
ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 579.22

СОСТАВ ЛИПИДОВ ЭКСТРЕМОТОЛЕРАНТНЫХ МИКРОМИЦЕТОВ И ИХ РОЛЬ В АДАПТАЦИИ К ВЫСОКОЙ И НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

© С. В. Сеник, Е. В. Богомолова, И. Ю. Кирцидели
S. V. Senik, E. V. Bogomolova, I. Yu. Kirtsideli

Lipid composition of extremotolerant micromycetes
and their role in the adaptation to high and low temperature

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел.: + 7 (812) 346-36-43, e-mail: senik@binran.ru

Аннотация. Функционирование мембран в условиях температурного стресса является одним из важнейших условий выживания пойкилотермных организмов. Сравнительное исследование состава липидов трёх видов аскомицетов – литобионтного вида *Phaeococcomyces* sp. и видов *Thelebolus microsporus* (Berk. & Broome) Kimbr. и *Pseudogymnoascus pannorum* (Link) Minnis & D. L. Lindner, выделенных из каменистых первичных почв Антарктиды – позволило выявить общие и специфические реакции на изменение температуры культивирования. Показано, что адаптация микромицетов к низкотемпературному стрессу сопровождалась десатурацией C18 жирных кислот до линоленовой кислоты, а также накоплением резервных липидов. В ответ на повышение температуры у всех штаммов наблюдалось накопление ГлЦер. У изолята литобионтного вида *Phaeococcomyces* sp. впервые обнаружена способность синтезировать бетаиновые липиды ДГТС при оптимальной температуре роста.

Ключевые слова: микромицеты, *Phaeococcomyces*, *Thelebolus microsporus*, *Pseudogymnoascus pannorum*, адаптация, бетаиновые липиды.

Abstract. The functioning of membranes under temperature stress is one of the most important conditions for the survival of poikilothermic organisms. Comparative study of the lipid composition of 3 species of ascomycetes – the lithobiont species *Phaeococcomyces* sp. de Hoog 1979 (CH49) and two species isolated from the stony primary soils of Antarctica – *Thelebolus microsporus* (Berk. & Broome) Kimbr. (A-2П-2) and *Pseudogymnoascus pannorum* (Link) Minnis & D. L. Lindner (A-21-42) – allowed to identify general and specific reactions to changes in cultivation temperature. It was shown that the adaptation of micromycetes to low-temperature stress was accompanied by desaturation of C18 fatty acids to linolenic acid and accumulation of reserve lipids. In response to the increase of temperature, accumulation of GlCer was observed in all studied strains. The ability to synthesize betaine lipids DGTS at the optimal growth temperature was detected in the *Phaeococcomyces* sp. for the first time.

Keywords: microfungi, *Phaeococcomyces*, *Thelebolus microsporus*, *Pseudogymnoascus pannorum*, adaptation, betaine lipids.

DOI: 10.22281/2686-9713-2019-2-66-73

Введение

Температура, наряду с другими климатическими условиями, – один из важнейших экологических факторов, влияющих на распространение грибов. Микроскопические грибы обладают широкими адаптивными возможностями по отношению к температуре (Frac et al., 2015), благодаря чему они распространены повсеместно в почвах и субстратах, в том числе в экосистемах Арктики и Антарктики, где проявляют способность к существованию в экстремальных условиях (Кирцидели и др. 2010; Coleine et al., 2018; Kirtsideli et al., 2018; Vieira et al., 2018).

Одним из важных факторов, обуславливающих обитание на каменистых субстратах, являются температурные перепады. Этот фактор, в частности, характерен для высокоширотных местообитаний. В связи с этим актуальным представляется исследование влияния температуры на рост, морфологию и некоторые особенности метаболизма литобионтных штаммов микроскопических грибов.

Важной составляющей адаптации клетки к изменениям температуры является сохранение функционального состояния мембран. Известные стратегии адаптации пойкилотермных организмов к колебаниям температуры включают несколько механизмов. Один из них – это поддержание определенной вязкости мембраны, оптимальной для функционирования мембранных белков (гомеовязкостная адаптация), реализуемый путем изменения степени ненасыщенности жирных кислот в составе мембранных липидов (Sinensky, 1974; Ernst, 2016). Другой механизм адаптации заключается в установлении баланса между «бислойными» (стабилизирующими бислойные мембраны) и «небислойными» липидами, такими как фосфатидилэтаноламин (ФЭ), и консервация фазового состояния мембраны (McElhaney, 1984; Hazel, 1995). Другая стратегия защиты мембран от повреждающего действия температур включает синтез мембрано-стабилизирующих соединений – как окружающих мембрану (трегалоза и полиолы), так и интеркалирующих в мембрану (стерины, сфинголипиды) (Chen et al., 2013; Tereshina et al., 2010).

Целью данной работы было изучение состава липидов штаммов трёх видов микромицетов с различными адаптационными способностями (мезофильного, психрофильного и психротолерантного) в условиях адаптации к изменениям температуры.

Материалы и методы

Объекты и условия выращивания. В качестве объектов исследования использовали три штамма аскомицетов из Коллекции Культур Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН: изолят *Phaeococcomyces* sp. de Hoog 1979 (СН49) (мезофил, диморфный литобионтный вид, выделенный в средней полосе с каменистого субстрата) и изоляты *Thelebolus microsporus* (Berk. & Broome) Kimbr. (А-2П-2) (психрофил) и *Pseudogymnoascus pannorum* (Link) Minnis & D. L. Lindner (А-21-42) (психротолерант), выделенные из каменистых первичных почв Антарктиды. Эти виды являются доминирующими в комплексах микромицетов высоких широт и, соответственно, их изоляты хорошо адаптированы к условиям низких температур.

В коллекционном фонде штаммы поддерживались методом суб-культуры на косяках сусло-агара при 4 °С. Для экспериментов по влиянию температуры на рост и состав липидов изоляты микромицетов выращивали в чашках Петри на стандартной среде Чапека. Инокулированные чашки Петри выдерживали 3 сут при комнатной температуре, после чего помещали их в термостат (либо хладотермостат) на 4°С, 12°С или 24°С и контролировали скорость прироста колоний.

Анализ липидов. Экстракцию липидов из мицелия проводили по методу В. W. Nichols (1963) с модификациями: гомогенизировали мицелий в горячем изопропанол и выдерживали 30 мин при 70°С, второй раз экстрагировали смесью изопропанол–хлороформ (1:1) в течение 30 мин при 70°С. Объединенные экстракты упаривали, растворяли в смеси хлороформ–метанол (1:1) и промывали от водорастворимых примесей 2.5% раствором NaCl. Полученный экстракт упаривали и растворяли в смеси хлороформ–метанол (1:1), хранили при –20°С.

Индивидуальные классы полярных липидов анализировали с помощью двумерной ТСХ на пластинах с силикагелем 60 10 × 10 см (Merck, Германия) в системе растворителей: хлороформ–метанол–вода (65:25:4) в первом направлении и хлороформ–ацетон–метанол–уксусная кислота–вода (50:20:10:10:5) – во втором направлении (Benning et al., 1995). Нейтральные липиды разделяли в одномерной двупрогонной системе: толуол–гексан–муравьиная кислота (35:15:0,25), затем в том же направлении до 2/3 высоты пластины в си-

стеме гексан–диэтиловый эфир–муравьиная кислота (30:20:0,5). Липиды идентифицировали, используя стандартные свидетели и специфические реагенты на отдельные функциональные группы (Кейтс, 1975).

Количество глицеро-, сфинго- и бетаиновых липидов определяли денситометрически с использованием прибора Денскан (Ленхром, Россия). Для этого хроматограммы проявляли в 10% серной кислоте в метаноле с последующим нагреванием при 160°C. Расчет содержания отдельных классов липидов на хроматограммах проводили с помощью программы DENS-14-12-03 в режиме линейной аппроксимации по калибровочным кривым, построенным по стандартным растворам ФХ («Larodan», Швеция), бычьих цереброзидов, триглицеридов (Sigma, США) и эргостерина (Fluka, США).

Метилловые эфиры ЖК получали в процессе гидролиза липидов в 2,5% серной кислоте в метаноле при 70°C в течение 2 ч (Кейтс, 1975). Хроматографическую идентификацию входящих в состав липидов жирных кислот производили в виде метиловых эфиров методом ГЖХ-МС на хроматографе Маэстро (Интерлаб, Россия), построенном на основе Agilent 7820A с MSD 5975. Анализ осуществлялся на капиллярной колонке Supelco OmegaWax 250 (USA) длиной 30 м, внутренним диаметром 0,25 мм и толщиной пленки неподвижной фазы 0,25 мкм. Режим хроматографа: газ-носитель – He; постоянная скорость потока – 1,0 мл/мин; деление потока – 1:20; температура испарителя – 250°C; температура термостата – 170°C в течение 3 мин, затем линейное повышение до 220°C со скоростью 4°C/мин. Масс-селективный детектор работал в режиме постоянного сканирования в диапазоне от 50 до 500 m/z с частотой 2 скана/сек. Сбор и анализ данных осуществляли с помощью программы MSD ChemStation F.01.03.2357 (Agilent, Россия). Количественная интерпретация выполнена методом нормализации хроматограммы по полному ионному току.

Статистическая обработка результатов исследования. Данные, полученные после статистической обработки эксперимента, проведенного в 3–4-кратной биологической повторности, представлены в виде $M \pm m_m$, где M – среднее арифметическое, m_m – ошибка среднего арифметического. Достоверность различий в содержании липидов оценивали по критерию Стьюдента при доверительном уровне значимости $P1 = 95\%$. В статье обсуждаются только статистически значимые различия.

Результаты и обсуждение

Рост и морфология. *Phaeococcomyces* sp., являясь мезофильным видом, демонстрировал наибольшую скорость роста колонии при температуре 12 и 24°C, тогда как при 4°C интенсивность роста резко снижалась (рис. 1). *T. microsporus* является психрофильным видом. Скорость роста этого штамма незначительно увеличивалась при переходе от 4°C к 12°C, при этом не происходило изменения макроморфологических признаков. При температуре 24°C наблюдался переход к дрожжеподобным структурам как адаптивная реакция, направленная на выживание культуры в стрессовых условиях. Максимальная скорость роста изолята психротрофного вида *P. pannorum* была отмечена при температуре 12°C. При 4°C скорость роста несколько снижалась, наблюдалось изменение окраски реверса колонии и выделение пигмента в питательную среду. При температуре 24°C скорость роста была ниже, чем при 12°C, рост колоний происходил за счет субстратного и погруженного мицелия, а воздушный мицелий отсутствовал, из-за чего колонии имели слизистую поверхность (рис. 1).

Состав липидов. Мембранные липиды изученных штаммов были представлены преимущественно фосфатидилхолинами (ФХ) и фосфатидилэтаноламинами (ФЭ), в меньшем количестве присутствовали кардиолипины (КЛ), фосфатидилсерины (ФС), фосфатидилинозиты (ФИ) и сфинголипиды, а именно, гликоцерамиды (ГлЦер) (рис. 2, А). У *Phaeococcomyces* sp. была зарегистрирована способность синтезировать бетаиновые липиды диацилглицеринтриметилгомосерины (ДГТС). Среди нейтральных липидов анализировали стерины, триацилглицериды (ТАГ), диацилглицериды (ДАГ) и свободные жирные кислоты (СЖК) (рис. 2, Б).

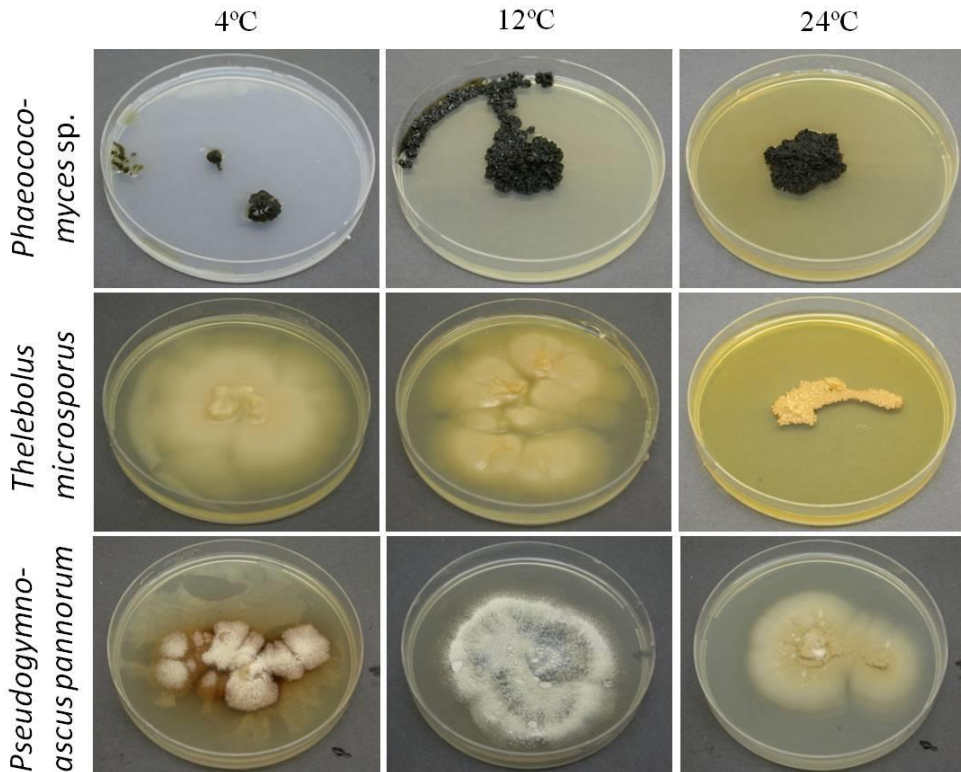


Рис. 1. Морфология поверхностных культур микромицетов, выращенных при разных температурах.

Fig. 1. The morphology of surface cultures of micromycetes grown at different temperatures.

У мезофильного штамма *Phaeococcomyces* sp. при повышении температуры до 24°C было отмечено снижение общего количества полярных липидов и уменьшение доли ФЭ по сравнению с контролем (12°C), что согласуется с гипотезой Хазеля об уменьшении пропорции липидов, дестабилизирующих бислойную мембрану («небислойных»), в процессе её реструктуризации при повышении температуры (Hazel, 1995). Адаптация к высокой температуре сопровождалась также увеличением пропорции ГлЦер. Усиление синтеза сфинголипидов является важным элементом механизма противостояния тепловому стрессу. Так, в клетках дрожжей *S. cerevisiae* ряд процессов, инициирующихся в ответ на высокую температуру, опосредуются повышенным синтезом этих соединений (Jenkins, 2003). При понижении температуры культивирования *Phaeococcomyces* sp. до 4°C наблюдалось уменьшение содержания ФК до следовых количеств и увеличение пропорции КЛ. При отклонении температуры от оптимальной (как в сторону низких, так и в сторону высоких значений) повышалось содержание запасных липидов – ТАГ или СЖК, что может быть связано с неспецифической адаптивной реакцией, сопровождающейся пополнением энергетических резервов для переживания стрессовых условий.

Отдельного внимания заслуживает тот факт, что липид бетаинового типа ДГТС был в значительных количествах обнаружен в культурах *Phaeococcomyces* sp., выращенных при 12°C, и полностью отсутствовал при 24°C и 4°C. Бетаиновые липиды являются структурными аналогами ФХ: они также содержат триметиламмонийную группу в полярной части молекулы, но, в отличие от ФХ, не имеют остатка фосфорной кислоты. Эти эволюционно древние глицеролипиды синтезируются зелеными и бурыми водорослями, криптогамными растениями, а также некоторыми α -протеобактериями и грибами (Dembitsky, 1996; Cañavate et al., 2016).

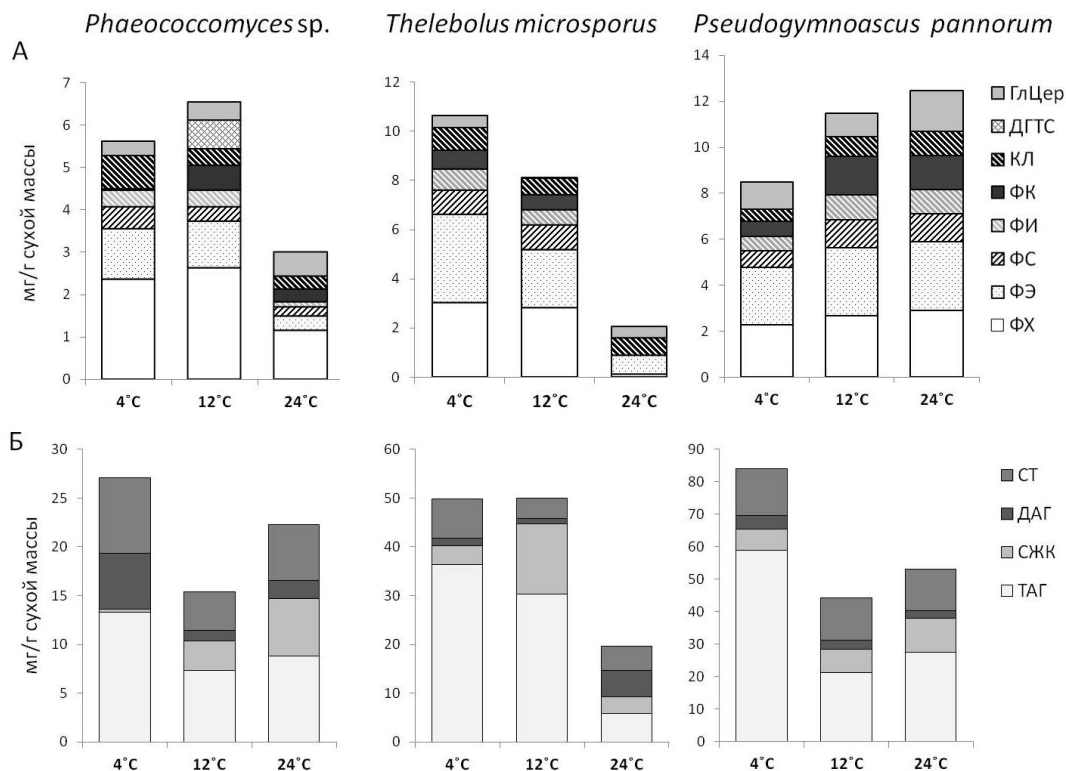


Рис. 2. Состав полярных (А) и нейтральных (Б) липидов микромицетов, выращенных при разных температурах. Обозначения в тексте.

Fig. 2. The composition of polar (A) and neutral (B) lipids of micromycetes grown at different temperatures. X-axis – cultivation temperature; y-axis – lipid content, mg/g DW. ГлЦер – GlCer, ДГТС – DGTS, КЛ – DPG, ФК – PA, ФИ – PI, ФС – PS, ФЭ – PE, ФХ – PC, СТ – sterols, ДАГ – DAG, СЖК – FFA, ТАГ – TAG.

У грибов бетаиновые липиды, представленные одним классом соединений – ДГТС, были выявлены у аско- (Istokovics, 1998; Котлова, 2005) и базидиомицетов (Vaskovsky, 1998; Künzler, 1997). Биосинтез бетаиновых липидов и ФХ происходит независимо (Moore, 2001). Известно, что индукция биосинтеза бетаиновых липидов в клетках, в норме их не содержащих, может провоцироваться недостатком фосфора в среде (Киселева, 2008; Senik et al., 2015; Naik et al., 2017) и связана, по-видимому, с переходом на более экономный в отношении фосфора режим обмена. Кроме того, недавно появились сведения о возможном участии ДГТС в адаптации к низким температурам у водорослей (Murakami et al., 2018). Авторы предполагают два альтернативных механизма адаптации, задействующих эти липиды: 1) усиление биосинтеза ДГТС, этерифицированных полиненасыщенными $C_{20:5}$ кислотами, направленное на уменьшение вязкости мембраны, или 2) компенсаторное увеличение уровня ДГТС в условиях истощения галактолипидов МГДГ, которые конкурируют с ДГТС за субстрат – пул эйкозапентеновых кислот. Физиологический смысл накопления липидов бетаинового типа при температурном стрессе также может быть связан со стабилизацией мембранных структур вследствие высокой устойчивости молекул бетаиновых липидов к гидролитическим процессам (López-Lara, 2003). Однако по нашим данным, в культурах *Phaeococcomyces sp.* накопление бетаиновых липидов происходило не при холодовом стрессе, а наоборот, в оптимальных температурных условиях. Эти результаты согласуются с данными Сеник и др. (2012) о том, что при культивировании базидиального гриба *F. velutipes* при 10, 15 и 20°C максимальная аккумуляция ДГТС наблюдалась при 15°C, то есть

при температуре, являющейся оптимальной для дифференцировки и плодообразования этого штамма. В связи с этим можно предположить, что грибы имеют иные, чем у водорослей, механизмы регуляции содержания бетаиновых липидов в зависимости от температуры. Следует отметить, что накопление ДГТС в культурах *Phaeococcomyces* sp. не имело компенсаторный характер в ответ на истощение фосфолипидов: уровень фосфолипидов при 12°C был не ниже, чем в других условиях.

Липидные профили психрофильного гриба *T. microsporus* в условиях культивирования при 4 и 12°C различались не столь значительно. При низкой температуре наблюдалось увеличение содержания «небислойного» липида ФЭ, а также увеличение количества ТАГ и стерина на фоне уменьшения уровня СЖК. Более кардинальные изменения происходили в составе липидов *T. microsporus* при повышении температуры до 24°C: тепловой стресс и переход на дрожжевую форму роста сопровождался уменьшением количества всех фосфолипидов за исключением кардиолипина; возросла доля ГлЦер. Количество триглицеридов снизилось в 6-7 раз по сравнению с культурами, выросшими при 4 и 12°C.

Культуры психротрофного вида *P. pannorum*, выращенные при 4, 12 и 24°C, незначительно отличались по содержанию фосфолипидов. При низкой температуре наблюдалось небольшое снижение количества полярных липидов с уменьшением доли ФК. Значительные изменения происходили только во фракции триглицеридов, содержание которых при понижении температуры до 4°C увеличилось в 2 раза. Возможно, уменьшение уровня ФК связано именно с усилением биосинтеза ТАГ. По всей видимости, накопление ТАГ в форме липидных капель является для данного вида важным механизмом устойчивости к холоду, в отличие от психрофила *T. microsporus*, адаптирующегося к холодным местообитаниям в основном за счёт иных физиологических особенностей. При повышении температуры наблюдалось двукратное увеличение содержания ГлЦер.

Состав ЖК липидов. Из литературы хорошо известно, что ключевым механизмом адаптации к высоким температурам является поддержание вязкости мембран посредством снижения доли ненасыщенных ЖК в составе липидов (Sinensky, 1974; Los, 2004). По нашим данным, у штамма *Phaeococcomyces* sp. степень ненасыщенности липидов при переносе культур с 12°C на 24°C, как и ожидалось, уменьшилась, в основном за счет замены линолевой С18:2 и линоленовой С18:3 кислот на олеиновую С18:1 и пальмитиновую С16:0 кислоты (табл.). При холодовом стрессе наблюдалось уменьшение доли линолевой кислоты и увеличение линоленовой, хотя на значении индекса ненасыщенности липидов эти изменения не сказались.

Таблица

Состав жирных кислот общей фракции липидов

Table

Fatty acid composition (%) of total lipids. Note: UI – unsaturation index.

ЖК	<i>Phaeococcomyces</i> sp.			<i>Thelebolus microsporus</i>			<i>Pseudogymnoascus pannorum</i>		
	4°C	12°C	24°C	4°C	12°C	24°C	4°C	12°C	24°C
C16:0	8,7±0,7	7,5±0,1	10,2±0,7	12,7±0,9	12,5±0,8	12,1±0,1	14,7±0,1	11,3±0,8	13,1±0,7
C16:1	1,8±0,2	1,5±0,2	1,5±0,4	2,0±0,1	2,6±0,1	1,7±0,5	1,4±0,1	1,1±0,1	2,2±0,1
C18:0	2,8±0,1	1,8±0,2	1,8±0,5	2,0±0,1	1,9±0,1	3,5±0,3	1,9±0,1	1,9±0,1	2,4±0,1
C18:1	31,5±0,9	31,1±0,7	47,5±0,9	44,0±1,5	45,0±1,4	44,6±0,5	47,4±0,5	44,8±1,3	50,4±0,1
C18:2	38,1±1,0	44,5±0,9	34,0±0,5	31,3±1,6	32,9±2,2	34,7±0,6	32,1±0,5	39,2±0,5	30,5±0,8
C18:3	16,9±0,7	13,5±0,5	3,6±0,5	6,6±0,3	2,9±0,1	3,1±1,2	2,0±0,1	0,9±0,2	0,1±0,05
ИИ	1,6	1,6	1,3	1,3	1,2	1,2	1,2	1,3	1,1

Состав ЖК в липидах психрофила *T. microsporus* практически не менялся в ходе адаптации к изменениям температуры, за исключением повышения уровня линоленовой кислоты при 4°C и небольшого увеличения доли стеариновой кислоты при 24°C.

Индекс ненасыщенности липидов *P. pannorum* при холодовом стрессе, как ни странно, уменьшился. Возможно, на результаты повлияло то, что анализ ЖК проводился на общей фракции липидов, и резкое увеличение содержания ТАГ при 4°C снизило процент ненасы-

щенных жирных кислот, которые образуются в основном в мембранных липидах. При повышении температуры штам демонстрировал уменьшение степени ненасыщенности ЖК за счёт увеличения доли олеиновой кислоты и, в меньшей степени, пальмитиновой, сходным с *Phaeococcomyces* sp. образом.

Заключение

Таким образом, сравнительное исследование трёх видов аскомицетов позволило выявить общие и специфические реакции на изменение температуры культивирования. У всех трёх штаммов адаптация к низкотемпературному стрессу в большей или меньшей степени сопровождалась десатурацией С18 жирных кислот до линоленовой, а также накоплением резервных липидов. Спецификой психрофила *T. microsporus* явилось накопление ФЭ и стеринов, а у *P. pannorum* наблюдалось уменьшение доли ФК.

Повышение температуры вызывало у всех трёх штаммов накопление ГлЦер. Уровень остальных мембранных липидов сокращался у всех видов, за исключением психротрофа *P. pannorum*. Содержание резервных липидов было повышено у *Phaeococcomyces* sp. и *P. pannorum*, но сильно снижено в культурах *T. microsporus*, у которого в этих условиях произошёл переход из мицелиальной в дрожжевую форму роста.

У штамма *Phaeococcomyces* sp. впервые обнаружена способность синтезировать бетаиновые липиды ДГТС при оптимальной температуре роста.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по теме № АААА-А19-119020890079-6 и Программы РАН №17 «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» с использованием оборудования Центра Коллективного Пользования БИН РАН.

Список литературы

- Keits M. 1975. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. М.: Мир. 322 с. [Keits M. 1975. Tekhnika lipidologii. Vydelenie, analiz i identifikatsiia lipidov. M.: Mir. 322 p.]
- Кирицели И. Ю., Власов Д. Ю., Абакумов Е. В., Гиличинский Д. А. 2010. Разнообразие и ферментативная активность микромитетов из слабозрелых почв Береговой Антарктики // Микология и Фитопатология. Т. 44. № 5. С. 387–397. [Kirtsideli I. Yu., Vlasov D. Yu., Abakumov E. V., Gilichinskii D. A. 2010. Raznoobrazie i fermentativ-naia aktivnost' mikromitsetov iz slaborazvitykh pochv Beregovoi Antarkitiki // Mikologiya i Fitopatologiya. T. 44. № 5. P. 387–397.]
- Киселева М. А. 2008. Метаболизм мембранных липидов у свободноживущих и симбиотических зеленых водорослей рода *Pseudococcomyxa* в условиях дефицита фосфора: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 23 с. [Kiseleva M. A. 2008. Metabolizm membrannykh lipidov u svobodnozhivushchikh i simbioticheskikh zele-nykh vodoroslei roda Pseudococcomyxa v usloviakh defitsita fosfora: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. SPb. 23 p.]
- Сеник С. В., Котлова Е. Р., Новиков А. В., Шаварда А. Л., Псурцева Н. В. 2012. Образование диацилглицерилтриметилгмосеринов в поверхностной культуре базидиомицета *Flammulina velutipes* // Микробиология. Т. 81. № 5. С. 578–586. [Senik S. V., Kotlova E. R., Novikov A. V., Shavarda A. L., Psurtseva N. V. 2012. Obrazovanie diatsilg-litseriltrimetilgmoserinov v poverkhnostnoi kul'ture bazidiomitseta Flammulina velutipes // Mikrobiologiya. T. 81. № 5. P. 578–586.]
- Сеник С. В., Малюшенко Л. Г., Котлова Е. Р., Шаварда А. Л., Моисеенко К. В., Брускин С. А., Корева О. В., Псурцева Н. В. 2015. Diacylglyceryltrimethylhomoserine content and gene expression changes triggered by phosphate deprivation in the mycelium of the basidiomycete *Flammulina velutipes* // Phytochemistry. V. 117. P. 34–42
- Benning C., Huang Z. H., Gage D. A. 1995. Accumulation of a novel glycolipid and a betaine lipid in cell of *Rhodobacter sphaeroides* grown under phosphate limitation // Archives of Biochemistry and Biophysics. V. 317. P. 103–111.
- Cañavate J. P., Armada I., Ríos J. L., Hachero-Cruzado I. 2016. Exploring occurrence and molecular diversity of betaine lipids across taxonomy of marine microalgae // Phytochemistry. V. 124. P. 68–78
- Cañavate J. P., Armada I., Hachero-Cruzado I. 2017. Interspecific variability in phosphorus-induced lipid remodelling among marine eukaryotic phytoplankton // New Phytol. V. 213. P. 700–713
- Chen P.-W., Fonseca L. L., Hannun Y. A., Voit E. O. 2013. Coordination of rapid sphingolipid responses to heat stress in yeast // PLoS Comput Biol. V. 9. N5. e1003078. DOI:10.1371/journal.pcbi.1003078
- Coleine C., Stajich J. E., Zucconi L., Onofri S., Pombuppa N., Egidi E., Franks A., Buzzini P., Selbmann L. 2018. Antarctic cryptoendolithic fungal communities are highly adapted and dominated by *Lecanoromycetes* and *Dothideomycetes* // Front. Microbiol. V. 9. P. 1392. DOI: 10.3389/fmicb.2018.01392
- Dembitsky V. M. 1996. Betaine ether-linked glycerolipids: chemistry and biology // Progress in Lipid Research. V. 35. P. 1–51.
- Ernst R., Ejsing C. S., Antonny B. 2016. Homeoviscous adaptation and the regulation of membrane lipids // Journ. of Molecular Biol. V. 428. N 24. P. 4776–4791

Frąc M., Jezierska-Tys S., Takashi Y. 2015. Occurrence, detection, and molecular and metabolic characterization of heat-resistant fungi in soils and plants and their risk to human health // *Advances in Agronomy*. V. 132. P. 161–204. doi.org/10.1016/bs.agron.2015.02.003

Istokovics A., Morita N., Izumi K., Hoshino T., Yumoto I., Sawada M.T., Ishizaki K., Okuyama H. 1998. Neutral lipids, phospholipids, and a betaine lipid of the snow mold fungus, *Microdochium nivale* // *Canadian Journ. of microbiology*. V. 44. P. 1051–1059.

Hazel J. R. 1995. Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation? // *Annual Review of Physiology*. V. 57. P. 19–42.

Jenkins G. M. 2003. The emerging role for sphingolipids in the eukaryotic heat shock response // *CMLS, Cell. Mol. Life Sci.* V. 60 P. 701–710

Kirtsideli I. Yu., Vlasov D. Yu., Novozhilov Yu. K., Abakumov E. V., Barantsevich E. P. 2018. Assessment of anthropogenic influence on antarctic mycobiota in areas of Russian polar stations // *Contemporary Problems of Ecology*. V. 11. N. 5. P. 449–457. DOI: 10.1134/S1995425518050074

Kotlova E. R. Popov E. S. 2005. Distribution of betaine lipids and phosphatidylcholines in ascomycetes // *Mikol. Fitopatol.* V. 39. N. 4. P. 68–77.

Künzler K., Eichenberger W. 1997. Betaine lipids and zwitterionic phospholipids in plants and fungi // *Phytochemistry*. V. 46. P. 883–892.

Los D. A., Murata N. 2004. Membrane fluidity and its roles in the perception of environmental signals // *Biochim Biophys Acta*. V. 1666. P. 142–57.

López-Lara I.M., Sohlenkamp C., Geiger O. 2003. Membrane lipids in plant-associated bacteria: their biosyntheses and possible functions // *Molecular Plant-Microbe Interactions*. V. 16. N 7. P. 567–579.

McElhaney R. N. 1984. The relationship between membrane lipid fluidity and phase state and the ability of bacteria and mycoplasmas to grow and survive at various temperatures // *Biomembranes*. V. 12. P. 249–276.

Moore T. S., Du Z., Chen Z. 2001. Membrane lipid biosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii*. In vitro biosynthesis of diacylglyceryltrimethylhomoserine // *Plant Physiology*. V. 125. P. 423–429.

Murakami H., Nobusawa T., Hori K., Shimojima M., Ohta H. 2018. Betaine lipid is crucial for adapting to low temperature and phosphate deficiency in nanochloropsis // *Plant Physiology*. V. 177. P. 181–193.

Naik S., Cahoon R., Tripp B., Elowsky C., Alvarez S., Liu K., Zhang C., Riekhof W. 2017. Phosphate starvation induces replacement of phospholipids with the betaine lipid diacylglycerol-N,N,N-trimethylhomoserine in the human fungal pathogen *Candida albicans* // *BioRxiv*. 199133. DOI: <https://doi.org/10.1101/199133>

Nichols B. W. 1963. Separation of the lipids of photosynthetic tissues: improvements in analysis by thin-layer chromatography // *Biochimica et Biophysica Acta*. V. 70. P. 417–425.

Sinensky M. 1974. Homeoviscous adaptation – a homeostatic process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. V. 71. N 2. P. 522–525.

Tereshina V. M., Memorska, A. S., Feofilova E. P., Kotlova E. R. 2010. Membrane lipid and cytosol carbohydrate composition in *Aspergillus niger* under heat shock // *Microbiology (Mikrobiologiya)*. V. 79. N 1. P. 40–46.

Vaskovsky V. E., Khotimchenko S. V., Boolukh E. M. 1998. Distribution of diacylglyceroltrimethylhomoserine and phosphatidylcholine in mushrooms // *Phytochemistry*. V. 47. N 5. P. 755–760.

Vieira G., Puric J., Morão L. G., Dos Santos J. A., Inforsato F. J., Sette L. D., Ferreira H., Sass D. C. 2018. Terrestrial and marine Antarctic fungi extracts active against *Xanthomonas citri* subsp. *citri* // *Lett Appl Microbiol*. V. 67. N 1. P. 64–71. DOI: 10.1111/Lam.12890

Сведения об авторах

Сеник Светлана Викторовна

к. б. н., с. н. с. лаборатории микологии
ФГБУН Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: senik@binran.ru

Кирцидели Ирина Юрьевна

к. б. н., с. н. с. лаборатории микологии
ФГБУН Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: microfungi@mail.ru

Богомолова Евгения Валентиновна

к. б. н., с. н. с. лаборатории микологии
ФГБУН Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: fungi@yandex.ru

Senik Svetlana Viktorovna

Ph. D. in Biological sciences, Senior Researcher
of laboratory of Mycology
Komarov Botanical Institute of RAS, St. Petersburg
E-mail: senik@binran.ru

Kirtsideli Irina Yuryevna

Ph. D. in Biological sciences, Senior Researcher
of laboratory of Mycology
Komarov Botanical Institute of RAS, St. Petersburg
E-mail: microfungi@mail.ru

Bogomolova Eugenia Valentinovna

Ph. D. in Biological sciences, Senior Researcher
of laboratory of Mycology
Komarov Botanical Institute of RAS, St. Petersburg
E-mail: fungi@yandex.ru