

## ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1

doi: 10.17223/19988591/48/7

**М.Ю. Баркина, Л.А. Помазёнок, Н.С. Чопенко,  
П.В. Веланский, Э.Я. Костецкий, Н.М. Санина**

*Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток, Россия*

### **Влияние скорости тепловой акклимации на жирнокислотный состав и фазовые переходы гликолипидов *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug)**

Работа выполнена при поддержке Министерства науки  
и высшего образования РФ (госзадание 6.5736.2017/6.7).

Проведено исследование способности *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) реорганизовывать липидный матрикс мембран при различных скоростях прогрева морской воды. Водоросли собраны в заливе Петра Великого Японского моря зимой при 4°C и акклимировали к летней температуре (20°C) со скоростью 16 или 2°C/сут. Состав жирных кислот и тепловые переходы кристалл – жидкий кристалл основных полярных липидов *S. japonica* (моноголактозилдиацилглицерола (МГДГ), дигалактозилдиацилглицерола (ДГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицерола (СХДГ)) анализировали с помощью ГЖХ, ВЭЖХ-МС и дифференциальной сканирующей калориметрии соответственно. Показано, что тепловая акклимация вызывала в общих параметрах ЖК состава (индекс ненасыщенности, соотношения *n*-3/*n*-6 полиненасыщенные жирные кислоты и ненасыщенные/насыщенные жирные кислоты) гликолипидов *S. japonica* изменения, противоположные акклиматизационному тренду при смене сезона от зимы к лету (в МГДГ) или частично совпадающие с ним (в ДГДГ и СХДГ). Быстрая акклимация индуцировала реакцию, более соответствующую концепции гомеовязкостной адаптации, чем медленная. Термограммы тепловых переходов гликолипидов акклимированных водорослей свидетельствовали об усилении фазового разделения гликолипидов, что, вероятно, направлено на подгонку профилей их термограмм к таковым летних образцов путем перераспределения в составе молекулярных форм гликолипидов *S. japonica*. Полученные результаты свидетельствуют об отсутствии эффективного адаптационного механизма у *S. japonica* к прогреву морской воды при исследованных скоростях тепловой акклимации.

---

**Сокращения:** ВЭЖХ – высокоэффективная жидкостная хроматография; ГЖХ – газожидкостная хроматография; ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерол; ДСК – дифференциальная сканирующая калориметрия; ЖК – жирные кислоты; ИН – индекс ненасыщенности; МГДГ – моноголактозилдиацилглицерол; МНЖК – мононенасыщенные ЖК; МЭЖК – метиловые эфиры ЖК; НЖК – насыщенные ЖК; ПНЖК – полиненасыщенные ЖК; СХДГ – сульфохиновозилдиацилглицерол;  $T_{max}$  – температура максимума теплопоглощения фазовых переходов липидов; ТСХ – тонкослойная хроматография.

**Ключевые слова:** ламинария; тепловая акклимация; липиды мембран; жирные кислоты; полиненасыщенные жирные кислоты; молекулярные виды; калориметрические переходы.

## Введение

Бурая водоросль сахарина японская (*Saccharina japonica* = *Laminaria japonica*) – ценный промысловый и наиболее широко культивируемый вид морских водорослей [1], рост и развитие которых в первую очередь определяется температурным фактором среды обитания [2]. Поэтому исследования молекулярных механизмов термоадаптации сахарины японской актуальны, так как имеют не только важное теоретическое значение для понимания потенциальной способности водоросли к выживанию в условиях глобального потепления климата [3] и динамики функционирования морских экосистем в целом [4], но и большое практическое значение для рационального разведения марикультуры.

Известно, что в последние десятилетия средние температуры воды в Мировом океане повышаются [3]. Для роста *S. japonica* наиболее благоприятны температуры от 8 до 15°C, тогда как температуры выше 18°C летом и ниже 4°C зимой предельны для развития жизненно важных процессов. Так, при температурах выше 18°C начинают разрушаться слоевища [5]. Замечено, что повышение средних температур морской воды в южном ареале обитания *S. japonica* – бухте Мацусима (северная Япония) с 24,5°C летом 2005 г. до 25,1°C в 2007 г. вызывало резкое снижение биомассы, более позднее появление спорофитов, ранний рост и разрушение талломов данной водоросли, что привело к смене места обитания данной популяции [6].

Последние прогнозы свидетельствуют о том, что тепловые волны в будущем будут более экстремальными и частыми [3, 7]. Следовательно, в условиях усиления вариабельности температуры окружающей среды особо важное значение приобретает скорость адаптационных изменений [8]. Однако до настоящего времени эффект скорости температурной акклимации на эктотермные организмы мало изучен.

В современной литературе имеется информация о биологических особенностях морских макроводорослей, оптимальной температуре для вегетации и спороношения отдельных видов. Однако накопление знаний о морских макроводорослях происходит значительно медленнее по сравнению с темпами исследований микроводорослей, что отчасти связано с медленным ростом макроводорослей. В результате наблюдается значительное отставание в решении этой актуальной социально и экономически важной научной проблемы [9]. Особенно слабое внимание уделяется физико-химическим изменениям мембранных липидов, лежащих в основе температурной адаптации данной группы эктотермных организмов.

Ключевым молекулярным механизмом термоадаптации эктотермных организмов, в том числе всех групп растений, является перераспределение в

составе жирных кислот (ЖК) мембранных липидов. Эти компенсаторные изменения направлены на поддержание оптимального для функционирования жидкокристаллического состояния липидного матрикса мембран. Поэтому феномен получил название гомеовязкостной адаптации [10].

В фотосинтезирующих клетках растений среди мембранных липидов преобладают гликолипиды, которые обеспечивают оптимальное функционирование фотосистем, влияя на конформацию белков фотосинтетических белковых комплексов и, таким образом, участвуя в регуляции работы фотосинтетического аппарата. Так, мутант десатуразы омега-6 жирных кислот в *Arabidopsis thaliana* может снижать уровни полиненасыщенных жирных кислот в галактолипидах хлоропластов и замедлять скорость восстановления комплекса фотосистемы II (ФС II) при низкой температуре [11]. Накапливается информация об участии липидов в механизмах защиты фотосинтетического аппарата при стрессах. Однако их роль на настоящее время остаётся слабоизученной [12–13].

Предыдущие исследования состава ЖК и термотропного поведения основных полярных липидов морских макрофитов (макроводорослей и трав) Японского моря показали, что при акклиматизации от зимы к лету наблюдается повышение насыщенности ЖК во всех полярных липидах, однако температуры максимумов теплопоглощения ( $T_{\max}$ ) тепловых переходов гликолипидов моногалактозилдиацилглицерола (МГДГ), дигалактозилдиацилглицерола (ДГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицерола (СХДГ), образующих липидный матрикс тилакоидных мембран хлоропластов, не повышались, в отличие от  $T_{\max}$  полярных липидов экстрапластидных мембран (фосфатидилхолина, фосфатидилэтаноламина и 1,2-диацилглицеро-*N,N,N*-триметилгомосерина) [14]. Такое неадекватное с точки зрения классического представления о гомеовязкостной адаптации поведение, возможно, связано с ролью гликолипидов в регуляции работы фотосистем [12]. Однако необходимо дальнейшее изучение физико-химических изменений основных полярных липидов фотосинтетических мембран в зависимости от скорости повышения температуры окружающей среды морских макрофитов для более ясного представления об их адаптационных возможностях в условиях глобального потепления климата.

В связи с этим цель работы – исследование адаптационных изменений в гликоглицеролипидах как главных мембранных липидах морской макроводоросли *S. japonica* при различных скоростях тепловой акклимации от зимней температуры (4°C) к летней (20°C).

## Материалы и методики исследования

**Сбор растительного материала и постановка эксперимента.** Талломы сахарины японской *S. japonica* (J.E. Areschoug) (Phaeophyceae) собраны в заливе Петра Великого Японского моря в феврале при температуре воды

4°C на глубине 1,5–3 м (43° с. ш., 131° в. д.). Собранные водоросли (по 500 г сырой массы) прогревали в автоматическом режиме до 20°C со скоростью 16°C/сут (быстрая акклимация) и 2°C/сут (медленная акклимация) в термостатируемых аквариумах с морской водой (объем – 100 л). Освещенность – 40 мкЕ/(м² с) при фотопериоде 12 ч свет : 12 ч темнота. Также для выделения липидов использовали талломы водорослей, собранные в феврале и августе при температуре воды 4 и 20°C соответственно. Водоросли тщательно очищали от эпифитов и мелких беспозвоночных и затем помещали в кипящую воду на 2 мин для инактивации липолитических ферментов. Эксперимент проведён в трёх повторностях.

**Экстракция и выделение липидов.** Экстракт общих липидов получали по методу Блайя и Дайера [15]. Индивидуальные гликолипиды выделяли с помощью колоночной хроматографии на силикагеле при последовательном элюировании системой растворителей хлороформ / ацетон (1:1, об/об), ацетоном и смесью ацетон / бензол / уксусная кислота / вода (200:30:3:10, об/об) [14]. Дополнительную очистку гликолипидов проводили с помощью препаративной одномерной ТСХ на силикагеле последовательно в системах хлороформ / ацетон (1:1, об/об) и ацетон / бензол / вода (91:30:6, об/об). Чистоту липидов проверяли с помощью двумерной ТСХ на силикагеле [16]. Процедуру выделения индивидуальных липидов повторяли трижды.

**Анализ ЖК состава.** Анализ состава ЖК хроматографически чистых липидных препаратов проводили с помощью газожидкостной хроматографии (ГЖХ), как описано ранее [14]. Этерификацию липидов выполняли с помощью системы ацетилхлорид / метанол (1:10, об/об) при 95°C в течение 1 ч. Метилвые эфиры ЖК (МЭЖК) экстрагировали *n*-гексаном и очищали на ТСХ. Анализ МЭЖК проводили на газо-жидкостном хроматографе Agilent 6890 («Agilent», США) с пламенно-ионизационным детектором, в капиллярной колонке HP Innnowax (30 м × 0,25 мм). В качестве газа-носителя использовали гелий (He). Колонку термостатировали при 200°C. Идентификацию МЭЖК проводили по времени удерживания на основании расчёта эквивалентной длины цепи [17] и путём сравнения с известными стандартами. Процентное содержание каждой ЖК рассчитывали по методу Кэррола [18]. Индекс ненасыщенности (ИН) рассчитывали по формуле:  $ИН = \sum P_i e_i$ , где  $P_i$  – содержание *i*-й ЖК (%),  $e_i$  – число двойных связей в *i*-й ЖК.

**Анализ состава молекулярных видов гликолипидов.** Аналитическое разделение молекулярных видов индивидуальных липидов проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на хроматографе Shimadzu-LC20 («Shimadzu», Япония) с масс-спектрометрическим детектором LCMS-2010EV и электроспрей-ионизацией. Колонку Ascentis C18 (25 см × 2,1 мм, размер частиц силикагеля 5 µm) («Supelco», США), термостатировали при 45°C [19]. Разделение проводили в непрерывном потоке растворителей (5 mM водный раствор ацетата аммония / метанол / изопропанол) при скорости потока 0,3 мл/мин со следующими интервалами

постоянного состава элюента: 0 мин – 6:92:2, 30 мин – 6:79:15, 35–38 мин – 6:69:25, об/об для МГДГ, ДГДГ и СХДГ. Детекцию МГДГ, ДГДГ проводили в режиме положительных ионов, а СХДГ – в режиме отрицательных ионов. Содержание анализов рассчитывали по площади хроматографических пиков их квазимолекулярных ионов.

**Калориметрия.** Термотропное поведение хроматографически чистых липидов исследовали методом дифференциальной сканирующей калориметрии (ДСК) [14]. Образцы липидов, растворённые в хлороформе, помещали в стандартные алюминиевые контейнеры, высушивали под вакуумом до постоянной массы (около 10 мг), запаковывали и помещали в измерительную ячейку дифференциального сканирующего калориметра ДСМ-2М (Россия). Образцы нагревали со скоростью 16 °С/мин в интервале от –135 до 80°С при чувствительности 5 мВ. За температуру теплового перехода липида принимали температуру, при которой наблюдалось максимальное теплопоглощение ( $T_{\max}$ ). Диапазон температур калибровали по реперным образцам нафталина, ртути и индия.

**Статистический анализ.** Данные представлены в виде средних арифметических значений с доверительным интервалом,  $n=9$ . Статистическую значимость отличий анализировали с использованием  $t$ -критерия Стьюдента ( $p \leq 0,05$ ).

## Результаты исследования и обсуждение

Мембранные липиды обеспечивают первичный контакт растительных клеток с окружающей средой, являются биосенсорами адаптационных процессов при изменении температурных условий и обеспечивают оптимальное для жизни жидкокристаллическое состояние биологических мембран [10]. Таким образом, изменение температуры морской воды для *S. japonica* в первую очередь вызовет адаптационный эффект в главных мембранных липидах, таковыми являются фотосинтетические гликолипиды.

Для сравнения адаптационных изменений в липидном матриксе фотосинтетических мембран сахарины японской при быстрой (16°С/сут) и медленной (2°С/сут) тепловой акклимации выделяли гликолипиды МГДГ, ДГДГ и СХДГ из водоросли, собранной при 4°С зимой и акклимированной к летней температуре (20°С). В тилакоидных мембранах растений они составляют около 50, 25 и 12% соответственно [12]. Результаты анализа ЖК состава гликолипидов представлены в табл. 1–3. Для оценки эффективности перераспределения ЖК остатков при тепловой акклимации исследовали калориметрические переходы кристалл – жидкий кристалл гликолипидов (рис. 1). Для более детальной интерпретации тепловых переходов также провели анализ состава молекулярных видов гликолипидов (табл. 4–6). Для сравнительной оценки эффективности адаптационных перестроек в липидах *S. japonica* в зависимости от скорости тепловой акклимации исследован

ЖК состав и термотропное поведение гликолипидов *S. japonica*, собранной в летний и зимний периоды (см. табл. 1–4, рис. 1).

Таблица 1 [Table 1]

**ЖК состав МГДГ *Saccharina japonica* в зависимости от скорости акклимации (% от суммы ЖК)**  
**[FA composition of MGDG of *Saccharina japonica* depending on the rate of thermal acclimation (% of total FAs)]**

ЖК [FAs]	Зима [Winter]	Быстрая аккли- мация [Rapid acclimation], 16°C/ day	Медленная акклимация [Slow ac- climation], 2°C/day	Лето [Summer]
14:0	6,8 ± 0,3 <sup>a</sup>	4,8 ± 0,2 <sup>b</sup>	3,1 ± 0,1 <sup>c</sup>	5,0 ± 0,2 <sup>b</sup>
16:0	4,9 ± 0,2 <sup>a</sup>	3,9 ± 0,2 <sup>b</sup>	3,0 ± 0,2 <sup>c</sup>	5,5 ± 0,1 <sup>d</sup>
16:1 <i>n</i> -7	0,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	0,5 ± 0,3 <sup>a</sup>	0,6 ± 0,1 <sup>a</sup>	4,0 ± 0,3 <sup>b</sup>
18:1 <i>n</i> -9	4,3 ± 0,5 <sup>a</sup>	4,5 ± 0,1 <sup>a</sup>	4,1 ± 0,3 <sup>a</sup>	9,7 ± 0,2 <sup>b</sup>
18:2 <i>n</i> -6	4,6 ± 0,1 <sup>a</sup>	4,1 ± 0,4 <sup>a</sup>	3,1 ± 0,4 <sup>b</sup>	11,2 ± 0,5 <sup>c</sup>
18:3 <i>n</i> -6	1,0 ± 0,3 <sup>a</sup>	1,2 ± 0,2 <sup>a</sup>	1,2 ± 0,1 <sup>a</sup>	8,1 ± 0,1 <sup>b</sup>
18:3 <i>n</i> -3	6,4 ± 0,1 <sup>a</sup>	4,6 ± 0,3 <sup>b</sup>	3,8 ± 0,2 <sup>c</sup>	8,8 ± 0,5 <sup>d</sup>
18:4 <i>n</i> -3	63,5 ± 0,7 <sup>a</sup>	60,9 ± 0,3 <sup>b</sup>	60,2 ± 0,4 <sup>b</sup>	20,4 ± 0,3 <sup>c</sup>
20:4 <i>n</i> -6	0,4 ± 0,2 <sup>a</sup>	1,0 ± 0,1 <sup>b</sup>	1,7 ± 0,2 <sup>c</sup>	10,0 ± 0,2 <sup>d</sup>
20:5 <i>n</i> -3	6,1 ± 0,3 <sup>a</sup>	13,1 ± 0,4 <sup>b</sup>	18,3 ± 0,1 <sup>c</sup>	16,0 ± 0,2 <sup>d</sup>
НЖК [SFA]	12,0 ± 0,2 <sup>a</sup>	9,0 ± 0,2 <sup>b</sup>	6,4 ± 0,2 <sup>c</sup>	11,1 ± 0,1 <sup>d</sup>
МНЖК [MUFA]	4,7 ± 0,3 <sup>a</sup>	5,1 ± 0,2 <sup>a</sup>	4,6 ± 0,3 <sup>a</sup>	13,7 ± 0,3 <sup>b</sup>
ПНЖК [PUFA]	83,3 ± 0,3 <sup>a</sup>	85,9 ± 0,3 <sup>b</sup>	89,0 ± 0,2 <sup>c</sup>	75,2 ± 0,2 <sup>d</sup>
<i>n</i> -3 ПНЖК [ <i>n</i> -3 PUFA]	76,7 ± 0,4 <sup>a</sup>	79,1 ± 0,2 <sup>b</sup>	82,2 ± 0,2 <sup>c</sup>	46,0 ± 0,3 <sup>d</sup>
<i>n</i> -6 ПНЖК [ <i>n</i> -6 PUFA]	5,9 ± 0,2 <sup>a</sup>	6,3 ± 0,3 <sup>a</sup>	6,0 ± 0,2 <sup>a</sup>	29,2 ± 0,2 <sup>b</sup>
<i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 ПНЖК [ <i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 PUFA]	13,1 ± 0,3 <sup>a</sup>	12,5 ± 0,2 <sup>b</sup>	13,6 ± 0,2 <sup>a</sup>	1,6 ± 0,3 <sup>c</sup>
ИН [UI]	324,1 ± 0,2 <sup>a</sup>	345,4 ± 0,3 <sup>b</sup>	364,3 ± 0,3 <sup>c</sup>	287,4 ± 0,4 <sup>d</sup>
Ненасыщ. / насыщ. [UFA/SFA]	7,3 ± 0,3 <sup>a</sup>	10,2 ± 0,2 <sup>b</sup>	14,7 ± 0,1 <sup>c</sup>	8,0 ± 0,2 <sup>d</sup>

*Примечание.* Здесь и в табл. 2, 3 ЖК, процентное содержание которых во всех четырёх экспериментальных группах ниже 3%, в таблице не представлены, но учтены при расчетах общих параметров. НЖК, МНЖК, ПНЖК – суммы насыщенных, мононенасыщенных, полиненасыщенных ЖК соответственно; ИН – индекс ненасыщенности; ненасыщ. / насыщ. – соотношение между суммами ненасыщенных и насыщенных ЖК. Представлены средние значения ± доверительный интервал, *n*=9. Надстрочные латинские буквы обозначают статистическую значимость различий средних значений при *p* ≤ 0,05 по содержанию каждой ЖК.

[Note. FAs with content lower than 3% in four experimental groups are excluded but considered in calculations of total parameters. SFA, MUFA and PUFA are sums of saturated, monounsaturated and polyunsaturated FAs, respectively; UI is unsaturation index; UFA/SFA is the ratio between the sums of unsaturated and saturated FAs. Mean values ± confidence interval, *n* = 9, are given. Superscript Latin letters denote the statistical significance of differences in mean values for *p* ≤ 0.05 in the content of each FA].

Результаты, полученные при исследовании гликолипидов *S. japonica*, собранной в летний и зимний периоды, согласуются с ранее опубликованными данными [14]. В настоящей работе мы использовали эти результаты для оценки эффективности акклимационных изменений.

**ЖК состав гликолипидов *S. japonica*.** Основной липид фотосинтетических (тилакоидных) мембран МГДГ является небислойным благодаря высокой ненасыщенности своего ЖК состава [20]. Так, содержание полиненасыщенных ЖК (ПНЖК) в данном липиде сахараины японской составляло 75–88% (см. табл. 1). Это способствует естественной деформации мембран и обеспечивает формирование кривизны тилакоидных мембран, необходимой для включения многочисленных мембранных белков [21]. Полиненасыщенные ЖК остатки, обладающие значительной структурной гибкостью, позволяют липидам приспосабливаться к различным формам белков в существующих мембранных комплексах и стабилизировать их [10].

Показано, что и быстрая, и особенно медленная тепловая акклимация приводила к повышению ИН МГДГ *S. japonica* в отличие от эффекта смены сезона от зимы к лету [14] (см. табл. 1). При этом повышение ИН сопровождалось увеличением вклада ненасыщенных ЖК: соотношение ненасыщенные / насыщенные ЖК возрастало в 1,4 и 2 раза при быстрой и медленной акклимации соответственно, тогда как сезонная акклиматизация мало влияла на этот параметр. Наоборот, эффект тепловой акклимации как на соотношение  $n-3/n-6$  ПНЖК, так и на большинство отдельных ЖК (16:1  $n-7$ , 18:1  $n-9$ , 18:2  $n-6$ , 18:3  $n-6$ , доминирующей 18:4  $n-3$  и 20:4  $n-6$ ) оказался незначительным в отличие от влияния смены сезона. Отмеченное ранее значительное снижение соотношения  $n-3/n-6$  ПНЖК от зимы к лету, т.е. увеличение вклада  $n-6$  ПНЖК в наиболее физиологически активный период [14], вероятно, связано с тем, что эти ПНЖК являются предшественниками более сильных медиаторов по сравнению с  $n-3$  производными [22–23]. Уровень остальных ЖК снижался с уменьшением скорости тепловой акклимации, но при смене сезона мало изменялся за исключением 20:5  $n-3$ , процентное содержание которой последовательно увеличивалось при понижении скорости тепловой акклимации и достигало уровня в летний период, т.е. акклимационные и акклиматизационные эффекты совпадали.

Несмотря на то, что МГДГ является предшественником в биосинтезе ДГДГ [24], суммарные параметры (ИН, ненасыщенные / насыщенные ЖК и  $n-3/n-6$  ПНЖК) ЖК состава ДГДГ, в отличие от МГДГ, изменялись при тепловой акклимации зигзагообразно: значительно снижались при быстрой акклимации, что совпадало с направлением изменений при смене сезона от зимы к лету, а затем возрастали и даже превосходили исходный уровень (ИН, ненасыщенные / насыщенные ЖК) при медленной акклимации (см. табл. 2). Также, в отличие от МГДГ, в акклимационных изменениях ЖК состава ДГДГ участвовало большинство ЖК. Так, содержание обеих мажорных ЖК (18:4  $n-3$  и 20:5  $n-3$ ) изменялось в результате акклимации и акклиматизации в том же направлении, что и суммарные показатели, а уровень остальных ЖК (14:0, 16:0, 18:1  $n-9$  и 18:2  $n-6$ ), наоборот, повышался при быстрой акклимации, что, тем не менее, совпадало с акклиматизационным трендом для этих ЖК, а затем снижался при медленной акклимации. В процессе аккли-



мации не принимали участия две минорные ЖК (16:1 *n*-7 и 18:0), содержание которых, однако, резко возрастало в летний период, и  $\alpha$ -линоленовая кислота 18:3 *n*-3, уровень которой мало изменялся как при акклимации, так и при акклиматизации сахарины японской.

Таблица 2 [Table 2]

**ЖК состав ДГДГ *Saccharina japonica* в зависимости  
от скорости акклимации (% от суммы ЖК)  
[FA composition of DGDG of *Saccharina japonica* depend-  
ing on the rate of thermal acclimation (% of the total FAs)]**

ЖК [FAs]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid ac- climation], 16°C/day	Медленная акклимация [Slow acclimation], 2°C/day	Лето [Summer]
14:0	6,1 ± 0,2 <sup>a</sup>	8,3 ± 0,5 <sup>b</sup>	2,9 ± 0,1 <sup>c</sup>	9,8 ± 0,3 <sup>d</sup>
16:0	5,4 ± 0,3 <sup>a</sup>	11,1 ± 0,2 <sup>b</sup>	4,9 ± 0,2 <sup>a</sup>	17,4 ± 0,4 <sup>c</sup>
18:0	0,4 ± 0,1 <sup>a</sup>	1,1 ± 0,2 <sup>b</sup>	0,9 ± 0,3 <sup>b</sup>	22,3 ± 0,2 <sup>c</sup>
16:1 <i>n</i> -7	0,6 ± 0,2 <sup>a</sup>	1,0 ± 0,3 <sup>a</sup>	0,7 ± 0,1 <sup>a</sup>	3,6 ± 0,1 <sup>b</sup>
18:1 <i>n</i> -9	1,8 ± 0,1 <sup>a</sup>	5,5 ± 0,4 <sup>b</sup>	2,9 ± 0,3 <sup>c</sup>	15,3 ± 0,5 <sup>d</sup>
18:2 <i>n</i> -6	2,2 ± 0,4 <sup>a</sup>	4,3 ± 0,2 <sup>b</sup>	2,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	11,9 ± 0,2 <sup>c</sup>
18:3 <i>n</i> -3	6,8 ± 0,1 <sup>a</sup>	6,5 ± 0,3 <sup>a</sup>	5,2 ± 0,4 <sup>b</sup>	5,7 ± 0,3 <sup>b</sup>
18:4 <i>n</i> -3	41,3 ± 0,5 <sup>a</sup>	33,5 ± 0,4 <sup>b</sup>	39,4 ± 0,2 <sup>c</sup>	3,5 ± 0,3 <sup>d</sup>
20:5 <i>n</i> -3	33,3 ± 0,2 <sup>a</sup>	24,1 ± 0,2 <sup>b</sup>	35,6 ± 0,6 <sup>c</sup>	3,7 ± 0,1 <sup>d</sup>
НЖК [SFA]	12,2 ± 0,2 <sup>a</sup>	20,8 ± 0,3 <sup>b</sup>	8,6 ± 0,2 <sup>c</sup>	30,8 ± 0,3 <sup>d</sup>
МНЖК [MUFA]	2,4 ± 0,1 <sup>a</sup>	8,0 ± 0,2 <sup>b</sup>	4,2 ± 0,2 <sup>c</sup>	40,3 ± 0,4 <sup>d</sup>
ПНЖК [PUFA]	85,4 ± 0,3 <sup>a</sup>	71,2 ± 0,3 <sup>b</sup>	87,2 ± 0,3 <sup>c</sup>	28,9 ± 0,3 <sup>d</sup>
<i>n</i> -3 ПНЖК [ <i>n</i> -3 PUFA]	81,4 ± 0,2 <sup>a</sup>	64,0 ± 0,3 <sup>b</sup>	80,3 ± 0,5 <sup>c</sup>	12,8 ± 0,2 <sup>d</sup>
<i>n</i> -6 ПНЖК [ <i>n</i> -6 PUFA]	3,4 ± 0,3 <sup>a</sup>	5,8 ± 0,2 <sup>b</sup>	5,5 ± 0,3 <sup>b</sup>	16,1 ± 0,1 <sup>c</sup>
<i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 ПНЖК [ <i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 PUFA]	24,0 ± 0,3 <sup>a</sup>	11,1 ± 0,3 <sup>b</sup>	14,5 ± 0,3 <sup>c</sup>	0,8 ± 0,2 <sup>d</sup>
ИН [UI]	363,4 ± 0,2 <sup>a</sup>	295,7 ± 0,4 <sup>b</sup>	372,2 ± 0,3 <sup>c</sup>	128,4 ± 0,3 <sup>d</sup>
Ненасыщ. / насыщ. [UFA/SFA]	7,2 ± 0,2 <sup>a</sup>	3,8 ± 0,3 <sup>b</sup>	10,6 ± 0,2 <sup>c</sup>	2,2 ± 0,2 <sup>d</sup>

Изменения в ЖК составе СХДГ, который является самым насыщенным гликолипидом, оказались подобными таковым в ДГДГ (см. табл. 3): также наблюдался зигзагообразный характер акклимационных изменений суммарных параметров (ИН и ненасыщенные / насыщенные ЖК), но в более сглаженном виде за счет того, что их значения снижались при обеих скоростях акклимации относительно уровня в зимний период. Этому тренду соответствовали изменения в содержании мажорных ПНЖК 18:3 *n*-3, 18:4 *n*-3 и 20:5 *n*-3, тогда как уровень доминирующей насыщенной ЖК (НЖК) 16:0 изменялся противоположным образом. Соотношение *n*-3/*n*-6 ПНЖК также изменялось зигзагообразно, но его величина немного возрастала при быстрой акклимации, а при медленной практически возвращалась к значению в зимний период. В целом акклимационные и акклиматизационные из-



менения всех трех параметров происходили в одном направлении, характеризующемся снижением их уровней относительно зимних значений. Также необходимо отметить, что для медленной акклимации характерен эффект повышения ИН и соотношения ненасыщенные / насыщенные ЖК по сравнению с уровнем этих параметров у всех трёх фотосинтетических гликолипидов *S. japonica*, акклимированной сравнительно быстро.

Таблица 3 [Table 3]

**ЖК состав СХДГ *Saccharina japonica* в зависимости  
от скорости акклимации (% от суммы ЖК)  
[FA composition of SQDG of *Saccharina japonica* depending  
on the rate of thermal acclimation (% of the total FAs)]**

ЖК [FAs]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid ac- climation], 16 °C/ day	Медленная акклимация [Slow ac- climation], 2 °C/day	Лето [Summer]
14:0	2,5 ± 0,1 <sup>a</sup>	3,3 ± 0,2 <sup>b</sup>	2,2 ± 0,5 <sup>a</sup>	3,8 ± 0,4 <sup>b</sup>
16:0	25,5 ± 0,3 <sup>a</sup>	37,1 ± 0,1 <sup>b</sup>	34,1 ± 0,2 <sup>c</sup>	47,3 ± 0,1 <sup>d</sup>
18:0	0,6 ± 0,3 <sup>a</sup>	1,0 ± 0,3 <sup>a</sup>	1,2 ± 0,4 <sup>a</sup>	4,5 ± 0,3 <sup>b</sup>
16:1 <i>n</i> -7	0,2 ± 0,1 <sup>a</sup>	0,3 ± 0,2 <sup>a</sup>	0,2 ± 0,1 <sup>a</sup>	3,8 ± 0,4 <sup>b</sup>
18:1 <i>n</i> -9	15,7 ± 0,5 <sup>a</sup>	20,8 ± 0,1 <sup>b</sup>	18,1 ± 0,3 <sup>c</sup>	22,9 ± 0,1 <sup>d</sup>
18:2 <i>n</i> -6	4,9 ± 0,1 <sup>a</sup>	2,7 ± 0,2 <sup>b</sup>	3,4 ± 0,2 <sup>c</sup>	8,1 ± 0,3 <sup>d</sup>
18:3 <i>n</i> -3	21,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	10,2 ± 0,4 <sup>b</sup>	13,0 ± 0,4 <sup>c</sup>	3,1 ± 0,2 <sup>d</sup>
18:4 <i>n</i> -3	13,3 ± 0,3 <sup>a</sup>	12,1 ± 0,2 <sup>b</sup>	13,1 ± 0,5 <sup>a</sup>	0,9 ± 0,1 <sup>c</sup>
20:5 <i>n</i> -3	12,8 ± 0,4 <sup>a</sup>	9,8 ± 0,3 <sup>b</sup>	11,8 ± 0,3 <sup>c</sup>	1,5 ± 0,2 <sup>d</sup>
НЖК [SFA]	28,6 ± 0,3 <sup>a</sup>	41,5 ± 0,2 <sup>b</sup>	37,1 ± 0,3 <sup>c</sup>	54,9 ± 0,2 <sup>d</sup>
МНЖК [MUFA]	16,4 ± 0,3 <sup>a</sup>	22,1 ± 0,1 <sup>b</sup>	19,5 ± 0,2 <sup>c</sup>	27,4 ± 0,3 <sup>d</sup>
ПНЖК [PUFA]	55,0 ± 0,4 <sup>a</sup>	36,4 ± 0,3 <sup>b</sup>	43,4 ± 0,3 <sup>c</sup>	17,7 ± 0,2 <sup>d</sup>
<i>n</i> -3 ПНЖК [ <i>n</i> -3 PUFA]	47,6 ± 0,2 <sup>a</sup>	32,1 ± 0,3 <sup>b</sup>	37,9 ± 0,4 <sup>c</sup>	5,5 ± 0,2 <sup>d</sup>
<i>n</i> -6 ПНЖК [ <i>n</i> -6 PUFA]	6,5 ± 0,1 <sup>a</sup>	3,6 ± 0,2 <sup>b</sup>	4,9 ± 0,2 <sup>c</sup>	12,1 ± 0,3 <sup>d</sup>
<i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 ПНЖК [ <i>n</i> -3/ <i>n</i> -6 PUFA]	7,3 ± 0,2 <sup>a</sup>	8,9 ± 0,3 <sup>b</sup>	7,7 ± 0,3 <sup>a</sup>	0,5 ± 0,2 <sup>d</sup>
ИН [UI]	213,9 ± 0,5 <sup>a</sup>	158,5 ± 0,2 <sup>b</sup>	182,1 ± 0,3 <sup>c</sup>	79,5 ± 0,2 <sup>d</sup>
Ненасыщ./насыщ. [UFA/SFA]	2,5 ± 0,3 <sup>a</sup>	1,4 ± 0,2 <sup>b</sup>	1,7 ± 0,2 <sup>b</sup>	0,8 ± 0,3 <sup>c</sup>

В целом ГЖХ анализ показал, что изменения в ЖК составе (ИН, соотношения *n*-3/*n*-6 ПНЖК и ненасыщенные / насыщенные ЖК) МГДГ быстро и особенно медленно акклимированной *S. japonica* противоположны тенденциям, которые наблюдались при смене сезона от зимы к лету. Направление акклимационных изменений в ЖК составе ДГДГ и СХДГ частично совпадало с акклиматизационным трендом. При этом быстрая акклимация вызывала более адекватный ответ, чем медленная. Вероятно, при быстрой акклимации срабатывают стрессовые механизмы адаптации, которые становятся неэффективными или менее эффективными при понижении скорости акклимации. Так как МГДГ является основным липидом *S. japonica*, на

долю которого приходится примерно 50% от суммы гликолипидов [25], то полученные результаты свидетельствуют об очень ограниченной способности *S. japonica* перестраивать ЖК состав липидного матрикса тилакоидных мембран при исследованных скоростях тепловой акклимации.

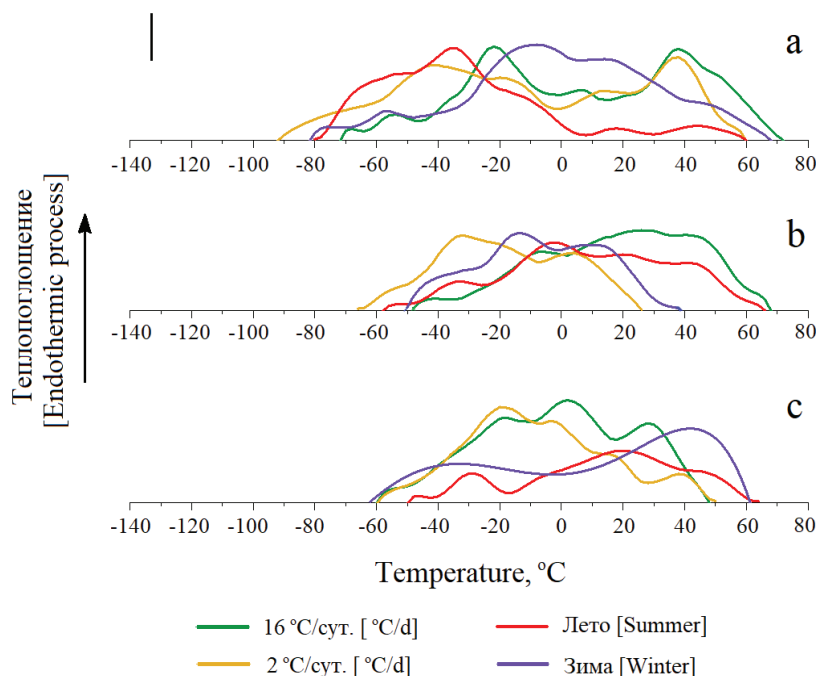
**Термотропное поведение и молекулярные виды гликолипидов *S. japonica*.** Эффективность адаптивных перегруппировок в составе ЖК остатков гликолипидов *S. japonica* при тепловой акклимации оценивали по калориметрическому переходу из кристаллического состояния в оптимальное для функционирования мембран жидкокристаллическое состояние (см. рис. 1).

Исследование ДСК переходов МГДГ сахарины японской подтвердило ранее полученный результат [14] о неадекватном поведении этого гликолипида при смене сезона от зимы к лету с точки зрения классического представления о гомеовязкостной адаптации [10]:  $T_{\max}$  смещалась с  $-10^{\circ}\text{C}$  в более низкотемпературную область (до  $-34^{\circ}\text{C}$ ), несмотря на снижение ИН. При этом в области высоких температур дополнительные пики при  $20$  и  $44^{\circ}\text{C}$  оставались, но их интенсивность резко снижалась (см. рис. 1, а). Более детальный анализ ЖК состава, а именно анализ молекулярных видов (см. табл. 4) показал, что при тепловой акклиматизации происходило увеличение уровня наиболее ненасыщенных форм: мононенасыщенные ЖК (МНЖК) / ПНЖК, а также основных форм ПНЖК / ПНЖК, тогда как содержание более насыщенной формы НЖК / ПНЖК падало почти в 4 раза. Снижению  $T_{\max}$  также могло способствовать уменьшение соотношения  $n-3/n-6$  ПНЖК, то есть увеличение доли  $n-6$  ПНЖК в летний период, которые способствует большему понижению  $T_{\max}$ , чем более ненасыщенные  $n-3$  ПНЖК [26].

При быстрой тепловой акклимации содержание НЖК / ПНЖК снижалось мягче (в 1,4 раза), что, вероятно, способствовало усилению фазового разделения липида, характеризовавшегося наличием двух главных пиков, примерно одинаковых по интенсивности: низкотемпературного пика при  $-22^{\circ}\text{C}$  и высокотемпературного пика при  $38^{\circ}\text{C}$ . Снижение скорости акклимации в 8 раз привело к сдвигу  $T_{\max}$  низкотемпературного пика до  $-46^{\circ}\text{C}$ , т.е. к его лучшей подгонке к основному пику ДСК перехода летнего образца, чему способствовало увеличение ИН и соотношения ненасыщенные / насыщенные ЖК (см. табл. 1).

Известно, что МГДГ, являясь основным по содержанию липидом тилакоидных мембран, играет решающую роль в структурной гибкости макроансамблей светособирающего комплекса II (ССКII), ФСII и ФСI, цит.  $b_6/f$  и  $\text{CF}_0\text{CF}_1$ -АТФазы в хлоропластах [12, 19]. В связи с этим важно отметить, что расположение значительной части термограммы зимнего образца МГДГ *S. japonica* при температурах выше  $4^{\circ}\text{C}$  свидетельствует о присутствии большой доли липида в кристаллическом состоянии в зимнее время, тогда как калориметрический переход летнего образца МГДГ, практически полностью осуществляющийся в области ниже  $20^{\circ}\text{C}$ , указывает на жидкокристаллическое состояние преобладающей части этого липида в летнее

время. Таким образом, более вязкое состояние основного липида тилакоидных мембран в зимнее время может способствовать более низкой активности фотосинтетических комплексов. Летом, наоборот, активность может возрастать благодаря более подвижному состоянию тилакоидных мембран. Поддержание жидкокристаллического состояния липидного матрикса тилакоидных мембран особенно важно для эффективной замены повреждённых белков реакционного центра ФСII, главным образом D1. Такая замена протекает путем диссоциации ФСII на два мономера путём их латеральной диффузии [27–28]. Так как МГДГ находится в зоне контакта мономеров ФСII, то повышенная вязкость этого гликолипида может замедлять данный процесс и тем самым быть причиной низкотемпературного ингибирования фотосинтеза в зимний период.



**Рис. 1.** Типичные ДСК термограммы гликолипидов МГДГ (а), ДГДГ (б), СХДГ (с) *Saccharina japonica* в зависимости от скорости тепловой акклимации (16 и 2 °C/сут) и от сезона (лето и зима). Вертикальная линия – 1 мВт. Скорость сканирования – 16 °C/мин. Вес образца – 10 мг. Каждый образец сканировали минимум 3 раза [Fig. 1. Typical DSC thermograms of glycolipids MGDG (a), DGDG (b), SQDG (c) of *Saccharina japonica* depending on the rate of thermal acclimation (16 and 2 °C/d) and season (summer and winter). The vertical bar - 1 mW. Scanning rate is 16 °C/min. Sample weight is 10 mg. Each sample was scanned at least 3 times]

Таблица 4 [Table 4]

**Состав молекулярных видов МГДГ *Saccharina japonica* при прогреве морской воды**  
**(% от суммы молекулярных видов)**  
**[Molecular species composition of MGDG of *Saccharina japonica* when heating seawater**  
**(% of the total molecular species)]**

Молекулярные виды [Molecular species]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid ac- climation], 16°C/day	Медленная акклимация [Slow acclimation], 2°C/day	Лето [Summer]
14:0/18:1	5,8 ± 0,2 <sup>a</sup>	6,6 ± 0,1 <sup>b</sup>	7,5 ± 0,7 <sup>c</sup>	6,0 ± 0,1 <sup>a</sup>
16:0/18:1	3,4 ± 0,1 <sup>a</sup>	4,1 ± 0,3 <sup>b</sup>	3,4 ± 0,3 <sup>a</sup>	5,3 ± 0,2 <sup>c</sup>
14:0/18:2	6,8 ± 0,3 <sup>a</sup>	6,5 ± 0,5 <sup>a</sup>	4,8 ± 0,5 <sup>b</sup>	1,6 ± 0,1 <sup>c</sup>
16:0/18:2	3,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	4,3 ± 0,3 <sup>b</sup>	4,2 ± 0,1 <sup>b</sup>	2,3 ± 0,4 <sup>c</sup>
14:0/18:3	5,3 ± 0,2 <sup>a</sup>	3,6 ± 0,1 <sup>b</sup>	1,9 ± 0,3 <sup>c</sup>	0,3 ± 0,3 <sup>d</sup>
16:0/18:3	3,3 ± 0,4 <sup>a</sup>	2,4 ± 0,2 <sup>b</sup>	1,7 ± 0,2 <sup>c</sup>	0,8 ± 0,1 <sup>d</sup>
14:0/18:4	3,7 ± 0,1 <sup>a</sup>	0,7 ± 0,2 <sup>b</sup>	0,8 ± 0,1 <sup>b</sup>	0,2 ± 0,1 <sup>c</sup>
16:0/18:4	3,4 ± 0,3 <sup>a</sup>	1,1 ± 0,3 <sup>b</sup>	1,2 ± 0,2 <sup>b</sup>	0,9 ± 0,2 <sup>b</sup>
18:2/20:5	1,2 ± 0,1 <sup>a</sup>	1,2 ± 0,1 <sup>a</sup>	2,3 ± 0,2 <sup>b</sup>	4,7 ± 0,3 <sup>c</sup>
18:3/18:4	7,3 ± 0,6 <sup>a</sup>	7,4 ± 0,3 <sup>a</sup>	5,9 ± 0,3 <sup>b</sup>	4,4 ± 0,4 <sup>c</sup>
18:4/18:4	31,2 ± 0,2 <sup>a</sup>	21,1 ± 0,2 <sup>b</sup>	19,2 ± 0,1 <sup>c</sup>	7,4 ± 0,3 <sup>d</sup>
18:4/20:4	1,0 ± 0,1 <sup>a</sup>	2,0 ± 0,2 <sup>b</sup>	2,6 ± 0,3 <sup>c</sup>	9,7 ± 0,2 <sup>a</sup>
18:4/20:5	10,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	14,7 ± 0,4 <sup>b</sup>	14,6 ± 0,2 <sup>b</sup>	12,5 ± 0,1 <sup>c</sup>
НЖК/НЖК [SFA/SFA]	—	—	0,2 ± 0,1 <sup>a</sup>	0,1 ± 0,1 <sup>a</sup>
НЖК/МНЖК [SFA/MUFA]	9,6 ± 0,3 <sup>a</sup>	11,8 ± 0,2 <sup>b</sup>	12,4 ± 0,2 <sup>c</sup>	12,6 ± 0,3 <sup>c</sup>
НЖК/ПНЖК [SFA/PUFA]	26,4 ± 0,2 <sup>a</sup>	19,7 ± 0,3 <sup>b</sup>	15,7 ± 0,2 <sup>c</sup>	7,2 ± 0,2 <sup>d</sup>
МНЖК/МНЖК [MUFA/MUFA]	0,3 ± 0,1 <sup>a</sup>	0,4 ± 0,3 <sup>a</sup>	0,9 ± 0,1 <sup>b</sup>	1,4 ± 0,1 <sup>c</sup>
МНЖК/ПНЖК [MUFA/PUFA]	2,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	3,2 ± 0,1 <sup>b</sup>	5,0 ± 0,3 <sup>c</sup>	11,1 ± 0,3 <sup>d</sup>
ПНЖК/ПНЖК [PUFA/PUFA]	61,2 ± 0,4 <sup>a</sup>	64,9 ± 0,2 <sup>b</sup>	65,8 ± 0,2 <sup>c</sup>	67,6 ± 0,3 <sup>d</sup>

*Примечание.* Молекулярные виды, процентное содержание которых во всех четырёх экспериментальных группах ниже 3%, в таблице не представлены, но учтены при расчетах общих параметров. НЖК, МНЖК, ПНЖК – насыщенные, мононенасыщенные, полиненасыщенные ЖК соответственно. «—» – не обнаружено; сл. – следовые количества (содержание ниже 0,1%). Представлены средние значения ± доверительный интервал, n=9. Надстрочные латинские буквы обозначают статистическую значимость различий средних значений при  $p \leq 0,05$  по содержанию каждого молекулярного вида / формы.

[Note. Molecular species with content lower than 3% in four experimental groups are excluded but considered in calculations of total parameters. SFA, MUFA and PUFA are saturated, monounsaturated and polyunsaturated FAs, respectively. «—» is not detected; tr. is traces (content less than 0.1%). Mean values ± confidence interval, n = 9, are given. Superscript Latin letters denote the statistical significance of differences in mean values for  $p \leq 0.05$  in the content of each molecular species/form].

Так как при обеих скоростях акклимации наблюдался интенсивный пик калориметрического перехода в области 40°C, то выбранное время прогрева мор-

ской воды оказалось недостаточным для достижения наиболее функционально активного состояния главного липида тилакоидных мембран *S. japonica*.

Термограммы зимних образцов МГДГ и ДГДГ характеризовались сходными профилями и близкими по положению главным и дополнительным менее интенсивным пиками в области  $-10$  и  $25^{\circ}\text{C}$  соответственно. Но в отличие от сезонного изменения термотропного поведения неламеллярного МГДГ,  $T_{\text{max}}$  ламеллярного ДГДГ адекватно повышалась на  $10^{\circ}\text{C}$ , а температурный интервал калориметрического перехода расширялся на  $30^{\circ}\text{C}$  за счет высокотемпературной области при смене сезона от зимы к лету (см. рис. 1, б). Этому, вероятно, способствовало резкое падение ИН и соотношения ненасыщенные / насыщенные ЖК при увеличении содержания наиболее насыщенной формы НЖК / МНЖК в 4 раза и, наоборот, уменьшения вклада самой ненасыщенной формы ПНЖК / ПНЖК в 1,5 раза. Интересно, что содержание двух других молекулярных форм МНЖК / ПНЖК и НЖК / ПНЖК также изменялось противоположным образом (см. табл. 5).

Таблица 5 [Table 5]  
Состав молекулярных видов ДГДГ *Saccharina japonica*  
при прогреве морской воды (% от суммы молекулярных видов)  
[Molecular species composition of DGDG of *Saccharina japonica*  
when heating seawater (% of the total molecular species)]

Молекулярные виды [Molecular species]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid ac- climation], $16^{\circ}\text{C}/\text{day}$	Медленная акклимация [Slow ac- climation], $2^{\circ}\text{C}/\text{day}$	Лето [Summer]
14:0/18:1	$3,4 \pm 0,2^a$	$3,7 \pm 0,3^a$	$2,6 \pm 0,1^b$	$6,4 \pm 0,3^c$
16:0/18:1	сл. [tr.]	$1,1 \pm 0,2^a$	$0,6 \pm 0,3^a$	$6,3 \pm 0,1^b$
14:0/18:2	$4,5 \pm 0,1^a$	$6,4 \pm 0,3^b$	$2,8 \pm 0,2^c$	$2,4 \pm 0,4^c$
14:0/18:3	$6,0 \pm 0,3^a$	$5,8 \pm 0,1^a$	$2,3 \pm 0,3^b$	$1,2 \pm 0,2^c$
16:0/18:3	$4,7 \pm 0,4^a$	$2,4 \pm 0,2^b$	$0,4 \pm 0,2^c$	$2,7 \pm 0,1^b$
14:0/18:4	$3,9 \pm 0,3^a$	$1,1 \pm 0,2^b$	$0,5 \pm 0,2^c$	$0,3 \pm 0,1^c$
16:0/18:4	$5,1 \pm 0,2^a$	$0,5 \pm 0,1^b$	$0,2 \pm 0,2^b$	$0,8 \pm 0,4^b$
16:1/20:5	сл. [tr.]	сл. [tr.]	сл. [tr.]	$7,6 \pm 0,2^a$
18:2/20:5	$0,1 \pm 0,1^a$	$0,1 \pm 0,1^a$	$1,8 \pm 0,3^b$	$8,5 \pm 0,3^c$
18:3/20:5	сл. [tr.]	сл. [tr.]	сл. [tr.]	$6,3 \pm 0,4^a$
18:4/18:4	$0,5 \pm 0,2^a$	$4,6 \pm 0,3^b$	$5,2 \pm 0,4^b$	$0,6 \pm 0,3^a$
18:4/20:4	$4,1 \pm 0,5^a$	$5,6 \pm 0,2^b$	$8,9 \pm 0,2^c$	$10,7 \pm 0,2^d$
18:4/20:5	$63,1 \pm 0,6^a$	$63,3 \pm 0,2^a$	$69,0 \pm 0,3^b$	$14,9 \pm 0,3^c$
НЖК/НЖК [SFA/SFA]	—	—	—	$0,3 \pm 0,1^a$
НЖК/МНЖК [SFA/MUFA]	$3,6 \pm 0,2^a$	$5,5 \pm 0,4^b$	$3,4 \pm 0,3^a$	$15,3 \pm 0,3^c$
НЖК/ПНЖК [SFA/PUFA]	$25,7 \pm 0,1^a$	$18,3 \pm 0,1^b$	$7,6 \pm 0,2^c$	$13,8 \pm 0,2^d$
МНЖК/МНЖК [MUFA/MUFA]	—	—	сл. [tr.]	$1,3 \pm 0,1^a$
МНЖК/ПНЖК [MUFA/PUFA]	$0,3 \pm 0,1^a$	$0,2 \pm 0,1^a$	$1,3 \pm 0,3^b$	$17,3 \pm 0,3^c$
ПНЖК/ПНЖК [PUFA/PUFA]	$70,4 \pm 0,3^a$	$76,0 \pm 0,2^b$	$87,7 \pm 0,2^c$	$52,1 \pm 0,1^d$

Примечание. См. табл. 4.

[Note. See Table 4].

Эффекты быстрой и медленной акклимации на термотропное поведение ДГДГ оказались противоположными. Если при быстрой акклимации максимум теплопоглощения приходился на 30°C (т.е. на существенно более высокую температуру, чем летом), то при медленной акклимации наблюдалась термограмма, подобная таковой зимнего образца ДГДГ, но  $T_{\max}$  наблюдался при еще более низкой температуре (–35°C). Это коррелировало с зигзагообразным характером зависимости суммарных параметров ЖК состава ДГДГ (ИН, ненасыщенные / насыщенные ЖК и  $n-3/n-6$  ПНЖК), которые значительно снижались при быстрой акклимации. Это совпадало с направлением изменений ЖК состава ДГДГ при смене сезона от зимы к лету. При медленной акклимации значения возрастали и даже превосходили исходный уровень. Среди молекулярных форм в наибольшей степени изменялось содержание форм НЖК / ПНЖК и в меньшей степени ПНЖК / ПНЖК. Причем уровень НЖК / ПНЖК последовательно снижался при быстрой, а затем при медленной акклимации в соответствии с трендом тепловой акклиматизации, а содержание ПНЖК / ПНЖК также последовательно увеличивалось при акклимации в противоположность сезонным изменениям.

Несоответствие сезонных изменений термотропного поведения СХДГ *S. japonica*, подобно МГДГ, классическим представлениям о гомеовязкостной адаптации совпадает с ранее полученными результатами [14]. Понижение  $T_{\max}$  СХДГ от зимы к лету сопровождалось резким снижением содержания формы ПНЖК / ПНЖК в 10 раз и возрастанием уровня НЖК / МНЖК в 2 раза. Возможно, высокая ненасыщенность  $n-3$  ПНЖК (18:3  $n-3$ , 18:4  $n-3$  и 20:5  $n-3$ ), входящих в состав форм ПНЖК / ПНЖК, способствует более плотной упаковке молекул СХДГ благодаря структурной гибкости ПНЖК, заполняющих пустоты между одноименно заряженными молекулами. Поэтому драматическое снижение уровня этих молекулярных видов летом может быть главной причиной разрыхления упаковки СХДГ при тепловой акклиматизации *S. japonica*, несмотря на снижение ИН и соотношения ненасыщенные / насыщенные (см. рис. 1, с; табл. 6). Однако при тепловой акклимации место молекулярной формы НЖК / МНЖК, содержание которой в этом случае мало изменялось, занимала молекулярная форма НЖК / ПНЖК. Но ее уровень повышался, а содержание ПНЖК/ПНЖК снижалось примерно в одинаковой степени (в 2 и 1,5–1,7 раза соответственно) при разных скоростях акклимации. В результате термограммы СХДГ из акклимированных водорослей также сходным образом смещались в сторону температур ниже 0°C и даже более эффективно по сравнению с сезонными изменениями. При этом также наблюдалось усложнение профиля термограмм и соответствующее усиление фазового разделения гликолипида. Снижение скорости акклимации приводило к перераспределению интенсивностей пиков, направленному на усиление наиболее близко расположенных к  $T_{\max}$  летнего образца СХДГ.

Таблица 6 [Table 6]  
**Состав молекулярных видов СХДГ *Saccharina japonica* при прогреве морской воды**  
**(% от суммы молекулярных видов)**  
**[Molecular species composition of SQDG of *Saccharina japonica* when heating seawater**  
**(% of the total molecular species)]**

Молекулярные виды [Molecular species]	Зима [Winter]	Быстрая акклимация [Rapid acclimation], 16°C/ day	Медленная акклимация [Slow acclimation], 2°C/day	Лето [Summer]
14:0/18:1	0,3 ± 0,2 <sup>a</sup>	2,9 ± 0,1 <sup>b</sup>	3,8 ± 0,4 <sup>c</sup>	4,9 ± 0,3 <sup>d</sup>
16:0/18:1	35,7 ± 0,3 <sup>a</sup>	29,7 ± 0,3 <sup>b</sup>	29,7 ± 0,2 <sup>b</sup>	63,9 ± 0,4 <sup>c</sup>
16:0/18:2	4,0 ± 0,1 <sup>a</sup>	5,7 ± 0,3 <sup>b</sup>	7,2 ± 0,3 <sup>c</sup>	10,0 ± 0,2 <sup>d</sup>
16:0/18:3	7,2 ± 0,2 <sup>a</sup>	19,0 ± 0,4 <sup>b</sup>	21,2 ± 0,1 <sup>c</sup>	6,8 ± 0,3 <sup>a</sup>
18:3/18:4	5,8 ± 0,2 <sup>a</sup>	4,7 ± 0,2 <sup>b</sup>	3,8 ± 0,3 <sup>c</sup>	0,6 ± 0,1 <sup>d</sup>
18:4/20:5	40,6 ± 0,5 <sup>a</sup>	23,5 ± 0,3 <sup>b</sup>	21,1 ± 0,2 <sup>c</sup>	1,0 ± 0,3 <sup>d</sup>
НЖК/НЖК [SFA/SFA]	—	1,7 ± 0,2 <sup>a</sup>	2,6 ± 0,1 <sup>b</sup>	3,5 ± 0,2 <sup>c</sup>
НЖК/МНЖК [SFA/MUFA]	36,1 ± 0,3 <sup>a</sup>	33,3 ± 0,3 <sup>b</sup>	34,3 ± 0,2 <sup>c</sup>	70,7 ± 0,2 <sup>d</sup>
НЖК/ПНЖК [SFA/PUFA]	14,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	31,2 ± 0,3 <sup>b</sup>	33,9 ± 0,2 <sup>c</sup>	19,9 ± 0,3 <sup>d</sup>
МНЖК/МНЖК [MUFA/MUFA]	—	сл. [tr.]	сл. [tr.]	0,2 ± 0,1 <sup>a</sup>
МНЖК/ПНЖК [MUFA/PUFA]	—	0,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	0,5 ± 0,1 <sup>a</sup>	0,8 ± 0,3 <sup>a</sup>
ПНЖК/ПНЖК [PUFA/PUFA]	49,4 ± 0,4 <sup>a</sup>	33,3 ± 0,3 <sup>b</sup>	28,7 ± 0,2 <sup>c</sup>	4,9 ± 0,2 <sup>d</sup>

Примечание. См. табл. 4.

[Note. See Table 4].

Предполагалось, что одна из главных функций СХДГ – замещение анионного липида фосфатидилглицерола (ФГ) в фотосинтетических мембранах в условиях недостатка фосфатов для поддержания отрицательного заряда [29]. Однако выяснилось, что для поддержания нормального образования тилакоидных мембран и работы ФСII эти два липида не являются взаимозаменяемыми [30–31]. СХДГ вместе с МГДГ обнаружены в структурах фотосинтетических комплексов в качестве кофакторов, в частности, в зоне контакта мономеров ФСII.

Разделение фаз, характерное для термотропного поведения всех исследованных гликолипидов, возможно, необходимо для обеспечения более вязкой среды для ФСII, сконцентрированных в гранальных тилакоидных мембранах, и более подвижной в стромальных мембранах, где преобладает ФСI [32–33].

Полученные результаты показали, что при разных скоростях тепловой акклимации наблюдается начальный этап подгонки профиля термограмм гликолипидов к таковому летних образцов, сопровождающийся усилением фазового разделения гликолипидов. Однако выявленные изменения скорее можно расценивать как тенденцию: выбранного времени тепловой аккли-



мации оказалось недостаточно для явных сдвигов в профиле термограмм гликолипидов, приближающих их к структуре термограмм летних образцов. Неявный и даже неоднозначный характер акклимационных изменений термотропного поведения основных компонентов липидного матрикса *S. japonica*, возможно, связан с тем, что данный вид является холодолюбивым [4]. Эти водоросли обитают на глубине и не подвергаются в естественных условиях частым перепадам температуры в широком диапазоне [34]. Поэтому *S. japonica*, вероятно, лишена эффективных приспособительных механизмов регуляции физического состояния липидного матрикса мембран в условиях резкого повышения температуры окружающей среды. В результате наблюдаемые изменения тепловых переходов и связанного с ними ЖК состава гликолипидов *S. japonica* носили стрессовый характер.

### Заключение

Тепловая акклимация *S. japonica* от 4 до 20°C показала, что параметры ненасыщенности (ИН и соотношение ненасыщенные/насыщенные ЖК) ЖК состава основного гликолипида водоросли МГДГ увеличивались по сравнению с их значениями в зимний период в противоположность акклиматизационному тренду при смене сезона от зимы к лету. Повышение этих параметров усиливалось при снижении скорости тепловой акклимации с 16 до 2°C/сут. Соотношение  $n-3/n-6$  ПНЖК, которое уменьшается при тепловой акклиматизации в полярных липидах морских макрофитов, мало изменялось в МГДГ и СХДГ *S. japonica* ни при быстрой, ни при медленной акклимации. Только в ДГДГ соотношение  $n-3/n-6$  ПНЖК уменьшалось в соответствии с сезонным трендом, особенно при быстрой акклимации. В отличие от МГДГ, параметры ненасыщенности ЖК состава ДГДГ и СХДГ снижались при быстрой акклимации. При медленной акклимации изменения ненасыщенности ослаблялись или носили противоположный характер в СХДГ и ДГДГ соответственно. Результатом тепловой акклимации явилось усиление фазового разделения гликолипидов, которое можно рассматривать как начальный этап подгонки профиля термограмм гликолипидов к таковому летних образцов. Вероятно, выбранные скорости тепловой акклимации слишком высокие для проявления более четких изменений термотропного поведения основных липидов тилакоидных мембран, соответствующих сезонным трендам. Причиной неоднозначного, стрессового характера изменений ЖК состава и калориметрических переходов гликолипидов *S. japonica* при тепловой акклимации, вероятно, являются холодолюбивость и отсутствие резких колебаний температуры в естественных условиях обитания этого вида морских макроводорослей.

### Литература

1. Loureiro R., Gachon C.M., Rebours C. Seaweed cultivation: potential and challenges of crop domestication at an unprecedented pace // New Phytologist. 2015. Vol. 206. PP. 489–92. doi: 10.1111/nph.13278

2. King N.G., Wilcockson D.C., Webster R., Smale D.A., Hoelters L.S., Moore P.J. Cumulative stress restricts niche filling potential of habitat-forming kelps in a future climate // *Functional Ecology*. 2018. Vol. 32. PP. 288–299. doi: 10.1111/1365-2435.12977
3. Cheng L., Abraham J., Hausfather Z., Trenberth K.E. How fast are the oceans warming? // *Science*. 2019. Vol. 363. PP. 128–129. doi: 10.1126/science.aav7619
4. Smale D.A. Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems // *New Phytologist*. 2019. doi: 10.1111/nph.16107
5. Крупнова Т.Н. Прогнозирование запасов ламинарии с заблаговременностью в два года // *Известия ТИНРО*. 2012. Т. 170. С. 30–44.
6. Gao X., Endo H., Agatsuma Yu. Effect of increased seawater temperature on biomass, growth, and maturation of *Saccharina japonica* near its southern limit in northern Japan // *Journal of Applied Phycology*. 2015. Vol. 27. PP. 1263–1270. doi: 10.1007/s10811-014-0417-0
7. Perkins S.E., Alexander L.V., Nairn J.R. Increasing frequency, intensity and duration of observed global heatwaves and warm spells // *Geophysical Research Letters*. 2012. Vol. 39: L20714. doi: 10.1029/2012GL053361
8. Sandblom E., Gräns A., Axelsson M., Seth H. Temperature acclimation rate of aerobic scope and feeding metabolism in fishes: implications in a thermally extreme future // *Proceedings of Royal Society B*. 2014. Vol. 281: 20141490. doi: 10.1098/rspb.2014.1490
9. Charrier B., Abreu M.H., Araujo R., Bruhn A., Coates J.C., De Clerck O., Katsaros C., Robaina R.R., Wichard T. Furthering knowledge of seaweed growth and development to facilitate sustainable aquaculture // *New Phytologist*. 2017. Vol. 216. PP. 967–975. doi: 10.1111/nph.14728
10. Ernst R., Ejsing C.S., Antonny B. Homeoviscous adaptation and the regulation of membrane lipids // *Journal of Molecular Biology*. 2016. Vol. 428. PP. 4776–4791. doi: 10.1016/j.jmb.2016.08.013
11. Zhang Z., Qu C., Yao R., Nie Y., Xu C., Miao J., Zhong B. The parallel molecular adaptations to the antarctic cold environment in two psychrophilic green algae // *Genome Biology and Evolution*. 2019. Vol. 11, №7. PP. 1897–1908. doi: 10.1093/gbe/evz104
12. Kobayashi K., Endo K., Wada H. Roles of lipids in photosynthesis // *Lipids in Plant and Algae Development, Subcell. Biochem.* / Nakamura Y., Li-Beisson, Y. Eds. Switzerland : Springer International Publishing, 2016. Vol. 86. PP. 21–50.
13. Hölzl G., Dörmann P. Chloroplast Lipids and Their Biosynthesis // *Annual Review of Plant Biology*. 2019. Vol. 70, № 1. doi:10.1146/annurev-arplant-050718-100202
14. Sanina N., Goncharova S., Kostetsky E. Seasonal changes of fatty acid composition and thermotropic behavior of polar lipids from marine macrophytes // *Phytochemistry*. 2008. Vol. 69, № 7. PP. 1517–1527. doi: 10.1016/j.phytochem.2008.01.014
15. Bligh E.G., Dyer W.I. A rapid method of total lipid extraction and purification // *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*. 1959. Vol. 37. PP. 911–918. doi: 10.1139/o59-099.
16. Vaskovsky V.E., Khotimchenko S.V. HPTLC of polar lipids of algae and other plants // *Journal of High Resolution Chromatography*. 1982. Vol. 5. PP. 635–636. doi: 10.1002/jhrc.1240051113.
17. Christie W.W. Equivalent chain length of methyl ester derivatives of fatty acids on gas chromatography A reappraisal // *Journal of Chromatography*. 1988. Vol. 447. PP. 305–314. doi: 10.1016/0021-9673(88)90040-4
18. Carrol K.K. Quantitative estimation of peak areas in gas-liquid chromatography // *Nature*. 1961. Vol. 191. PP. 377–378. doi: 10.1038/192965b0
19. Kostetsky E., Chopenko N., Barkina M., Velansky P., Sanina N. Fatty acid composition and thermotropic behavior of glycolipids and other membrane lipids of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) inhabiting different climatic zones // *Marine Drugs*. 2018. Vol. 16. PP. 1–14. doi: 10.3390/md16120494
20. Garab G., Ughy B., Goss R. Role of MGDG and non-bilayer lipid phases in the structure and dynamics of chloroplast thylakoid membranes / Nakamura Yu., Li-Beisson Y. (Eds.).

- Lipids in Plant and Algae Development. Switzerland : Springer International Publishing, 2016. PP. 127–157. doi: 10.1007/978-3-319-25979-6\_6
21. Brown M.F. Curvature forces in membrane lipid–protein interactions // *Biochemistry*. 2012. Vol. 51. PP. 9782–9795. doi: 10.1021/bi301332v
22. Lauritzen L., Hansen H.S., Jorgesen M.H., Michaelsen K.F. The essentiality of long chains n-3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina // *Progress of Lipid Research*. 2001. Vol. 40. PP. 1–94. doi: 10.1016/S0163-7827(00)00017-5
23. Calder P.C. n-3 Polyunsaturated fatty acids, inflammation, and inflammatory diseases // *American Journal of Clinical Nutrition*. 2006. V. 83 (suppl.). PP. 1505–1519. doi: 10.1093/ajcn/83.6.1505S
24. Wallis J.G., Browse J. Lipid biochemists salute the genome // *The Plant Journal*. 2010. Vol. 61. PP. 1092–1106. doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04125.x
25. Костецкий Э.Я., Санина Н.М., Науменко Н.В. Влияние состава жирных кислот на структуру термограммы фазового перехода фосфатидилхолина их голотурии *Cucumaria fraudatrix* // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*. 1992. Т. 28, № 4. С. 426–433.
26. Kostetsky E.Y., Goncharova S.N., Sanina N.M., Shnyrov V.L. Season influence on lipid composition of marine macrophytes // *Botanica Marina*. 2004. Vol. 47. PP. 134–139. doi: 10.1515/BOT.2004.013
27. Umena Y., Kawakami K., Shen J.R., Kamiya N. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å // *Nature*. 2011. Vol. 473. PP. 55–61. doi: 10.1038/nature09913
28. Becker S., Graeve M., Bischof K. Photosynthesis and lipid composition of the Antarctic endemic rhodophyte *Palmaria decipiens*: effects of changing light and temperature levels // *Polar Biology*. 2010. Vol. 33. PP. 945–955. doi: 10.1007/s00300-010-0772-5
29. Yu B., Benning C. Anionic lipids are required for chloroplast structure and function of *Arabidopsis* // *The Plant Journal*. 2003. Vol. 36. PP. 762–770. doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01918.x
30. Sakurai I., Hagio M., Gombos Z., Tyystjarvi T., Paakkari V., Aro E.M., Wada H. Requirement of phosphatidylglycerol for maintenance of photosynthetic machinery // *Plant Physiology*. 2003. Vol. 133. PP. 1376–1384. doi: 10.1104/pp.103.026955
31. Pineau B., Girard-Bascou J., Eberhard S., Choquet Y., Trémolières A., Gérard-Hirne C., Bennardo-Connan A., Decottignies P., Gillet S., Wollman F.A. A single mutation that causes phosphatidylglycerol deficiency impairs synthesis of photosystem II cores in *Chlamydomonas reinhardtii* // *European Journal of Biochemistry*. 2004. Vol. 271. PP. 329–338. doi: 10.1046/j.1432-1033.2003.03931.x
32. Austin J.R., Staehelin A.L. Three-dimensional architecture of grana and stroma thylakoids of higher plants as determined by electron tomography // *Plant Physiology*. 2011. Vol. 155. PP. 1601–1611. doi: 10.1104/pp.110.170647
33. Kirchhoff H., Sharpe R.M., Herbstova M., Yarbrough R., Edwards G.E. Differential mobility of pigmentprotein complexes in granal and agranal thylakoid membranes of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants // *Plant Physiology*. 2013. Vol. 161. PP. 497–507. doi: 10.1104/pp.112.207548
34. Белоус О.С., Титлянова Т.В., Титлянов Э.А. Морские растения бухты Троица и смежных акваторий (залив Петра Великого, Японское море). Владивосток : Дальнаука, 2013. 263 с.

Поступила в редакцию 08.05.2019 г.; повторно 26.10.2019 г.;  
принята 07.11.2019 г.; опубликована 27.12.2019 г.

**Авторский коллектив:**

**Баркина Мария Юрьевна** – аспирант кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0244-517X>

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

**Помазёнок Людмила Александровна** – канд. биол. наук, доцент кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

E-mail: [l.vorobushek@mail.ru](mailto:l.vorobushek@mail.ru)

**Чопенко Наталья Сергеевна** – канд. биол. наук, доцент кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0244-517X>

E-mail: [natali\\_1389@mail.ru](mailto:natali_1389@mail.ru)

**Веланский Пётр Владимирович** – канд. биол. наук, ведущий инженер кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-9889-9362>

E-mail: [velanskiy.pv@dvfu.ru](mailto:velanskiy.pv@dvfu.ru)

**Костецкий Эдуард Яковлевич** – д-р биол. наук, профессор кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

E-mail: [kostetskiy.yeya@dvfu.ru](mailto:kostetskiy.yeya@dvfu.ru)

**Санина Нина Михайловна** – д-р биол. наук, профессор кафедры биохимии, микробиологии и биотехнологии, Школа естественных наук, Дальневосточный федеральный университет (Россия, 690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8).

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-5838-691X>

E-mail: [sanina.nm@dvfu.ru](mailto:sanina.nm@dvfu.ru)

**For citation:** Barkina MYu, Pomazenkova LA, Chopenko NS, Velansky PV, Kostetsky EYa, Sanina NM. Effect of warm acclimation rate on fatty acid composition and phase transitions of *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) glycolipids. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:135-157. doi: 10.17223/19988591/47/7 In Russian, English Summary

**Maria Yu. Barkina, Ludmila A. Pomazenkova, Natalia S. Chopenko,  
Peter V. Velansky, Eduard Ya. Kostetsky, Nina M. Sanina**

*Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation*

**Effect of warm acclimation rate on fatty acid composition and phase transitions of *Saccharina japonica* (J.E. Areschoug) glycolipids**

*Saccharina japonica* is a valuable commercial species and the most common object of mariculture. Temperature is a powerful factor determining the growth and development of macroalgae. Rational mariculture and an understanding of the dynamics of marine ecosystems require the study of the physicochemical basis of temperature adaptation. The key mechanism of this process is the redistribution of the fatty acid (FA) composition of polar lipids, maintaining the optimal liquid-crystalline state of the biomembrane lipid matrix. In the conditions of increasing ambient temperature variability, the rate of changes aimed at the thermal adaptation of ectothermic organisms, which include plants, becomes particularly important. However, to date, the effect of the temperature acclimation rate on ectothermic organisms has been little studied. The present paper aims to study the ability of *S. japonica* to adapt the physicochemical properties of the main polar lipids to elevated ambient temperature at

different rates of seawater heating. Algae were collected in the Sea of Japan in winter at a water temperature of 4 °C and warmed to a summer temperature of 20 °C at rates of 16 °C/d (rapid acclimation) and 2 °C/d (slow acclimation). We isolated glycolipids monogalactosyldiacylglycerol (MGDG), digalactosyldiacylglycerol (DGDG) and sulfoquinovosyldiacylglycerol (SQDG) from acclimated algae as well as their thalli, collected in winter and summer, and studied their FA composition, the composition of molecular species and thermal transitions from crystalline state to liquid crystalline state, which is optimal for functioning of biomembranes, by GLC, HPLC-MS and differential scanning calorimetry (DSC), respectively. Statistical significance was analyzed using Student's *t*-test ( $p \leq 0.05$ ).

The results of this study showed that rapid thermal acclimation caused an increase in the unsaturation index (UI) and the ratio of unsaturated/saturated FA of the main lipid of thylakoid membranes MGDG (See Table 1), in contrast to both acclimatization and acclimation changes in the FA composition of the remaining glycolipids DGDG and SQDG when a season changes from winter to summer (See Tables 2-3). The opposite character of changes in the unsaturation of the FA composition of MGDG compared with DGDG and SQDG was also preserved during slow thermal acclimation. Slow warming only strengthened this feature in MGDG, contributed to increasing the unsaturation of FA composition of DGDG as opposed to the effect of rapid acclimation or weakened its effect in SQDG. The ratio of *n*-3/*n*-6 polyunsaturated fatty acids (PUFAs), the decrease of which, that is, increase in the share of *n*-6 PUFAs in polar lipids of marine macrophytes during thermal acclimatization is important both for regulating the viscosity of membrane lipids, and for strengthening mediators derived from PUFAs in the physiologically active season. However, during thermal acclimation, the *n*-3/*n*-6 ratio of PUFAs changed a little in MGDG and SQDG of *S. japonica* regardless of the acclimation rate. Only in DGDG, the *n*-3/*n*-6 ratio of PUFAs decreased in accordance with the seasonal trend, especially at rapid acclimation. These changes in the FA composition of glycolipids were accompanied by equally ambiguous changes in their thermotropic behavior. Thermal acclimation caused the phase separation of MGDG, which was characterized by splitting of the peak of crystal – liquid crystal thermal transition of the glycolipid into the low and high temperature peaks, while the seasonal effect contributed to a decrease in the peak maximum temperature ( $T_{max}$ ) to the low temperature region by 20°C (See Fig. 1a). Phase separation of MGDG was accompanied by an increase in the percentage of molecular PUFA/PUFA forms, as well as monounsaturated FA (MUFA)/PUFA, and a decrease in saturated FA (SFA)/PUFA (See Table 4). However, the warming up of sea water at a rate of 16°C/d and 2°C/d was not enough to bring the profile of the thermogram acclimatization and acclimation closer to that of the summer sample. Similar acclimation changes, which had a character of the emerging trend of fitting the profile of thermograms, were observed in the DGDG and SQDG calorimetric transitions (See Fig. 1b, c), which were based not so much on the FA composition as a whole but on the composition of their molecular species/forms (See Tables 5-6).

Consequently, an increase in seawater temperature from 4 °C to 20 °C at rates of 16 °C/d or 2 °C/d showed an ambiguous, stressful nature of the FA composition and calorimetric transitions of glycolipids from *S. japonica* during thermal acclimation. The low efficiency of molecular mechanisms underlying maintenance of the liquid crystalline state of the main polar lipids of *S. japonica* that is optimal for functioning of the membranes is probably due to cold-loving nature and absence of sharp temperature fluctuations in the natural habitats of this species of marine macroalgae.

*The paper contains 1 Figure, 6 Tables and 34 References.*

**Key words:** *Laminaria*; warm acclimation; membrane lipids; fatty acids; polyunsaturated fatty acids; molecular species; calorimetric transitions.

**Abbreviations:** DGDG - Digalactosyldiacylglycerol; DSC - Differential scanning calorimetry; FA - Fatty acid; GLC - Gas-liquid chromatography; HPLC - High-performance liquid chromatography; MEFA - Methyl esters of fatty acids; MGDG - Monogalactosyldiacylglycerol; MUFA - Monounsaturated FA; PUFA - Polyunsaturated FA; SFA - Saturated FA; SQDG - Sulfoquinovosyldiacylglycerol;  $T_{\max}$  - Peak maximum temperature of phase transition; TLC - Thin-layer chromatography; UI - Unsaturation index.

**Funding:** This research was funded by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation, the State Assignment No 6.5736.2017/6.7.

*The authors declare no conflict of interest.*

### References

1. Loureiro R, Gachon CM, Rebours C. Seaweed cultivation: Potential and challenges of crop domestication at an unprecedented pace. *New Phytol.* 2015;206:489-92. doi: [10.1111/nph.13278](https://doi.org/10.1111/nph.13278)
2. King NG, Wilcockson DC, Webster R, Smale DA, Hoelters LS, Moore PJ. Cumulative stress restricts niche filling potential of habitat-forming kelps in a future climate. *Funct Ecol.* 2018;32:288-299. doi: [10.1111/1365-2435.12977](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12977)
3. Cheng L, Abraham J, Hausfather Z, Trenberth KE. How fast are the oceans warming? *Science.* 2019;363:128-129. doi: [10.1126/science.aav7619](https://doi.org/10.1126/science.aav7619)
4. Smale DA. Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. *New Phytol.* 2019. doi: [10.1111/nph.16107](https://doi.org/10.1111/nph.16107)
5. Krupnova TN. Prognozirovaniye zapasov laminarii s zablagovremennost'yu v dva goda [Forecasting of the laminaria *Saccharina japonica* stock with the lead time of two years]. *Izvestiya TINRO = Transactions of the Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography.* 2012;170:30-44. In Russian
6. Gao X, Endo H, Agatsuma Yu. Effect of increased seawater temperature on biomass, growth, and maturation of *Saccharina japonica* near its southern limit in northern Japan. *J Appl Phycol.* 2015;27:1263-1270. doi: [10.1007/s10811-014-0417-0](https://doi.org/10.1007/s10811-014-0417-0)
7. Perkins SE, Alexander LV, Nairn JR. Increasing frequency, intensity and duration of observed global heatwaves and warm spells. *Geophys Res Lett.* 2012;39:L20714. doi: [10.1029/2012GL053361](https://doi.org/10.1029/2012GL053361)
8. Sandblom E, Gräns A, Axelsson M, Seth H. Temperature acclimation rate of aerobic scope and feeding metabolism in fishes: implications in a thermally extreme future. *Proc Biol Sci.* 2014;281:20141490. doi: [10.1098/rspb.2014.1490](https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1490)
9. Charrier B, Abreu MH, Araujo R, Bruhn A, Coates JC, De Clerck O, Katsaros C, Robaina RR, Wichard T. Furthering knowledge of seaweed growth and development to facilitate sustainable aquaculture. *New Phytol.* 2017;216:967-975. doi: [10.1111/nph.1472810](https://doi.org/10.1111/nph.1472810)
10. Ernst R, Ejsing CS, Antonny B. Homeoviscous adaptation and the regulation of membrane lipids. *J Mol Biol.* 2016;428:4776-4791. doi: [10.1016/j.jmb.2016.08.013](https://doi.org/10.1016/j.jmb.2016.08.013)
11. Zhang Z, Qu C, Yao R, Nie Y, Xu C, Miao J, Zhong B. The parallel molecular adaptations to the antarctic cold environment in two psychrophilic green algae. *Genome Biol Evolut.* 2019;11:1897-1908. doi: [10.1093/gbe/evz104](https://doi.org/10.1093/gbe/evz104)
12. Kobayashi K, Endo K, Wada H. Roles of lipids in photosynthesis. Lipids in Plant and Algae Development. Nakamura Y and Li-Beisson Y, editors. Cham: Springer International Publishing; 2016. pp. 21-50.
13. Hölzl G, Dörmann P. Chloroplast Lipids and Their Biosynthesis. *Annu Rev Plant Biol.* 2019;70(1). doi: [10.1146/annurev-arplant-050718-100202](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100202)
14. Sanina N, Goncharova S, Kostetsky E. Seasonal changes of fatty acid composition and thermotropic behavior of polar lipids from marine macrophytes. *Phytochemistry.* 2008;69(7):1517-1527. doi: [10.1016/j.phytochem.2008.01.014](https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2008.01.014)



15. Bligh EG, Dyer WI. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J Biochem Physiol.* 1959;37:911-918. doi: [10.1139/o59-099](https://doi.org/10.1139/o59-099)
16. Vaskovsky VE, Khotimchenko SV. HPTLC of polar lipids of algae and other plants. *J High Resolut Chromatogr.* 1982;5:635-636. doi: [10.1002/jhrc.1240051113](https://doi.org/10.1002/jhrc.1240051113)
17. Christie WW. Equivalent chain length of methyl ester derivatives of fatty acids on gas chromatography A reappraisal. *J Chromatogr.* 1988;447:305-314. doi: [10.1016/0021-9673\(88\)90040-4](https://doi.org/10.1016/0021-9673(88)90040-4)
18. Carrol KK. Quantitative estimation of peak areas in gas-liquid chromatography. *Nature.* 1961;191:377-378. doi: [10.1038/192965b0](https://doi.org/10.1038/192965b0)
19. Kostetsky E, Chopenko N, Barkina M, Velansky P, Sanina N. Fatty acid composition and thermotropic behavior of glycolipids and other membrane lipids of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) inhabiting different climatic zones. *Mar Drugs.* 2018;16:494:1-14. doi: [10.3390/md16120494](https://doi.org/10.3390/md16120494)
20. Garab G, Ughy B, Goss R. Role of MGDG and non-bilayer lipid phases in the structure and dynamics of chloroplast thylakoid membranes. In: *Lipids in plant and algae development.* Nakamura Yu and Li-Beisson Yo, editors. Switzerland: Springer International Publishing; 2016. pp. 127-157. doi: [10.1007/978-3-319-25979-6\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-25979-6_6)
21. Brown MF. Curvature forces in membrane lipid-protein interactions. *Biochemistry.* 2012;51:9782-9795. doi: [10.1021/bi301332v](https://doi.org/10.1021/bi301332v)
22. Lauritzen L, Hansen HS, Jorgesen MH, Michaelsen KF. The essentiality of long chains *n*-3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina. *Prog Lipid Res.* 2001;40:1-94. doi: [10.1016/S0163-7827\(00\)00017-5](https://doi.org/10.1016/S0163-7827(00)00017-5)
23. Calder PC. *n*-3 Polyunsaturated fatty acids, inflammation, and inflammatory diseases. *Am J Clin Nutr.* 2006;83(Suppl.):1505-1519. doi: [10.1093/ajcn/83.6.1505S](https://doi.org/10.1093/ajcn/83.6.1505S)
24. Wallis JG, Browse J. Lipid biochemists salute the genome. *Plant J.* 2010;61:1092-1106. doi: [10.1111/j.1365-313X.2010.04125.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04125.x)
25. Kostetsky EYa, Sanina NM, Naumenko NV. Vliyanie sostava zhirnykh kislot na strukturu termogrammy fazovogo perekhoda fosfatidilkholina ikh goloturii *Cucumaria fraudatrix* [Effect of the fatty acid composition on the thermogram structure of phase phosphatidylcholine transition in holothurian *Cucumaria fraudatrix*]. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii.* 1992;28(4):426-433.
26. Kostetsky EY, Goncharova SN, Sanina NM, Shnyrov VL. Season influence on lipid composition of marine macrophytes. *Bot Mar.* 2004;47:134-139. doi: [10.1515/BOT.2004.013](https://doi.org/10.1515/BOT.2004.013)
27. Umena Y, Kawakami K, Shen JR, Kamiya N. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å. *Nature.* 2011;473:55-61. doi: [10.1038/nature09913](https://doi.org/10.1038/nature09913)
28. Becker S, Graeve M, Bischof K. Photosynthesis and lipid composition of the Antarctic endemic rhodophyte *Palmaria decipiens*: effects of changing light and temperature levels. *Polar Biol.* 2010;33:945-955. doi: [10.1007/s00300-010-0772-5](https://doi.org/10.1007/s00300-010-0772-5)
29. Yu B, Benning C. Anionic lipids are required for chloroplast structure and function of *Arabidopsis*. *Plant J.* 2003;36:762-770. doi: [10.1046/j.1365-313X.2003.01918.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01918.x)
30. Sakurai I, Hagio M, Gombos Z, Tyystjarvi T, Paakkanen V, Aro EM, Wada H. Requirement of phosphatidylglycerol for maintenance of photosynthetic machinery. *Plant Physiol.* 2003;133:1376-1384. doi: [10.1104/pp.103.026955](https://doi.org/10.1104/pp.103.026955)
31. Pineau B, Girard-Bascou J, Eberhard S, Choquet Y, Trémoières A, Gérard-Hirne C, Bennardo-Connan A, Decottignies P, Gillet S, Wollman FA. A single mutation that causes phosphatidylglycerol deficiency impairs synthesis of photosystem II cores in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Eur J Biochem.* 2004;271:329-338. doi: [10.1046/j.1432-1033.2003.03931.x](https://doi.org/10.1046/j.1432-1033.2003.03931.x)
32. Austin JR, Staehelin AL. Three-dimensional architecture of grana and stroma thylakoids of higher plants as determined by electron tomography. *Plant Physiol.* 2011;155:1601-1611. doi: [10.1104/pp.110.170647](https://doi.org/10.1104/pp.110.170647)



33. Kirchhoff H, Sharpe RM, Herbstova M, Yarbrough R, Edwards GE. Differential mobility of pigmentprotein complexes in granal and agranal thylakoid membranes of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant Physiol.* 2013;161:497-507. doi: [10.1104/pp.112.207548](https://doi.org/10.1104/pp.112.207548)
34. Belous OS, Titlyanova TV, Titlyanov EA. Morskie rasteniya bukhty Troitsa i smezhnykh akvatoriy (Zaliv Petra Velikogo, Yaponskoe more) [Marine plants of Troitsa Bay and adjacent waters (Peter the Great Bay, Sea of Japan)]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 2013. 263 p. In Russian

*Received 08 May 2019; Revised 26 October 2019;  
Accepted 07 November 2019; Published 27 December 2019*

**Author info:**

**Barkina Maria Yu**, Postgraduate Student, Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8651-3709>

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

**Pomazenkova Ludmila A**, Cand. Sci. (Biol.), Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

E-mail: [l.vorobushek@mail.ru](mailto:l.vorobushek@mail.ru)

**Chopenko Natalia S**, Cand. Sci. (Biol.), Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0244-517X>

E-mail: [natali\\_1389@mail.ru](mailto:natali_1389@mail.ru)

**Velansky Peter V**, Cand. Sci. (Biol.), Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-9889-9362>

E-mail: [velanskiy.pv@dvfu.ru](mailto:velanskiy.pv@dvfu.ru)

**Kostetsky Eduard Ya**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

E-mail: [kostetskiy.yeya@dvfu.ru](mailto:kostetskiy.yeya@dvfu.ru)

**Sanina Nina M**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biochemistry, Microbiology and Biotechnology, School of Natural Sciences, Far Eastern Federal University, 8 Sukhanova Str., Vladivostok 690091, Russian Federation.

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-5838-691X>

E-mail: [sanina.nm@dvfu.ru](mailto:sanina.nm@dvfu.ru)