n-10	2.3±0.6	20:1n-9	0.4±0.1	24:0	0.6±0.4
i-17:0	1.3±0.7	20:1n-7	0.3±0.1	25:2(Δ5,9)	0.8±0.1
ai-17:0	0.6±0.2	20:0	2.3±1.4	26:3(Δ5,9,19)	0.8±0.5
17:0	0.8±0.2	21:0	0.5±0.2	26:2(Δ5,9)	12.9±2.8
18:4n-3	0.3±0.3	22:5n-6	4.2±2.3	26:2	0.7±0.4
br-18:0	0.2±0.1	22:6n-3	3.5±1.8	26:1	1.3±0.4
18:2n-6	0.7±0.1	22:4n-6	1.1±0.5	28:3(Δ5,9,19)	2.7±0.9

2.3 Жирные кислоты в хемотаксономии книдарий

ЖК с успехом используются для хемотаксономии бактерий, вибрионов, грибов, микро- и макроводорослей. До 2005 года данные о составе ЖК кораллов были получены по разным аналитическим протоколам, что практически делало невозможным сравнение имеющейся информации. Был сделан вывод, что ЖК нельзя использовать в качестве маркеров в хемотаксономии рифообразующих кораллов. Тем не менее была накоплена определенная информация о связи между таксономическим положением кораллов и составом их ЖК.

В липидах всех видов восьмилучевых кораллов, изученных нами и другими исследователями, были найдены ТПЖК (24:5n-6 и 24:6n-3). В липидах шестилучевых

кораллов, включая склерактинии, антипатарии и зоантарии, и в липидах гидрокораллов, полипы которых также обладают шестилучевой симметрией – эти кислоты обнаружить не удалось. Можно утверждать, что для книдарий присутствие ППЖК является хемотаксономическим признаком восьмилучевых кораллов и служит «водоразделом» между книдариями, обладающими восьмилучевой и шестилучевой симметрией.

Сравнение состава ЖК общих липидов книдарий с шестилучевой симметрией позволяет предложить следующие характеристические ЖК: 18:3n-6 для симбиотических склерактиний, C₂₀₋₂₄ Δ5,9-ПНЖК для зоантарий и 22:5n-6 для *Millepora*.

Традиционный подход, в котором для маркирования каждой таксономической группы выбираются уникальные ЖК или соотношение нескольких ЖК, даёт хорошие результаты только для крупных таксонов книдарий (на уровне подкласса или отряда). Мы предположили, что общий профиль ЖК, либо профиль ненасыщенных ЖК, может характеризовать отдельные таксономические группы кораллов, такие как семейство и род, а статистические методы анализа позволят обнаружить эти различия.

2.3.1 Использование ЖК в хемотаксономии рифообразующих кораллов

Анализ методом главных компонент показал, что состав общих ЖК рифообразующих кораллов в первую очередь зависит от наличия или отсутствия зооксантелла. Асимбиотические (без зооксантелла) виды хорошо отделяются от симбиотических видов (рис. 5А), поэтому профиль общих ЖК может быть использован, как маркер присутствия зооксантелла и индикатор степени обесцвечивания отдельных колоний рифообразующих кораллов. Основной вклад в это разделение внесли 16:0, 18:3n-6, 20:3n-6 и ряд C₂₂ ПНЖК, уровень которых в асимбиотических видах был ниже, чем в симбиотических видах, а также 18:1n-9, которой было больше в асимбиотических видах.

Интересные результаты были получены для нескольких репрезентативных семейств рифообразующих кораллов, когда для статистического анализа были использованы не общие кислоты, а ряд ненасыщенных ЖК. Применение ПНЖК n-6 серии (18:3n-6, 20:3n-6, 20:4n-6, 22:4n-6, 22:5n-6) и ПНЖК n-3 серии (18:4n-3, 20:4n-3, 20:5n-3, 22:5n-3, 22:6n-3) в качестве переменных для многофакторного статистического анализа привело к хорошему разделению семейств, *Dendrophylliidae*, *Faviidae* и гидрокораллов *Milleporidae*, а также к частичному разделению семейств *Acroporidae*, *Poritidae* и *Pocilloporidae*. В настоящий момент в качестве переменных для хемотаксономии рифообразующих кораллов можно рекомендовать группу из 10-ти ненасыщенных ЖК: 18:1n-9, 18:1n-7, 20:1n-9, 20:3n-6, 20:4n-6, 20:4n-3, 20:5n-3, 22:4n-6, 22:5n-3 и 22:6n-3.

Например, на рисунке 5Б видно, что все представители семейств *Acroporidae*, *Faviidae*, *Fungiidae* и *Poritidae* образовали практически неперекрывающиеся области в двумерном пространстве, образованном двумя первыми главными компонентами (ГК 1 и ГК 2). Кроме того, семейство *Poritidae* разделилось на две отдельные области, соответствующие родам *Porites* и *Goniopora*.

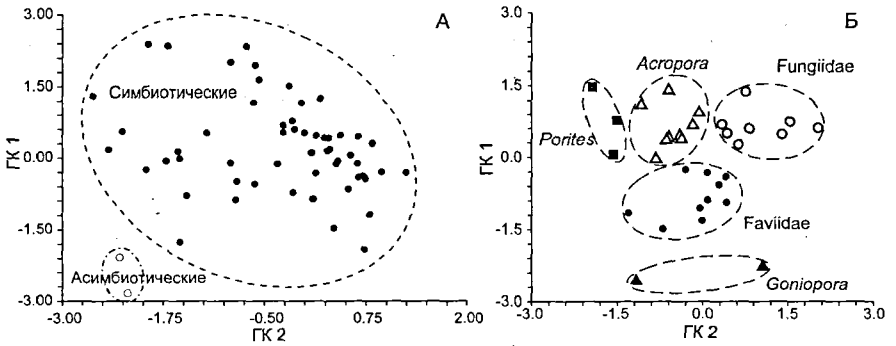


Рисунок 5. Результат анализа главных компонент при использовании в качестве переменных (А) общих ЖК и (Б) ненасыщенных ЖК из общих липидов некоторых семейств рифообразующих кораллов. Линии проведены от руки. Для рисунка Б: (•) *Faviidae*; (■) и (▲) *Poritidae*; (○) *Fungiidae*; (△) *Acroporidae*.

2.3.2 Использование ЖК в хемотаксономии мягких кораллов

Получено хорошее разделение симбиотических альционарий, асимбиотических альционарий рода *Dendronephthya*, асимбиотических горгонарий и антипатарий по составу общих ЖК. На примере разделения асимбиотических (*Dendronephthya*) и симбиотических альционарий продемонстрирован способ выделения из общей матрицы ЖК тех компонентов, которые следует использовать в качестве переменных для дальнейшего многофакторного анализа. Мы обнаружили, что разброс содержания некоторых ЖК в отдельных колониях одного вида заметно превышает разброс среднего содержания этих кислот в отдельных таксонах. Поэтому в качестве переменных для статистической хемотаксономии мягких кораллов мы предложили использовать не всю матрицу ЖК, а ее выборку, прежде всего, ряд ПНЖК и некоторые моноеновые ЖК. На основе данных по содержанию 11-ти ПНЖК продемонстрировали хорошее разделение альционарий из родов *Simularia* и *Sarcophyton*.

Для иллюстрации преимущества использования выборки ЖК (по сравнению с полной матрицей ЖК) на рисунке 6 представлено сравнение результатов анализа главных компонент для асимбиотических мягких кораллов. В одном случае как переменные были использованы общие ЖК (рис. 6А), а в другом – выборка ЖК, среднее содержание которых достоверно различалось ($P < 0.05$) между горгонариями и альционариями (рис. 6Б). Видно, что альционарии выделяются в отдельную область только при использовании выборки ЖК (рис. 6Б).

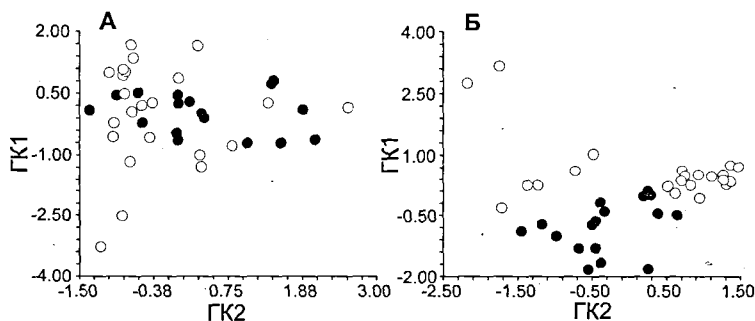


Рисунок 6. Сравнение результатов анализа главных компонент состава ЖК асимбиотических мягких кораллов при использовании разного набора переменных. (А) 21 переменная, общие ЖК; (Б) 5 переменных, ЖК, содержание которых достоверно различалось ($P < 0.05$) между горгонариями и альционариями; (○) горгонарии; (●) альционарии.

Дальнейшие исследования показали, что профиль общих ЖК мягких кораллов зависит от наличия или отсутствия зооксантелл. Результат анализа главных компонент, в котором в качестве переменных использовалось общие ЖК, демонстрирует полное разделение симбиотических и асимбиотических видов кораллов (рис. 7). Кроме того, симбиотические мягкие кораллы дополнительно разделились на две подгруппы, различающихся по уровню 16:2n-7. При этом высокий уровень 16:2n-7 (до 16.4% от суммы ЖК), как правило, сопровождался низким уровнем 18:3n-6.

Найденное нами разделение (рис. 7) определяли три группы переменных: 1) C_{20-22} ПНЖК n-3 серии и некоторые C_{16-18} ПНЖК; 2) C_{20-24} ПНЖК n-6 серии и 3) сумма насыщенных и мононенасыщенных разветвленных ЖК. Первая группа переменных объединяет ЖК, характерные для липидов зооксантелл. Очевидно, что именно

присутствие ЖК зооксантелл сильно модифицирует состав общих ЖК целой колонии коралла. Разница в содержании ПНЖК n-6 серии из второй группы переменных может быть вызвана влиянием зооксантелл на баланс ПНЖК n-6 и n-3 серий в организме-хозяине. Увеличение содержания ЖК из третьей группы переменных в асимбиотических мягких кораллах по сравнению с симбиотическими указывает на заметное увеличение количества бактерий, ассоциированных с асимбиотическими видами.

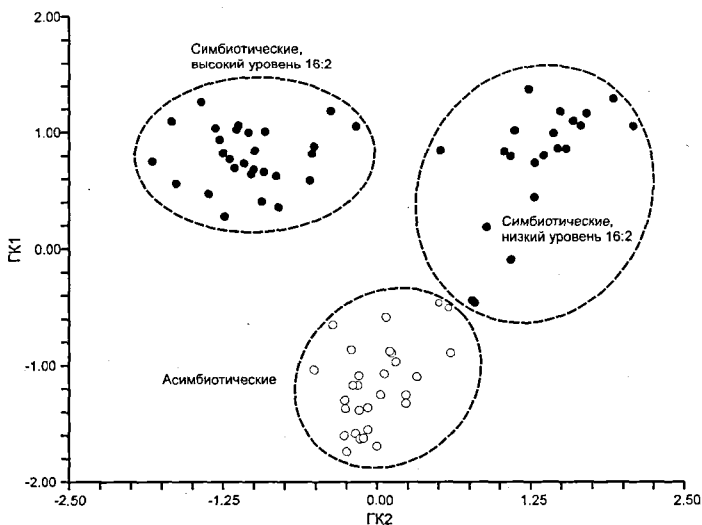


Рисунок 7. Результат анализа главных компонент (55 переменных) состава общих жирных кислот симбиотических (●) и асимбиотических (○) мягких кораллов.

Для симбиотических альционарий на примере родов *Sinularia* и *Sarcophyton* была показана возможность хемотаксономического разделения на уровне рода методом анализа главных компонент при использовании в качестве переменных выборки из 10-ти ПНЖК (рис. 8А). В этих же условиях анализа нам не удалось достичь полного разделения родов *Sarcophyton* и *Lobophytum*, что соответствует положению о том, что эти роды в таксономическом плане являются близкородственными.

Из 10-ти исследованных асимбиотических родов горгонарий только три рода (*Viminella*, *Annella* и *Siphonogorgia*) обладали достаточно ярко выраженными особенностями состава ЖК. Поскольку количество образцов каждого рода слишком мало,

ни общая матрица ЖК, ни различные выборки ЖК не дали удовлетворительной картины разделения всех исследованных родов (рис. 8Б).

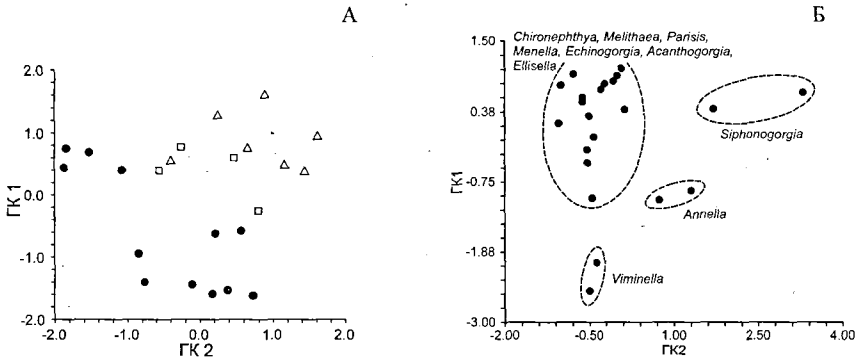


Рисунок 8. Результат анализа главных компонент (А) для трех родов мягких кораллов (●) *Simularia*, (□) *Lobophytum*, (Δ) *Sarcophyton* и (Б) 10-ти видов симбиотических горгонарий.

Таким образом, показана связь между составом ЖК и таксономическим положением рифообразующих и мягких кораллов. Разделение таксонов кораллов, имеющих одинаковый качественный и близкий количественный состав ЖК, достигается применением многофакторного статистического анализа, в котором в качестве переменных используются все ЖК или их выборка. На уровне подкласса таксономическая принадлежность является главным фактором, который определяет профиль общих ЖК в кораллах, вне зависимости от присутствия зооксантелл. На уровне отряда или семейства основные черты состава общих ЖК кораллов определяют зооксантеллы, присутствие которых изменяет пропорцию между насыщенными и ненасыщенными ЖК, а также соотношение ПНЖК п-3 и п-6 серий. Профиль ненасыщенных ЖК может рассматриваться, как маркер семейств и отдельных родов кораллов, при этом воздействие суммы внешних факторов нивелирует межвидовые различия в составе ЖК. Липидных маркеров видов не обнаружено. Мы полагаем, что различия состава ЖК исследованных семейств рифообразующих кораллов обусловлены особенностями биосинтеза ЖК в организме-хозяине и степенью аккумуляции некоторых ненасыщенных ЖК.

2.4 Состав липидов и ЖК симбионтов и организма-хозяина

Состав ЖК общих липидов и состав липидов по классам были определены для чистых зооксантелл (симбионтов) и тканей полипов (организма-хозяина) из мягкого коралла *Simularia* sp. Только содержание ЭВ, МДГ и ПЛ достоверно различалось между зооксантеллами и полипами ($P < 0.01$); достоверных различий в содержании ТГ, СЖК и СТ не было ($P > 0.05$). Общие липиды зооксантелл были обогащены полярными липидами, в то время как в тканях полипов преобладали нейтральные липиды. МДГ составляли 35% от общих липидов полипов, но практически отсутствовали в зооксантеллах.

Проведено сравнительное исследование состава ЖК общих липидов целых колоний, зооксантелл и тканей полипов 3-х групп книдарий: мягкие кораллы (2 вида), рифообразующие кораллы (7 видов) и гидрокоралл *Millepora platyphylla*. Достоверные различия в содержании ЖК между зооксантеллами внутри группы рифообразующих кораллов и между зооксантеллами из разных видов мягких кораллов практически отсутствовали. Основные различия содержания индивидуальных ЖК были найдены между тремя, упомянутыми выше, группами книдарий. Кислоты 16:2, 16:3n-4, 16:4n-1, 18:2n-7, 24:5n-6 и 24:6n-3 были характеристическими для группы мягких кораллов и практически отсутствовали в рифообразующих кораллах и *Millepora*. Зооксантеллы *Millepora* содержали значительно больше 20:0 ($F = 27.37$), 22:5n-6 ($F = 706.46$) и 22:6n-3 ($F = 52.46$), чем зооксантеллы кораллов ($P < 0.01$). Зооксантеллы рифообразующих кораллов отличались высоким содержанием 18:2n-6 ($F = 27.36$) и 18:3n-6 ($F = 35.25$) ($P < 0.01$). Уровень основной ПНЖК зооксантелл 18:4n-3 между тремя группами книдарий достоверно не различался ($F = 2.49$, $P > 0.05$).

Анализ главных компонент наглядно показывает разницу в составе ЖК зооксантелл и связь между составом ЖК зооксантелл и их хозяев (рис. 9). Точки, обозначающие зооксантеллы, «хозяев» и целые колонии, полностью разделились на три области в пространстве, образованном двумя первыми главными компонентами. Эти три области соответствовали трем таксономическим группам книдарий. Каждая область содержала точки и зооксантелл, и «хозяев», и целых колоний данной таксономической группы. Таким образом, все зооксантеллы из рифообразующих кораллов полностью отделились от зооксантелл как мягких кораллов, так и гидрокоралла *Millepora*. В то же время зооксантеллы каждой из трех таксономических групп «объединились» со своими «хозяевами» и целыми колониями.

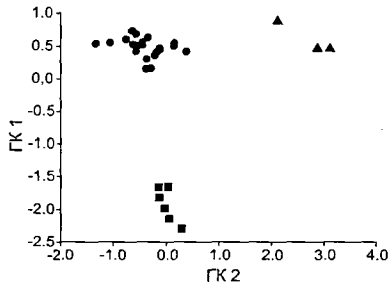


Рисунок 9. Результат анализа главных компонент состава ЖК (18 переменных) целых колоний, тканей организма-хозяина и зооксантелл 10-ти видов кишечнополостных. (■) мягкие кораллы; (▲) *Millepora*; (●) рифообразующие кораллы.

Для каждой из трех исследованных групп кишечнополостных сравнили содержание индивидуальных ЖК в зооксантеллах и тканях организма-хозяина. В таблице 2 суммированы те ЖК, содержание которых достоверно различалось ($P < 0.01$) в зооксантеллах и тканях организма-хозяина. Очень высокий уровень 18:4n-3 (до 29.5% в *P. decussata*) отмечен в ЖК эндосимбионтов из всех изученных видов. В то же время уровень 18:4n-3 в тканях полипов был достоверно ниже (0.6-1.3%). Аналогичное распределение кислот 16:3n-4 и 16:4n-1 между симбионтами и хозяином наблюдали для мягких кораллов. Значительное количество 18:3n-6 (до 8.2% в *Montipora faliose*) было обнаружено в зооксантеллах рифообразующих кораллов. Во всех зооксантеллах было много 20:5n-3 и 22:6n-3, в среднем 8.5 и 9.8% от суммы ЖК соответственно. Специфический маркер динофлагеллят 18:5n-3 (0.9-5.4% от суммы ЖК) был найден в зооксантеллах из всех видов кишечнополостных. Эта кислота практически отсутствовала в ЖК тканей организма-хозяина.

Две ПНЖК n-6 серин (20:4n-6 и 22:4n-6), характеристические для животных тканей, концентрировались в тканях полипов. Тем не менее, заметное количество 20:4n-6 и 22:4n-6 присутствовало во всех зооксантеллах. Более того, уровень 20:4n-6 в полипах и их зооксантеллах достоверно не различался в некоторых видах кораллов (прежде всего в *P. damicornis* и *P. cylindrica*). Достоверных различий в содержании 22:4n-6 и 22:5n-6 между зооксантеллами и полипами *M. platyphylla* не обнаружили (табл. 2). В зооксантеллах мягких кораллов были найдены C_{24} ПНЖК.

Таблица 2. Жирные кислоты мягких кораллов, гидрокоралла и рифообразующих кораллов, содержание которых (% от суммы, среднее \pm SD) в зооксантеллах (Z) и в тканях организма хозяина (H) достоверно различалось ($P < 0.01$). F – критерий Фишера, ns – содержание достоверно не различается ($P > 0.05$).

Жирные кислоты	Мягкие кораллы ($n = 5$)			Гидрокоралл ($n = 3$)			Рифообразующие кораллы ($n = 20$)		
	Z	H	F	Z	H	F	Z	H	F
14:0	4.5 \pm 1.8	1.7 \pm 0.4	14.15	ns	ns		ns	ns	
16:0	ns	ns		ns	ns		18.3 \pm 2.9	26.9 \pm 6.8	26.38
16:2	5.2 \pm 0.6	4.0 \pm 0.4	13.86	-	-		ns	ns	
16:3n-4	4.2 \pm 1.2	1.1 \pm 0.3	41.73	-	-		-	-	
16:4n-1	2.8 \pm 1.1	0.5 \pm 0.2	14.10	-	-		-	-	
18:0	7.4 \pm 2.4	14.4 \pm 1.3	26.23	7.7 \pm 0.9	20.1 \pm 0.7	314.19	4.0 \pm 1.4	12.1 \pm 4.8	70.90
18:1n-9	ns	ns		ns	ns		2.8 \pm 0.8	4.8 \pm 2.2	13.27
18:2n-7	0.4 \pm 0.1	3.2 \pm 1.2	49.67	-	-		-	-	
18:3n-6	ns	ns		-	-		12.2 \pm 7.4	2.9 \pm 1.4	41.33
18:4n-3	9.7 \pm 2.4	1.3 \pm 0.2	119.75	17.3 \pm 4.5	0.9 \pm 0.1	86.01	14.2 \pm 5.4	1.0 \pm 0.4	264.90
20:0	0.5 \pm 0.2	1.1 \pm 0.3	13.82	2.5 \pm 0.2	4.7 \pm 0.2	186.84	0.4 \pm 0.2	1.1 \pm 0.7	13.25
18:5	1.1 \pm 0.5	0.1 \pm 0.3	19.65	4.8 \pm 0.5	0.1 \pm 0.1	250.45	3.5 \pm 1.4	0.3 \pm 0.3	181.96
20:4n-6	ns	ns		ns	ns		4.7 \pm 2.1	11.8 \pm 3.3	65.93
20:5n-3	4.6 \pm 0.9	0.8 \pm 0.4	90.60	3.4 \pm 1.0	0.4 \pm 0.1	57.31	10.4 \pm 4.6	4.9 \pm 3.5	19.17
22:4n-6	ns	ns		ns	ns		2.9 \pm 1.5	11.4 \pm 7.3	41.48
22:6n-3	6.3 \pm 1.8	1.0 \pm 0.2	66.25	22.7 \pm 1.3	31.7 \pm 2.2	39.82	9.0 \pm 2.0	4.0 \pm 2.9	36.61
24:6n-3	0.5 \pm 0.2	1.0 \pm 0.2	12.67	-	-		-	-	

Генетический анализ рибосомальной ДНК зооксантелл из 10 видов кишечнополостных показал, что эти зооксантеллы принадлежат к клейдам D и C, что характерно для *Symbiodinium* из кораллов тихоокеанского региона. В *M. digitata* и *P. damicornis* обнаружили зооксантеллы клейда D/D1, остальные кораллы содержали зооксантеллы клейда C. Несколько филогенетических типов зооксантелл (C15, C16 и C17) присутствовали в разных колониях *P. cylindrica*. Симбиотические динофлагелляты типа C71a присутствовали и в мягком коралле *Simularia*, и в рифообразующем коралле *A. intermedia*, но имели разный состав ЖК. Корреляции между составом ЖК и филогенетическим положением исследованных зооксантелл не обнаружили.

2.5 Изменение состава липидов и ЖК при обесцвечивании кораллов

В природных условиях при повышении температуры воды и увеличении уровня ультрафиолета выше физиологического оптимума симбиотические кораллы начинают терять зооксантеллы, что приводит к обесцвечиванию колоний, повреждению или даже гибели кораллового рифа. Многие исследования показали важную роль зооксантелл в процессе обесцвечивания кораллов, при этом повышается вероятность выживания тех колоний, которые содержат резистентные к стрессу филогенетические типы зооксантелл. В то же время данные о роли организма-хозяина и динамике состава липидов при обесцвечивании кораллов очень ограничены.

Для изучения роли липидов в процессе обесцвечивания фрагменты колоний одного вида мягкого коралла *Simularia capitalis* и двух видов рифообразующих кораллов *Montipora digitata* и *Acropora intermedia* были подвергнуты температурному стрессу в экспериментальных условиях (экспозиция при температуре воды 33°C).

Обнаружено, что *A. intermedia* является термочувствительным видом и в условиях стресса теряет зооксантеллы значительно быстрее, чем *M. digitata* и *S. capitalis* (рис. 11А). Во всех трех видах кораллов экспериментально вызванная потеря зооксантелл привела к достоверному снижению уровня общих липидов (рис. 11Б). К концу эксперимента количество липидов в кораллах уменьшилось на 60-75% по сравнению с контролем.

Обнаружена видоспецифическая разница в использовании кораллами индивидуальных классов липидов при кратковременном температурном стрессе. Кораллы с различной термочувствительностью показали различную динамику относительного содержания классов липидов.

В термически резистентном виде мягкого коралла *S. capitalis* соотношение резервных и структурных классов липидов практически не менялось вплоть до потери 90–95% зооксантелл (рис. 12а). Термически резистентный вид рифообразующего коралла *M. digitata* показал аналогичный результат, хотя после потери более половины зооксантелл процентное содержание ТГ уменьшилось вдвое (рис. 12б). Термочувствительный вид рифообразующего коралла *A. intermedia* уже на ранних стадиях обесцвечивания продемонстрировал резкое уменьшение уровня структурных липидов (рис. 12в). На поздних стадиях обесцвечивания *A. intermedia* расход резервных липидов увеличился, однако практически все зооксантеллы уже были потеряны, а уровень свободных ЖК (продуктов гидролиза липидов) значительно увеличился.

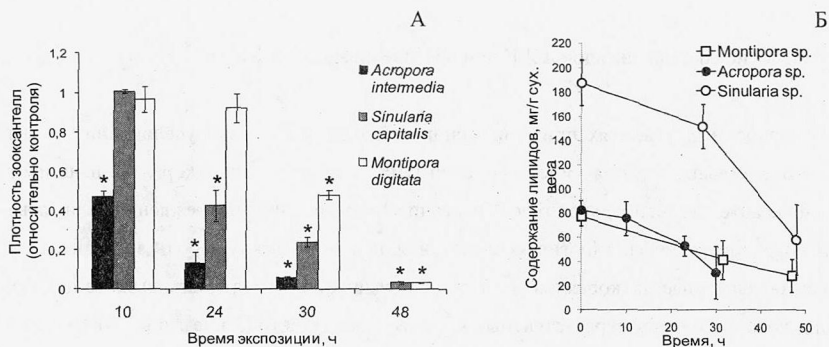


Рисунок 11. Динамика плотности симбиотических динофлагеллят (А) (относительно контроля, среднее \pm SE, $n = 4$) и изменение содержания общих липидов (Б) (мг/г сух. веса, среднее \pm SD, $n = 3$) в *Acropora intermedia*, *Sinularia capitalis* и *Montipora digitata* в условиях экспериментального температурного стресса (33°C) после 48 ч экспозиции. * - достоверное отличие от контроля ($P < 0.05$).

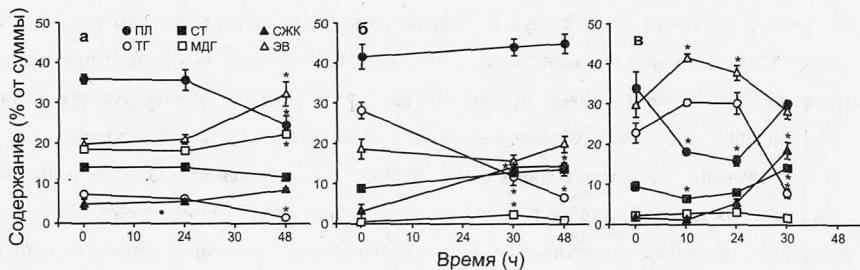


Рис. 12. Динамика относительного содержания основных классов липидов (% от суммы) общих липидов, среднее \pm SE, $n = 2-4$) во фрагментах колоний *Sinularia capitalis* (а), *Montipora digitata* (б) и *Acropora intermedia* (в) в условиях температурного стресса (33°C). * - достоверное отличие от контроля ($P < 0.05$). (●) полярные липиды, ПЛ; (■) стерины, СТ; (▲) свободные жирные кислоты, СЖК; (○) триглицериды, ТГ; (□) моноалкилдиацилглицериды, МДГ; (△) воска, ЭВ.

Таким образом, организм-хозяин играет важную роль в устойчивости целой колонии коралла к обесцвечиванию. Виды кораллов, устойчивые к обесцвечиванию, способны сохранять баланс между структурными и резервными липидами или в первую очередь расходовать резервные липиды для восполнения энергозатрат. Вероятно, в

термочувствительных видах потеря большого количества структурных липидов приводит к серьезным нарушениям функций клеточных мембран организма-хозяина и, в конечном итоге, к выходу зооксантелл из внутриклеточного пространства до того, как организм-хозяин сможет эффективно использовать резервные классы липидов для восполнения своих энергозатрат.

Данные о динамике индивидуальных ЖК указывают, что первоначальной реакцией кораллов на температурный стресс является увеличение относительного содержания ПНЖК n-6 серии (рис. 13), что можно объяснить увеличением биосинтеза этой группы ПНЖК в организме-хозяине. Благодаря этому явлению, общий уровень ПНЖК на первых стадиях обесцвечивания коралла значимо не изменялся. К концу эксперимента окисление липидов привело к достоверному снижению общего уровня ПНЖК, что сопровождалось одновременным повышением уровня насыщенных ЖК.

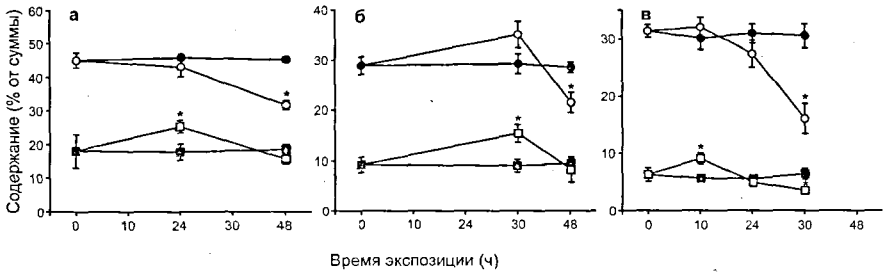


Рисунок 13. Динамика относительного содержания общих ПНЖК и C_{20-24} ПНЖК n-6 серии (% от суммы ЖК, среднее \pm SE, $n = 2-4$) во фрагментах колоний *Sinularia capitalis* (а), *Montipora digitata* (б) и *Acropora intermedia* (в) в условиях температурного стресса (33°C). * - достоверное отличие от контроля ($P < 0.05$). Контроль: (●) ПНЖК, (■) C_{20-24} ПНЖК n-6 серии; эксперимент: (○) ПНЖК, (□) C_{20-24} ПНЖК n-6 серии.

2.6 Маркерные липиды кораллов, их пищевых источников, симбионтов и ассоциированных организмов

Общие ЖК целой колонии коралла складываются из ЖК организма-хозяина, симбиотических микроводорослей (если они есть) и других ассоциирующихся организмов. Большинство членов симбиотической ассоциации коралла имеют специфический набор ЖК, которые можно использовать, как маркеры этих организмов.

2.6.1 Маркерные липиды и ЖК зооксантелл и организма-хозяина

Несколько ЖК характерны как для симбиотических динофлагеллят (зооксантелл), выделенных из колоний кораллов, так и для свободноживущих морских динофлагеллят. Процентное содержание этих ЖК в липидах зооксантелл на порядок выше, чем в липидах тканей организма-хозяина, поэтому они могут рассматриваться как маркеры зооксантелл.

Универсальным маркером зооксантелл является 18:4n-3. В зооксантеллах из рифообразующих кораллов, гидрокораллов рода *Millepora* и мягких кораллов рода *Simularia* доля 18:4n-3 составила 15, 17 и 13% от суммы ЖК соответственно. Практически вся 18:4n-3, присутствующая в колонии коралла, была сосредоточена в липидах зооксантелл. Процентное содержание 18:4n-3 в тканях полипа было в 15-20 раз ниже, чем в зооксантеллах. Общие ЖК кораллов без зооксантелл содержали до 0.5% 18:4n-3. Это показывает, что не только зооксантеллы могут быть источником 18:4n-3.

Маркером зооксантелл рифообразующих кораллов можно считать 18:3n-6, содержание которой в общих липидах чистых зооксантелл колебалось от 5 до 23% от суммы ЖК. В тканях полипов рифообразующих кораллов 18:3n-6 было заметно больше (2-4% от суммы ЖК), чем 18:4n-3. Кислота 18:3n-6 практически отсутствовала в зооксантеллах *Millepora*.

Суммарный уровень 18:4n-3 и 18:3n-6 в здоровых колониях симбиотических рифообразующих кораллов составлял от 2 до 15% от суммы общих ЖК. Таким образом, присутствие в составе общих ЖК колонии коралла более 2% суммы 18:3n-6 и 18:4n-3 можно считать критерием наличия в этом коралле зооксантелл. Суммарное количество этих маркеров можно использовать для оценки степени обесцвечивания колоний.

Кислоту 18:3n-6 можно селективно применять, как маркер зооксантелл, для тех видов мягких кораллов, колонии которых имеют высокий уровень 18:3n-6 (*Carijoa*, *Alcyonium*, *Cladiella*, *Lemnalia*, *Nephtea*, *Hicksonella*, *Heliopora* и ряд видов *Simularia*). Маркером зооксантелл мягких кораллов можно считать 16:3n-4 и 16:4n-1, содержание которых в зооксантеллах было в 7-10 раз больше, чем в тканях полипов.

Некоторые ПНЖК n-6 серин, которые концентрируются в тканях полипов, например, 20:4n-6 и 22:4n-6, были предложены как маркеры организма-хозяина в рифообразующих кораллах. Однако между полипами и зооксантеллами мягкого коралла *Simularia* sp. не было ощутимой разницы в содержании 20:4n-6, а доля 22:4n-6 была менее 1% от суммы ЖК. Уникальным маркером организма-хозяина в мягких кораллах являются ТПЖК 24:5n-6 и 24:6n-3. Кислоту 22:5n-6 предложено использовать в качестве маркера организма-хозяина в гидрокораллах рода *Millepora*.

Липидным маркером тканей организма-хозяина в мягких кораллах можно считать МДГ, который отсутствовал в липидах зооксантелл, но составлял до 35% от суммы липидов в тканях полипов.

2.6.2 Маркерные ЖК ассоциированных организмов

Кроме симбиотических микроводорослей в колониях кораллов обитает ряд ассоциированных организмов: бактерии, нитчатые водоросли, морские грибы, губки, а на поверхности колоний зачастую располагаются разнообразные представители биообрастания. Определить наличие или отсутствие некоторых ассоциантов, а также оценить их общее количество можно с помощью липидных маркеров.

Разветвленные насыщенные и ненасыщенные ЖК, кислоты с нечётным числом атомов углерода, а также 18:1n-7, считаются маркерами бактерий. Относительное содержание «бактериальных» ЖК в исследованных видах асимбиотических рифообразующих и мягких кораллов, по сравнению с симбиотическими видами, было существенно выше ($P < 0.05$). Содержание бактериальных ЖК в асимбиотических и симбиотических горгониевых кораллах (рис. 14), а также в асимбиотических альционариях рода *Dendronephthya* и симбиотических альционариях, достоверно различалось ($P < 0.05$). Поэтому мы предположили, что асимбиотические кораллы содержат больше бактерий, чем кораллы с зооксантеллами.

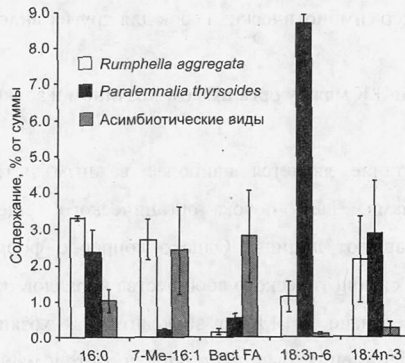


Рисунок 14. Среднее содержание характеристических ЖК (% от суммы) в симбиотических горгониях *Rumphella aggregata*, *Paralemnalia thyrsoidea* и в асимбиотических горгониях. BactFA – сумма ai-15:0, ai-16:0, i-17:0, ai-17:0, 17:0, br-18:0, ai-19:0 и 19:0.

В изученных асимбиотических кораллах средний уровень кислоты 7-Me-16:1n-10 был достоверно выше ($P < 0.01$), чем в соответствующих группах кораллов с зооксантеллами. Очевидно, что зооксантеллы не могут быть источником 7-Me-16:1n-10. Вероятно, эта кислота характеризует не бактериальное сообщество в целом, а служит биомаркером некоторой специфической группы бактерий, ассоциированной с кораллами. Зооксантеллы являются важнейшим источником органического углерода для организма-хозяина. Возможно, возрастание количества бактерий в кораллах без зооксантелл является адаптивным механизмом и компенсирует недостаток фотосинтетического углерода за счёт получения органического углерода от ассоциированных бактерий.

В азооксантельных мягких кораллах была найдена группа необычных фурановых кислот. Несколько авторов сообщили о присутствии и биосинтезе фурановых кислот в фототрофных бактериях, найденных в морских животных. Нами высказана гипотеза о временной неспецифической ассоциации азооксантельных мягких кораллов и фототрофных бактерий (или микроводорослей), которые играют в этих животных роль отсутствующих зооксантелл.

В горгонарии *Bebrice studeri* неожиданно обнаружены $C_{25-28} \Delta 5,9$ ненасыщенные СДЖК (демоспонгиевые кислоты), которые являются специфическими ЖК губок. Ранее было описано присутствие в кораллах этого рода эндосимбиотической губки. Таким образом, присутствие демоспонгиевых кислот в составе общих ЖК горгонарии *B. studeri* отражает присутствие симбиотической губки. Эти кислоты могут быть использованы, как удобный липидный маркер симбиотических губок для других видов кораллов.

2.7 Передача липидов и ЖК между организмом-хозяином и зооксантеллами

Фототрофное питание является наиболее важным источником углерода для кораллов с зооксантеллами. Часть потока органического вещества от симбионтов к организму-хозяину составляют липиды. Однако вопрос о форме и способе передачи липидов между членами симбиотического сообщества кораллов остаётся открытым. Была высказана гипотеза о передаче ПНЖК от зооксантелл к хозяину в рифообразующих кораллах. Для её подтверждения был использован метод маркерных ЖК. Причиной присутствия в тканях полипов рифообразующих кораллов *M. digitata* и *T. reniformis* небольшого количества маркерных ПНЖК зооксантелл был назван транспорт этих ПНЖК от симбионтов к организму-хозяину.

В нашей работе одновременно определен состав ЖК как зооксантелл, так и тканей полипов, выделенных из 7 видов рифообразующих кораллов, а также гидрокоралла

Millepora. Небольшое количество маркерных кислот зооксантелл присутствовало в тканях полипов всех видов изученных книдарий (рис. 15). В рифообразующих кораллах коэффициент распределения (отношение доли маркера в ЖК зооксантелл к доле этого маркера в ЖК тканей полипов) для 18:4n-3 (11.5-22.7) был заметно выше, чем для 18:3n-6 (1.1-9.8) (рис. 15А). Присутствие в тканях полипов 18:3n-6 в количестве большем, чем 18:4n-3, можно объяснить как преимущественной передачей 18:3n-6, так и биосинтезом 18:3n-6 из 18:2n-6 в тканях животного. Коэффициент распределения 18:4n-3 в *Sinularia* имел довольно высокое значение (7.0-10.2) (рис. 15Б). Коэффициент распределения маркеров 16:3n-4 и 16:4n-1, которые характерны для зооксантелл мягких кораллов, в среднем был ниже (3.8-11.0). Присутствие маркерных ЖК зооксантелл в тканях полипов исследованных нами кораллов не противоречило гипотезе о передаче этих ПНЖК от симбионтов к хозяину.

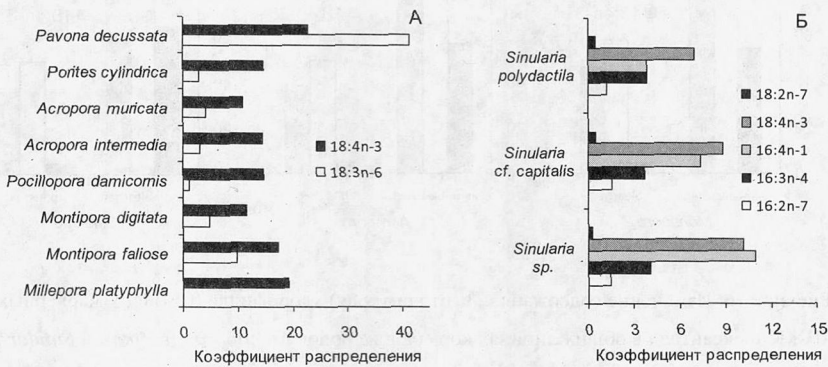


Рисунок 15. Коэффициент распределения маркерных кислот (отношение доли маркера в ЖК зооксантелл к доле этого маркера в ЖК тканей полипов): (А) 18:4n-3 и 18:3n-6 в рифообразующих кораллах, а также гидрокоралле *Millepora platyphylla*; (Б) 16:3n-4, 16:4n-1, 18:4n-3, 16:2n-7 и 18:2n-7 в мягких кораллах рода *Sinularia*.

Уровень 16:2n-7 был примерно одинаковым и в зооксантеллах, и в тканях полипов мягких кораллов; в то же время, уровень 18:2n-7, продукта элонгации 16:2n-7, был заметно выше в тканях полипов (рис. 15Б). С одной стороны, возможно, 16:2n-7 синтезируется в зооксантеллах, служит субстратом для биосинтеза 18:2n-7, 16:3n-4 и 16:4n-1; при этом часть 16:2n-7 передается в ткани полипа, где также используется для синтеза 18:2n-7. С другой стороны, 16:2n-7 может синтезироваться в тканях полипов,

передаваться в зооксантеллы и использоваться ими как субстрат для биосинтеза 18:2n-7, 16:3n-4 и 16:4n-1. Оба варианта не исключают гипотезу «обратного» транспорта 16:2n-7 и 18:2n-7 от хозяина к симбионтам.

Дополнительное подтверждение существования в липидах тканей колоний кораллов пула маркерных ПНЖК зооксантелл, который не связан с симбионтами, получено при сравнении динамики количества зооксантелл и их маркерных ПНЖК в рифообразующих (*Montipora digitata* и *Acropora intermedia*) и мягком (*Simularia capitalis*) кораллах в процессе экспериментального обесцвечивания. Мы обнаружили, что колонии кораллов, которые уже потеряли большую часть зооксантелл, всё ещё сохраняли высокий уровень маркерных ПНЖК этих зооксантелл (рис. 16).

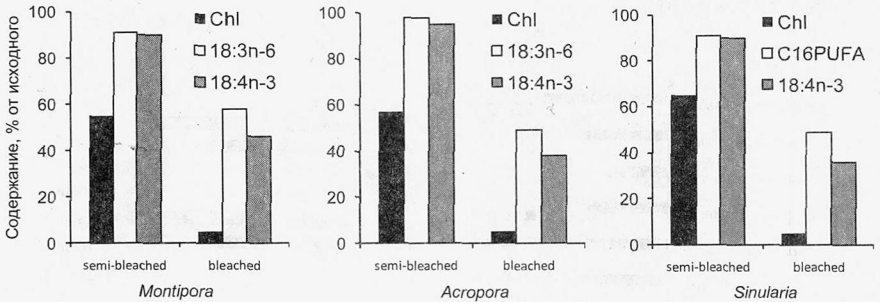


Рисунок 16. Изменение содержания (% от контроля) хлорофилла (Chl) и их маркерных ПНЖК зооксантелл в общих липидах кораллов из родов *Montipora*, *Acropora* и *Simularia* при экспериментальном обесцвечивании колоний (33°C, 2 дня). Semi-bleached – колонии, обесцвеченные наполовину, bleached – полностью обесцвеченные колонии.

Потеря около половины зооксантелл привела к понижению уровня их маркерных ПНЖК всего лишь на 10-15%. В конце эксперимента при практически полном обесцвечивании кораллов (потеря 90-95% зооксантелл) уровень 18:3n-6 составил 58 и 49% от исходного для *M. digitata* и *A. intermedia* соответственно. Уровень 18:4n-3 составил 46, 38 и 36% от исходного для *M. digitata*, *A. intermedia* и *S. capitalis* соответственно. Уровень C₁₆ ПНЖК составил 45% от исходного для *S. capitalis*. Это означает, что ещё до эксперимента по обесцвечиванию эти ПНЖК находились в тканях полипов и поэтому не были потеряны вместе с зооксантеллами. Очевидно, при отсутствии источника пополнения этих ПНЖК, их уровень в тканях полипов постепенно падает в процессе

метаболизма. Результаты нашего эксперимента по обесцвечиванию кораллов подтвердили гипотезу о передаче ПНЖК от симбионтов к хозяину, которая была высказана на основании анализа распределения маркерных ПНЖК между фракциями зооксантелл и тканей полипов.

При экспериментальном обесцвечивании кораллов обнаружена положительная корреляция между содержанием 20:4n-6 и 22:4n-6 в рифообразующих кораллах и между содержанием 20:4n-6 и 24:5n-6 в мягком коралле. В то же время в кораллах, теряющих зооксантеллы, отсутствовала корреляция между содержанием кислоты 20:4n-6 и ее биосинтетических предшественников 18:3n-6 и 18:2n-6. Если мультиферментный комплекс синтеза C₂₀₋₂₄ ПНЖК n-6 серин находится в тканях полипов и получает субстрат (18:3n-6 и 18:2n-6) преимущественно от зооксантелл, то нарушение этой передачи из-за потери зооксантелл объясняет закономерности, описанные выше. Аналогично, положительная корреляция между содержанием 16:3n-4 и 16:4n-1 и отсутствие корреляции между содержанием этих C₁₆ ПНЖК и их предшественника (16:2n-7) при обесцвечивании *S. capitalis* показывает, что 16:2n-7 может передаваться к зооксантеллам из тканей полипов.

Обзор немногочисленных работ по составу липидов зооксантелл кораллов, а также наши данные, показывают, что зооксантеллы из разных видов кораллов и других классов кишечнополостных имеют различный состав ЖК. Большинство авторов предполагает, что кораллы заселены разными видами зооксантелл, которые имеют разный видоспецифический состав ЖК. Считается, что все виды зооксантелл кораллов принадлежат к одной группе *Symbiodinium*. Общепринятая классификация зооксантелл кораллов основана на генетическом анализе 16S рибосомальной ДНК. Различают восемь филогенетических групп зооксантелл (A-H), пять из которых (A-D, F) вступают в симбиоз с кораллами. Мы не обнаружили корреляцию между филогенетическими группами зооксантелл и составом ЖК этих групп. Следовательно, принадлежность зооксантелл к разным филогенетическим группам не является главной причиной различия состава ЖК зооксантелл из разных видов кораллов. Это различие можно объяснить, если предположить, что в кораллах существует не только передача липидов от зооксантелл к полипам, но и «обратная» передача ЖК от организма-хозяина к симбионтам.

Для проверки этой гипотезы был проведен многофакторный статистический анализ состава ПНЖК образцов целых колоний, зооксантелл и тканей полипов рифообразующих и мягких кораллов, а также гидрокоралла. Целые колонии, также как и ткани полипов, разделились на три группы в соответствии со своим таксономическим положением (рис. 17). Мы ожидали, что все зооксантеллы, которые являются близкородственными

растениями, образуют отдельную область. Однако зооксантеллы также разделились на три группы в соответствии с таксономическим положением своих хозяев. При этом зооксантеллы рифообразующих кораллов полностью отделились как от зооксантелл мягких кораллов, так и от зооксантелл гидрокоралла (рис. 17). Если бы все зооксантеллы имели сходный состав ПНЖК, то они образовали бы отдельную компактную группу, вне зависимости от таксономического положения их организма-хозяина. Переменными с наибольшей факторной нагрузкой, которые внесли основной вклад в представленную картину распределения, были S_{20-22} ПНЖК п-6 серии и ТПЖК.

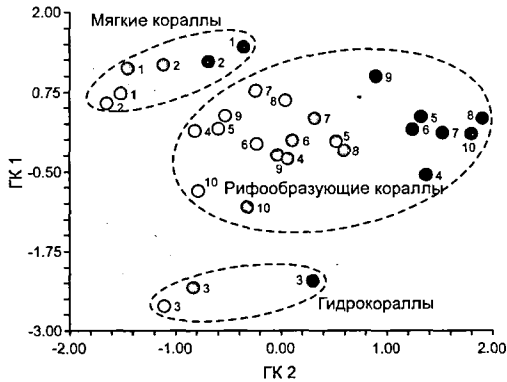


Рисунок 17. Результат анализа методом главных компонент состава ПЖК (8 переменных) для целых колоний, зооксантелл и тканей организма-хозяина 10-ти видов книдарий. 1, *Simularia cf. capitalis*; 2, *Simularia polydactyla*; 3, *Millepora platyphylla*; 4, *Montipora faliosa*; 5, *Montipora digitata*; 6, *Pocillopora damicornis*; 7, *Acropora intermedia*; 8, *Acropora muricata*; 9, *Porites cylindrica*; 10, *Pavona decussata*. Объекты: белый цвет, организм-хозяин; серый цвет, целые колонии; черный цвет, зооксантеллы.

Кислоты 20:4п-6 и 22:4п-6 считаются маркерами организма-хозяина. ТПЖК являются маркерами тканей полипов октокораллов, тогда как 22:5п-6 – маркером тканей полипов Milleporidae. Значительное количество 20:4п-6 и 22:4п-6 присутствовало во всех зооксантеллах (рис. 18). Более того, уровень 20:4п-6 в полипах и их зооксантеллах был весьма близок в некоторых видах кораллов (прежде всего в *P. damicornis* и *P. cylindrica*). Достоверных различий в уровнях 22:4п-6 и 22:5п-6 зооксантелл и полипов *M. platyphylla* не было найдено. В зооксантеллах мягких кораллов были найдены 24:5п-6 и 24:6п-3. Таким образом, разница в составе ЖК зооксантелл в значительной степени обусловлена

наличием маркерных ПНЖК животных тканей, присутствие которых в зооксантеллах может быть результатом «обратной» передачи ПНЖК от организма-хозяина к симбионтам. Эта передача модифицирует исходный профиль ЖК зооксантелл, добавляя к ним ПНЖК, специфические для определенного таксона кораллов, и может быть причиной наблюдаемой разницы в составе ЖК зооксантелл, выделенных из разных таксономических групп кораллов (рис. 17).

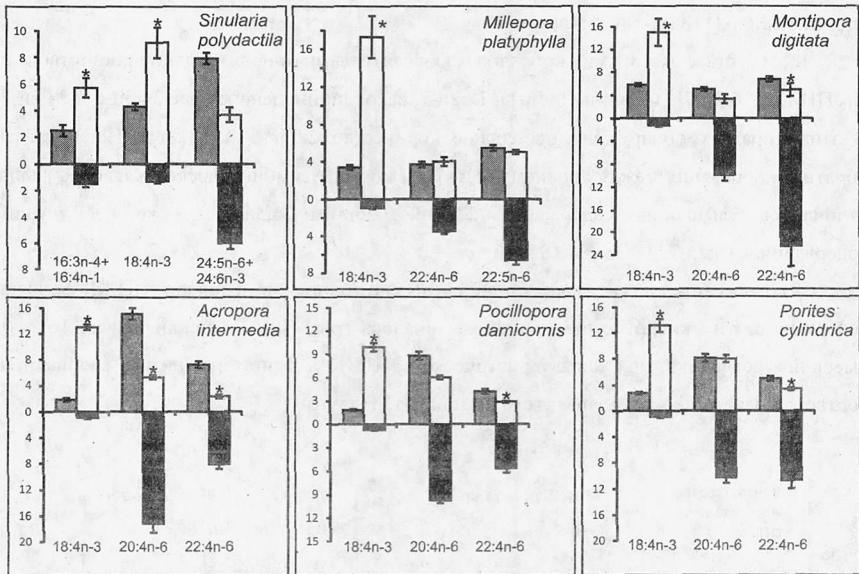


Рисунок 18. Содержание маркерных жирных кислот (% от суммы, среднее \pm SD, $n = 3$) в целых колониях кораллов и *Millepora* и распределение этих кислот между зооксантеллами и тканями организма-хозяина. Фракции: серый, целые колонии; белый, полипы; черный, зооксантеллы. * - достоверная разница ($P < 0.01$) между зооксантеллами и хозяином.

Таким образом, показано влияние природы организма-хозяина на состав ЖК его эндосимбионтов. Возможными причинами этого влияния могут быть передача ПНЖК хозяина к зооксантеллам и/или субстратное модулирование хозяином биосинтеза ПНЖК в зооксантеллах (см. раздел 2.8).

2.8 Биосинтез жирных кислот в кораллах

Общая картина распределения ненасыщенных ЖК в изученных таксонах кораллов выглядела следующим образом.

1) В составе ЖК рифообразующих кораллов с зооксантеллами был обнаружен весь набор типичных ненасыщенных C_{16-22} ЖК, и практически отсутствовала 22:5n-6; асимбиотические рифообразующие кораллы отличались высоким уровнем 22:5n-3, низким уровнем 22:6n-3, 18:3n-6 и 18:4n-3.

2) В составе ЖК мягких кораллов с зооксантеллами дополнительно присутствовали C_{16} ПНЖК (16:2n-7, 16:3n-4 и 16:4n-1), 18:2n-7, сверхдлинноцепочечные 24:5n-6 и 24:6n-3. В этих кораллах обнаружено небольшое количество 22:5n-6 и 22:5n-3. Наблюдалась обратная корреляция между уровнем 16:2n-7 и 18:3n-6. Асимбиотические мягкие кораллы отличались повышенным содержанием 22:5n-3, 22:5n-6 и 24:5n-6, а также очень низким содержанием 16:2n-7, 18:3n-6 и 18:4n-3.

3) Зооксантеллы и ткани полипов имели одинаковый набор ПНЖК, однако содержание этих кислот существенно различалось (рис. 19). За исключением 16:2n-7, высокий уровень каждой характеристической ПНЖК в одном из членов сообщества, соответствовал низкому уровню этого компонента в другом.

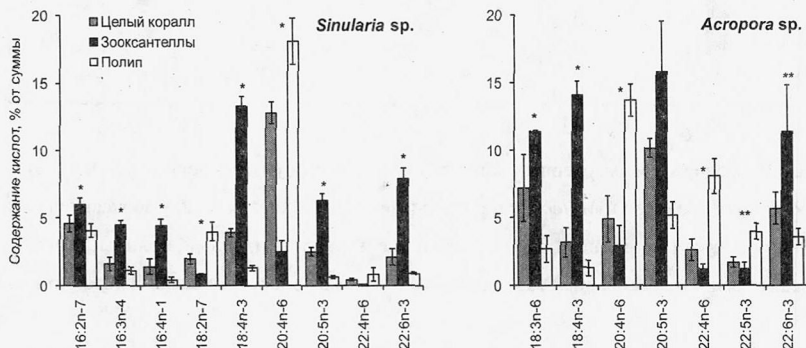
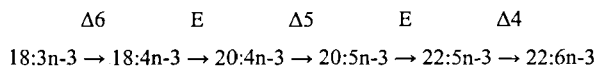
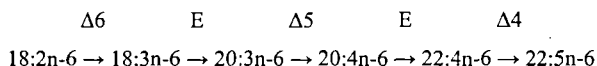


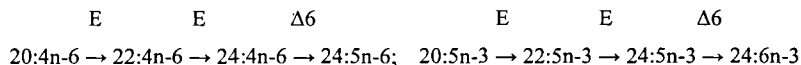
Рисунок 19. Содержание основных ПНЖК в зооксантеллах, тканях полипов и в целых колониях мягкого коралла *Simularia sp.* и рифообразующего коралла *Acropora sp.* * $P < 0.01$, ** $P < 0.05$ – достоверные различия между зооксантеллами и полипами.

Для объяснения наблюдаемых особенностей состава ЖК кораллов мы применили общие принципы биосинтеза ПНЖК, установленные ранее для животных и растений.

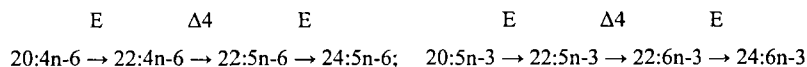
В кораллах путь биосинтеза C_{18-22} ПНЖК n-6 и n-3 серий укладывается в типичную последовательность действия соответствующих десатураз и элонгаз ($\Delta 4$, $\Delta 5$, $\Delta 6$, $\Delta 12$ и $\Delta 15$ – десатуразы; E – C_2 -элонгаза):



Рифообразующие кораллы не могут синтезировать ЖК с углеродной цепью, состоящей более чем из 22 атомов. Мягкие кораллы способны синтезировать ТПЖК n-6 и n-3 серии. Наличие ТПЖК является хемотаксономическим признаком мягких кораллов и отражает фундаментальную особенность биосинтеза ПНЖК в октокораллах по сравнению с гексакораллами. Синтез ТПЖК из C_{22} ПНЖК происходит в тканях организма-хозяина. Для клеток высших животных биосинтез ТПЖК описывается следующей схемой:



Однако в составе ЖК мягких кораллов нам не удалось обнаружить достоверное присутствие двух промежуточных соединений – $24:4n-6$ и $24:5n-3$, которые предполагает схема, представленная выше. Принимая во внимание, что в подавляющем большинстве исследованных видов мягких кораллов имелись кислоты $22:5n-6$ и $22:5n-3$, можно предположить для кораллов другую схему биосинтеза ТПЖК, с участием $\Delta 4$ десатуразы и элонгазы на двух последних стадиях:



Эта схема предусматривает на всех стадиях биосинтеза последовательное действие десатураз и элонгаз, объясняет наличие $22:5n-6$ и $22:5n-3$ и отсутствие $24:4n-6$ и $24:5n-3$ в составе ЖК мягких кораллов.

В отдельных колониях различных видов мягких кораллов мы обнаружили интересное явление: резкое (на порядок) возрастание концентрации $22:4n-6$, которое

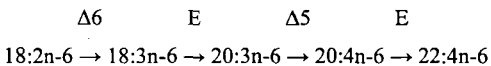
сопровождалось таким же резким снижением концентрации 24:5n-6. При этом значимых изменений в концентрациях гомологичных кислот n-3 серии, а именно, 22:5n-3 и 24:6n-3, не наблюдалось. В соответствии с вышеупомянутой схемой это явление можно объяснить ингибированием $\Delta 4$ десатуразы, которое одновременно блокирует и переход 22:4n-6 \rightarrow 22:5n-6, и переход 22:5n-3 \rightarrow 22:6n-3. Однако, в отличие от 22:5n-6, коралл легко получает 22:6n-3 из пищевых источников. Эта кислота служит субстратом для элонгазы, которая поддерживает уровень 24:6n-3. В то же время при ингибировании $\Delta 4$ десатуразы промежуточное соединение (22:4n-6) накапливается без дальнейшего превращения в конечный продукт (24:5n-6), уровень которого резко падает.

Присутствие заметного количества 22:5n-6 и чрезвычайно высокий, по сравнению с другими гексакораллами, уровень 22:6n-3 в составе ЖК гидрокоралла *Millepora* также хорошо объясняется активной работой $\Delta 4$ десатуразы, которая осуществляет переходы 22:4n-6 \rightarrow 22:5n-6 и 22:5n-3 \rightarrow 22:6n-3.

Таким образом, найденные нами хемотаксономические различия в составе ПНЖК рифообразующих кораллов, гидрокораллов *Millepora* и мягких кораллов, скорее всего, обусловлены отсутствием $\Delta 4$ десатуразы в рифообразующих кораллах, наличием этого фермента в гидрокораллах *Millepora*, и присутствием $\Delta 4$ десатуразы и $C_{22} \rightarrow C_{24}$ элонгазы в мягких кораллах.

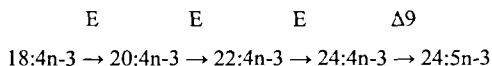
Концентрация практически всех C_{18-22} ПНЖК n-3 серии была на порядок выше в зооксантеллах, чем в тканях полипов, в которых превалировали C_{20-22} ПНЖК n-6 серии (рис. 19). Поэтому можно предположить, что биосинтез C_{18-22} ПНЖК n-3 серии преимущественно происходит в зооксантеллах, а биосинтез C_{20-22} ПНЖК n-6 серии – в тканях полипов кораллов. Это предположение хорошо согласуется с современными представлениями о различии биосинтеза ПНЖК в животных и растениях, а также данными по составу ЖК зооксантелл рифообразующих кораллов.

Можно предложить следующую схему синтеза ПНЖК n-6 серии в полипах рифообразующих кораллов:

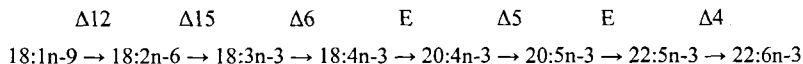


Источником исходной кислоты 18:2n-6 для полипов рифообразующих кораллов без зооксантелл могут быть липиды пищи. Источником исходных кислот в биосинтезе ПНЖК n-6 серии полипов герматипных кораллов также могут быть зооксантеллы, которые передают полипам кислоты 18:2n-6 и 18:3n-6.

Обращает на себя внимание альционария *Clavularia* sp., практически единственный из изученных видов мягких кораллов, в котором обнаружили не только 22:4n-3, но и очень редкие для кораллов ПНЖК n-3 серии: 24:4n-3 и 24:5n-3. Вероятно, пути синтеза C₂₂-C₂₄ кислот n-3 серии в *Clavularia* sp. отличаются от таковых в других видах мягких кораллов и протекают по схеме:

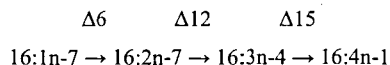


Можно предложить следующую схему синтеза ПНЖК n-3 серии в зооксантеллах рифообразующих кораллов с участием $\Delta 4$, $\Delta 5$, $\Delta 6$, $\Delta 12$ и $\Delta 15$ десатураз:



$\Delta 6$ Десатураза зооксантелл также может участвовать в синтезе 18:2n-6 \rightarrow 18:3n-6, одного из главных липидных маркеров этих симбионтов. В зооксантеллах рифообразующих кораллов присутствуют ПНЖК n-6 серии. Эти кислоты могут быть получены путем либо собственного синтеза, либо передачи от организма-хозяина.

Между мягкими и твердыми кораллами были обнаружены большие различия в составе C₁₆ ПНЖК (рис. 19). Мы полагаем, что в зооксантеллах мягких кораллов происходит синтез C₁₆ ПНЖК, который можно рассматривать, как результат действия $\Delta 6$, $\Delta 12$ и $\Delta 15$ десатураз на кислоту 16:1n-7:



Поскольку 16:2n-7 обнаружена и в симбионтах, и в тканях хозяина, не исключена вероятность, что синтез 16:2n-7 в симбиотических мягких кораллах происходит с участием полипов. Уровень 18:2n-7 в тканях полипов мягких кораллов был достоверно выше, чем в зооксантеллах (рис. 19), поэтому элонгация 16:2n-7 с образованием 18:2n-7, скорее всего, происходит преимущественно в тканях полипов мягкого коралла.

Одни виды мягких кораллов содержали заметное количество C₁₆ ПНЖК при низком уровне 18:3n-6, а другие имели относительно низкий уровень C₁₆ ПНЖК при высоком уровне 18:3n-6. Таким образом, в симбиотических мягких кораллах наблюдалась

обратная корреляция между содержанием 18:3n-6 и 16:2n-7. Весьма важно, что 18:3n-6 и 16:2n-7 синтезируются соответственно из 18:2n-6 и 16:1n-7 с помощью Δ6 десатуразы. Можно предположить, что разные виды кораллов поставляют различные субстраты (18:2n-6 или 16:1n-7) для Δ6 десатуразы, т.е. организм-хозяин модулирует (или контролирует) биосинтез ПНЖК в зооксантеллах. Это влияние организма-хозяина может быть причиной разного соотношения некоторых ПНЖК, таких как 18:3n-6 и C₁₆ ПНЖК, в зооксантеллах из разных таксономических групп кораллов.

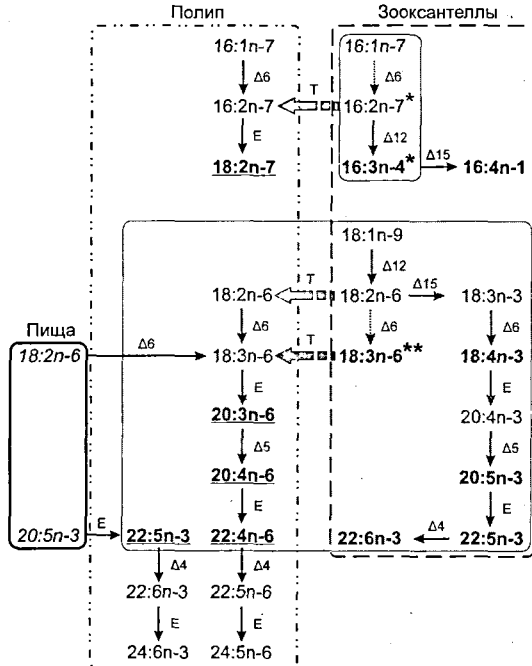


Рисунок 20. Схема биосинтеза ПНЖК в рифообразующих и мягких кораллах, а также возможного транспорта кислот между полипом и его внутриклеточными симбиотическими динофлагеллятами (зооксантеллами). Названия кислот, которые преобладают в полипе или в зооксантеллах, выделены жирным шрифтом или жирным шрифтом с подчеркиванием соответственно. Компоненты рифообразующего коралла выделены серым фоном. Δ4, Δ5, Δ6, Δ12 и Δ15 – соответствующие десатуразы; E – элонгаза; T – транспорт; * 16:2n-7 и 16:3n-4 найдены в зооксантеллах твердых кораллов в следовых количествах; ** 18:3n-6 отсутствует в некоторых видах мягких кораллов.

Липиды гидрокораллов рода *Millepora* имели очень низкий уровень 18:2n-6 и 16:1n-7, которые могут быть субстратом для $\Delta 6$ десатуразы. Как результат, в липидах зооксантелл из *Millepora* практически отсутствовали 18:3n-6 и C_{16} ПНЖК.

Все пути синтеза ПНЖК, которые обсуждались выше, можно суммировать на общей схеме вероятного биосинтеза ПНЖК в кораллах (рис. 20).

Таким образом, были найдены особенности биосинтеза ПНЖК n-6 и n-3 серии в зооксантеллах и тканях полипов, а также принципиальные отличия биосинтеза ПНЖК в рифообразующих кораллах, мягких кораллах и гидрокораллах. Можно предположить, что разный профиль ПНЖК, который был причиной обнаруженного хемотаксономического разделения отдельных родов и семейств кораллов – это результат генетически обусловленной разницы между этими таксонами в активности некоторых ферментов биосинтеза ПНЖК.

ВЫВОДЫ

1. Определён состав ЖК и основных классов липидов кораллов, составляющих около половины массовых видов прибрежных вод Вьетнама, а также зооксантелл и тканей полипов некоторых рифообразующих и мягких кораллов. Эти данные могут послужить основой для сравнительной базы по липидам кораллов Южно-Китайского моря. Кроме липидов типичных для морских кишечнорастных, в кораллах присутствовали редкие полиненасыщенные ЖК n-7 серии и длинноцепочечные фурановые кислоты, а в сингуляриях присутствовали воска – производные спирта 16:2.
2. Доля резервных липидов (триглицеридов и восков) в общих липидах кишечнополостных значительно уменьшается в ряду рифообразующие кораллы – мягкие кораллы – актинии и медузы. На уровне подкласса пропорция между классами липидов в кораллах определяется таксономической принадлежностью, а на уровне отряда или семейства – зооксантеллами, присутствие которых увеличивает уровень резервных липидов.
3. Профиль ЖК кораллов связан с их таксономическим положением, что позволяет использовать ЖК для хемотаксономии кишечнополостных с применением статистических подходов. Некоторые специфические ПНЖК являются маркерами крупных таксонов (классов и подклассов). На уровне подкласса профиль общих ЖК в кораллах определяется таксономической принадлежностью, а на уровне отряда или семейства – присутствием зооксантелл. Профиль ненасыщенных ЖК может рассматриваться как маркер семейств и отдельных родов кораллов.

4. Зооксантеллы и ткани полипов кораллов имеют специфические липидные маркеры. Кислоты 18:4n-3 и 18:5n-3 являются универсальными маркерами зооксантелл. Для большинства мягких кораллов в качестве маркера зооксантелл можно принять 16:3n-4 и 16:4n-1, для рифообразующих кораллов – 18:3n-6. Маркерами организма-хозяина для рифообразующих кораллов можно считать 20:4n-6 и 22:4n-6, для мягких кораллов – 24:5n-6 и 24:6n-3, для *Millepora* – 22:5n-6. Галактолипиды характеризуют липиды зооксантелл, а моноалкилдиацилглицерид – липиды тканей полипов.
5. Маркерные ЖК являются индикаторами присутствия в колониях кораллов ассоциированных организмов. В кораллах без зооксантелл количество ассоциированных бактерий больше, чем в симбиотических видах. В асимбиотических мягких кораллах предполагается присутствие фототрофных бактерий, которые могут выполнять в этих животных функции зооксантелл. Демоспонгиевые кислоты являются маркерами присутствия губок в колониях кораллов.
6. Подтверждена гипотеза о передаче ПНЖК от зооксантелл к полипам кораллов. Предложена общая схема основных путей биосинтеза ПНЖК в кораллах и передачи ПНЖК от симбионтов к организму-хозяину. Найдены принципиальные отличия биосинтеза ПНЖК в рифообразующих кораллах, мягких кораллах и гидрокораллах.
7. Принадлежность зооксантелл к разным филогенетическим группам не является причиной различия состава ЖК зооксантелл из разных таксонов кораллов. Постулируются две причины дифференциации состава ЖК зооксантелл: существование «обратной» передачи липидов от организма-хозяина к зооксантеллам и субстратное модулирование хозяином биосинтеза ПНЖК в зооксантеллах.
8. Устойчивость кораллов к обесцвечиванию зависит не только от филогенетического типа зооксантелл, но и от организма-хозяина, что связано с различной стратегией использования хозяином структурных и резервных классов липидов для восполнения энергетических затрат колонии коралла в условиях температурного стресса.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Imbs A.B., Maliotin A.N., Luu H.V., Pham L.Q. Study of fatty acid composition of 17 coral species of Vietnam // J. Sci. Technol. 2005. Vol. 43, № 6A. P. 84-91.
2. Luu H.V., Doan P.L., Pham L.Q., Imbs A.B. Fatty acids as chemotaxonomy of Vietnamese coral // J. Sci. Technol. 2005. Vol. 43, № 6A. P. 92-100.
3. Imbs A.B., Demina O.A., Demidkova D.A. Lipid class and fatty acid composition of the boreal soft coral *Gersemia rubiformis* // Lipids. 2006. Vol. 41, № 7. P. 721-725.
4. Имбс А.Б., Лю Х.В., Фам Л.К. Внутри- и межвидовая изменчивость состава жирных кислот мягких кораллов // Биол. моря. 2007. Т. 33, № 1. С. 70-73.
5. Imbs A.B., Latyshev N.A., Zhukova N.V., Dautova T.N. Comparison of fatty acid compositions of azooxanthellate *Dendronephthya* and zooxanthellate soft coral species // Comp. Biochem. Physiol. 2007. Vol. 148B, № 3. P. 314-321.
6. Imbs A.B., Demidkova D.A., Latypov Y.Y., Pham L.Q. Application of fatty acids for chemotaxonomy of reef-building corals // Lipids. 2007. Vol. 42, № 11. P. 1035-1046.
7. Luu N.V., Pham Q.L., Imbs A.B. Lipid and fatty acid composition of coral *Lobophytum* sp. of Khanh Hoa Vietnam // J. Sci. Technol. 2007. Vol. 45, № 1B. P. 210-215.
8. Pham L.Q., Imbs A.B., Matthaus B. GC-MS the powerful analytical techniques on studying of lipid and fatty acids from natural resource // J. Sci. Technol. 2007. Vol. 45, № 1B. P. 216-225.
9. Luu N.V., Pham L.Q., Imbs A.B. Structure of monoalkyldiacylglycerol from marine soft coral *Lobophytum* sp. in Khanh Hoa Vietnam // J. Sci. Technol. 2007. Vol. 45, № 1B. P. 248-251.
10. Pham L.Q., Imbs A.B., Tong P.H.S. Study on biodiversity of fatty acid composition in coral reef of Vietnam // J. Sci. Technol. 2007. Vol. 45, № 1B. P. 282-291.
11. Имбс А.Б., Лю Х.В., Фам Л.К. Липиды мягкого коралла *Simularia* sp. // Хим. прир. соед., 2007. № 5. С. 502-503. (Imbs A.B., Luu H.V., Pham L.Q. Lipids of soft coral *Simularia* species // Chem. Nat. Comp. 2007. Vol. 43, № 5. P. 610-611).
12. Имбс А.Б., Даутова Т.Н. Использование липидов для хемотасономии восьмилучевых кораллов (Cnidaria: Alcyonaria) // Биол. моря. 2008. Т. 34, № 3, С. 205-209.
13. Luu H.V., Pham L.Q., Imbs A.B. The structure of unusual fatty acids and very-long-chain teracosapolyenoic acids (TPAs) from marine corals // J. Chem. 2008. Vol. 46, № 5A. P. 337-341.
14. Pham L.Q., Luu H.V., Imbs A.B. Seasonal changes in the content and composition of lipids and biodiversity in the reef-building corals // J. Chem. 2008. Vol. 46, № 5A. P. 332-336.

15. Pham L.Q., Luu H.V., Imbs A.B., Dautova T.N. Lipid and fatty acids of Vietnamese coral reefs – Biochemical diversity. Hanoi: Science and Technology Publishing House, 2008. 250 с.
16. Imbs A.B., Demidkova D.A., Dautova T.N., Latyshev N.A. Fatty acid biomarkers of symbionts and unusual inhibition of tetracosapolyenoic acid biosynthesis in corals (Octocorallia) // *Lipids*. 2009. Vol. 44, № 11. P. 325-335.
17. Имбс А.Б., Фам Л.К. Фурановые кислоты в горгониевых кораллах // *Хим. прир. соед.* 2009. Т. 45, № 6. С. 749-750. (Imbs A.B., Pham L.Q. Furan acids in gorgonaria corals // *Chem. Nat. Comp.* 2009. Vol. 45, № 6. P. 898-899.)
18. Imbs A.B., Yakovleva I.M., Pham L.Q. Distribution of lipids and fatty acids in the zooxanthellae and host of the soft coral *Simularia* sp. // *Fish. Sci.* 2010. Vol. 76, № 2. P. 375-380.
19. Imbs, A.B., Latyshev, N.A., Dautova, T.N., Latypov Y.Y. Distribution of lipids and fatty acids in corals by their taxonomic position and presence of zooxanthellae // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2010. Vol. 409. P. 65-75.
20. Имбс А.Б., Яковлева И.М., Латышев Н.А., Л. К. Фам. Биосинтез полиненасыщенных жирных кислот в зооксантеллах и полипах кораллов // *Биол. моря.* 2010. Т. 36, № 6. С. 445-450.
21. Nguyen S.V., Pham L.Q., Chu T.Q., Le T.T., Luu H.V., Imbs A.B. Effects of temperature increase on lipid content and fatty acid composition of some coral species of Vietnam during the coral bleaching // *J. Sci. Technol.* 2010. Vol. 48, N4A. P. 334-339.
22. Pham L.Q., Nguyen S.V., Trinh H.T.T., P. Doan L., Pham Q.M., Imbs A.B. Lipid content and fatty acid composition in pure fractions of symbiotic zooxanthellae and coral polyps of some coral species of Vietnam // *J. Sci. Technol.* 2010. Vol. 48, N4A. P. 105-112.
23. Имбс А.Б. Простагландины и оксипирины кораллов // *Биол. моря.* 2011. Т. 37, № 6. С. 317-326.
24. Imbs A.B., Latyshev N.A. Fatty acid composition as an indicator of possible sources of nutrition for soft corals of the genus *Simularia* (Alcyoniidae) // *J. Mar. Biol. Ass. UK*. Published online: 06 October 2011, DOI:10.1017/s0025315411001226.
25. Imbs A.B., Yakovleva I.M. Dynamics of lipid and fatty acid composition of shallow-water corals under thermal stress: an experimental approach // *Coral Reefs*. 2012. Vol. 31. P. 41-53.
26. Pham L.Q., Imbs A.B. Lipids, fatty acids and oxylipins of corals. Hanoi: Science and Technology Publishing House. 2012. 350 pp.

27. Imbs A.B. Investigation of fatty acids and other lipids of corals // German-Russian Workshop "Future visions". ANDEEP-SYSTCO (SYSTEM COupling) in the South Atlantic Ocean on the Functional Biodiversity and Ecology of Abyssal Key Species with Focus on the Isopoda (Crustacea: Malacostraca). Vladivostok, 24-30 September 2007: Program & Abstracts. Vladivostok, 2007. P. 8-9.
28. Imbs A.B. Review of biochemistry of coral lipids with updated information of a new study in Vietnam // Proceedings of the National Scientific Conference "Bieng Dong – 2007". Nha Trang, 12-14 September 2007. Nha TRang: Publishing House for Science and Technology, 2007. P. 131-140.
29. Imbs A.B., Latyshev N.A., Latypov Y.Y., Yakovleva I.M., Dautova T.N., Pham Q.L. Fatty acids and lipids of Vietnamese corals: significance for chemotaxonomy and symbiont-host lipid exchange // International workshop on marine living resources of Vietnam. Hanoi, May, 2010, P. 56-72.
30. Long P.Q., Dang L.T.P., Guziy A.G., Burtseva Y.Y., Slinkina N.N., Kurilenko V.V., Latypov Y.Y., Imbs A.B., Chernyshov A.V. Russia-Vietnam collaboration for biochemical studies of marine biodiversity of Vietnam shelf for 10 years // International workshop on marine living resources of Vietnam. Hanoi, May, 2010, P. 8-16.

Андрей Борисович ИМБС

ЛИПИДЫ И ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ КОРАЛЛОВ ВЬЕТНАМА:
СОСТАВ, ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ,
ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ БИОСИНТЕЗА
И ПЕРЕДАЧИ МЕЖДУ СИМБИОНТАМИ
И ОРГАНИЗМОМ–ХОЗЯИНОМ

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Подписано к печати 02.08.2012. Формат 60х90/16.
Печать офсетная. Усл. п. л. 2,88. Уч.-изд. л. 2,52.
Тираж 100 экз. Заказ 84

Отпечатано в типографии ФГУП Издательство «Дальнаука» ДВО РАН
690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7