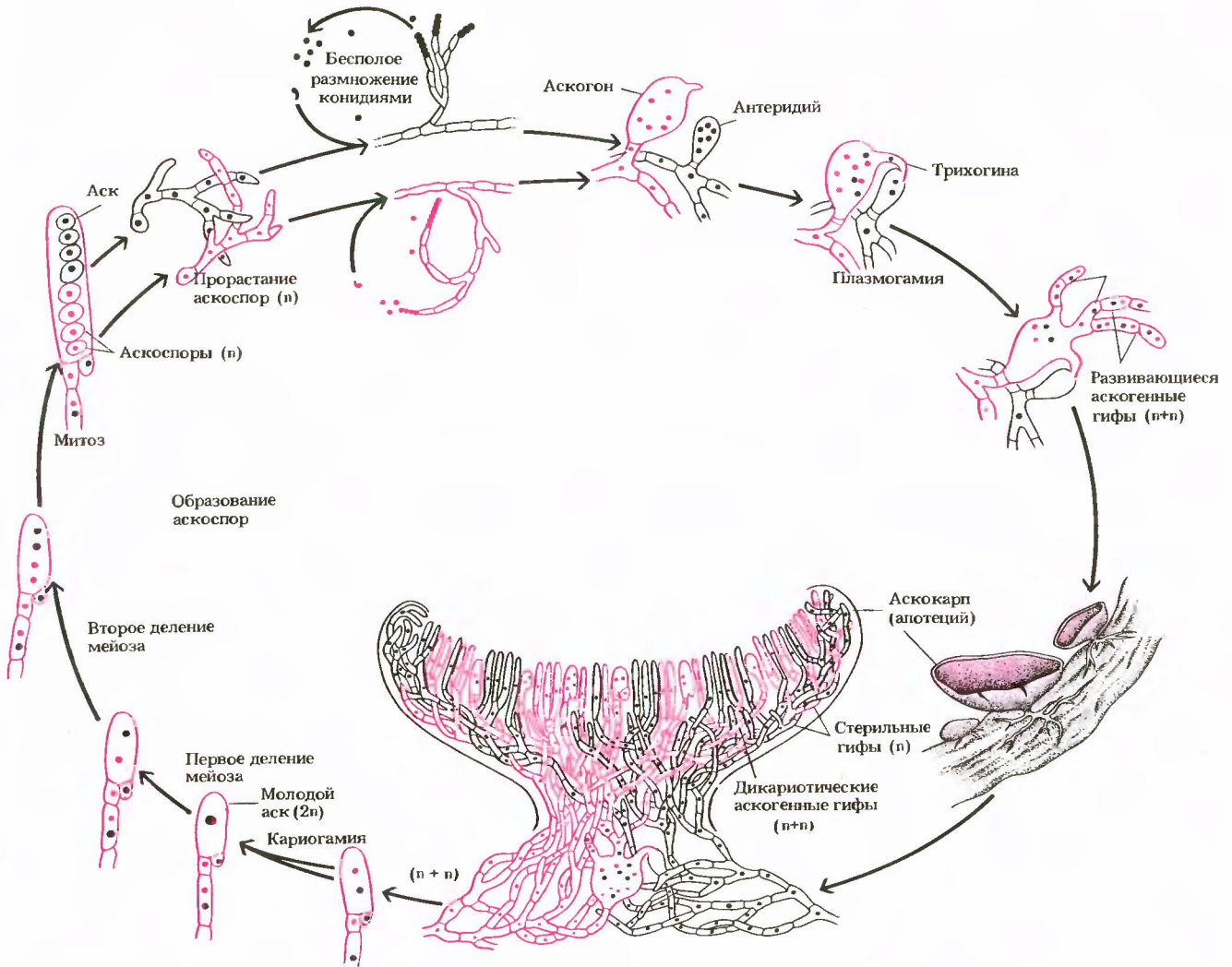


Рис. 13-15. Типичный жизненный цикл аскомицета. Бесполое размножение связано с образованием особей, обычно

многоядерных спор, называемых конидиями. Половой процесс включает формирование асков и аскоспор, возникающих

в результате мейоза, который происходит в аске сразу же после кариогамии



Эти образования отличают аскомицеты от всех прочих грибов (рис. 13-13). Аски формируются обычно внутри сложной структуры из плотно переплетенных гиф, *аскокарпа*, во многих случаях макроскопических размеров. Аскокарп может быть открытым в виде чаши (апотеций, рис. 13-11,Б), замкнутым и округленным (клеистотеций, рис. 13-13,Б), колбообразным, с мелкой порой для выхода аскоспоры (перитеций, рис. 13-13,В). Аски обычно развиваются на внутренней поверхности аскокарпа, и их слой называется *гимением*, или *гимениальным* (рис. 13-14).

На рис. 13-15 показан характерный для аскомицета жизненный цикл. Образование мицелия начинается с прорастания аскоспоры; вскоре он уже формирует конидиеносцы. В течение сезона роста образуется огромное число конидий; именно они отвечают за расселение гриба.

Аски возникают на том же мицелии, что и конидии; этому предшествует формирование многоядерных гаметангиев — антеридия и аскогона. Мужские ядра антеридия проходят в аскогон через вырост последнего, *трихогину*. Таким образом, имеет место *плазмोगамия* — слияние двух протопластов.

Мужские ядра в пределах общей цитоплазмы находят себе парные, генетически отличные женские ядра, не сливаясь с ними. Затем из аскогона начинают расти и удлиняться *аскогенные гифы*, куда по мере их развития мигрируют пары ядер, причем в этих гифах и аскогоне проходят синхронные митотические деления. Клеточное деление в развивающихся аскогенных гифах ведет к образованию *дикарионов*, т. е. клеток с двумя гаплоидными ядрами.

Аск сначала закладывается на верхушке развивающейся аскогенной гифы, состоящей из дикарионов. При этом одна из ее двуждерных клеток разрастается в форме крючка, и два ядра в ней делятся таким образом, что их веретена располагаются примерно вдоль оси гифы параллельно друг другу. Два дочерних ядра в верхушке гифы сближаются, еще одно оказывается у «острия» крючка, а оставшееся лежит около септы в его основании. Затем образуются две перегородки, делящие клетку-крючок на три клетки, средняя из которых и превращается в аск. Именно в ней происходит *кариогамия*: два ядра сливаются, образуя диплоидное ядро (зиготу), единственное в жизненном цикле аскомицетов (за исключением

парасексуального процесса). Вскоре после кариогамии «молодой» аск начинает удлиняться. Диплоидное ядро затем делится мейотически и обычно еще раз митотически. Если этот митоз происходит, зрелый аск содержит восемь спор, если митоз отсутствует — четыре. Образовавшиеся гаплоидные ядра с прилежащими участками цитоплазмы отделяются друг от друга, давая *аскоспоры*. У большинства аскомицетов зрелый аск разбухает и в конце концов лопается, выстреливая свои споры в воздух. Обычно они отлетают примерно на 2 см, но у некоторых видов дальность рассеивания достигает 30 см.

Одноклеточные аскомицеты: дрожжи

Дрожжи — в основном одноклеточные организмы, размножающиеся бесполо делением или почкованием (рис. 13-16, А), реже с помощью спор. Половой процесс представляет собой слияние двух клеток или аскоспор с образованием зиготы. Зигота может давать диплоидные почки или функционировать как аск, делясь мейотически и образуя четыре гаплоидных ядра. Затем может происходить митоз. Внутри зиготы (т. е. теперь уже аска) вокруг ядер формируются оболочки, и возникают четыре или восемь аскоспор, высвобождающихся при разрушении стенки аска (рис. 13-16, Б). Аскоспоры либо бесполо почкуются, либо сливаются с другими клетками, чтобы повторить половой процесс.

Дрожжи играют важную роль в жизни человека из-за своей способности сбраживать углеводы, расщепляя глюкозу с образованием этилового спирта и CO_2 . В результате они используются в виноделии (источник этанола), хлебопечении (источник CO_2) и пивоварении, где необходимы оба эти соединения. Многие полезные в хозяйстве штаммы дрожжей были получены путем отбора и скрещивания. Сейчас для их дальнейшего улучшения путем введения полезных генов из других организмов используются методы генной инженерии (см. гл. 30). В современном виноделии к относительно стерильному виноградному соку добавляют чистые штаммы дрожжей; раньше для получения вина применялись дикие штаммы, обитавшие на гроздьях (см. рис. 16-17). Иногда букет вина определяется непосредственно виноградом, но в большинстве случаев он зависит от использованного грибка. В пивоварении среда сначала стерилизуется нагреванием, а потом сбраживается чистой культурой дрожжей. Как правило, в производстве вина, сидра, саке и пива используются штаммы одного вида *Saccharomyces cerevisiae*, хотя находят применение и другие. Фактически только этот вид использу-

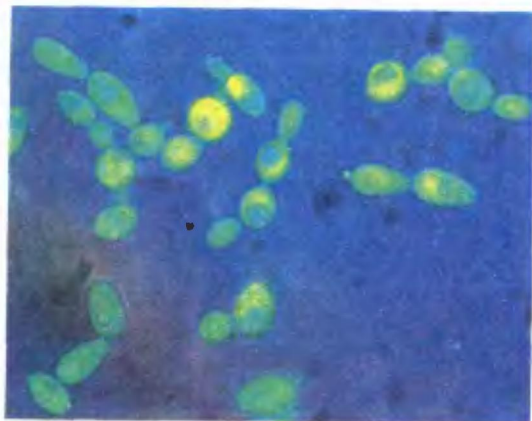
ется сейчас в хлебопечении (рис. 13-16, А). Некоторые дрожжи патогенны для человека, вызывая такие болезни, как молочница и криптококкоз.

Ряд видов, особенно *Saccharomyces cerevisiae*, — ценный объект генетических исследований. Как и бактерия *Escherichia coli*, этот вид стал излюбленным организмом для изучения метаболизма, генетики и развития, в данном случае у эукариотических клеток. Недавно ученые сумели даже синтезировать функциональную дрожжевую микрохромосому, передаваемую в ходе последовательных митотических циклов; такого еще не удавалось в случае других эукариот. Детальное изучение дрожжей при легкости экспериментирования с их генетическим материалом, несомненно, намного повысит значение этих организмов в промышленности будущего (см. рис. 13-3).

Большинство дрожжей — аскомицеты, однако несколько их родов относят к базидиомицетам, например *Cryptococcus*, вызывающий заболевание криптококкоз, а также некоторые непатогенные виды *Candida*. Упрощенная и обычно одноклеточная структура дрожжей — очевидно, результат эволюции более сложных мицелиарных грибов. Редукция исходного строения этих организмов зашла так далеко, что трудно определить родственные связи дрожжей с другими группами. Однако, насколько известно, все они произошли от многоклеточных предков, причем одноклеточные формы возникли у грибов не один раз даже среди аскомицетов. К дрожжам относят 39 родов и около 350 видов. Они распространены в самых разнообразных сухопутных и водных местобитаниях, где находят подходящий источник углерода.

Fungi imperfecti (несовершенные грибы)

Несовершенные грибы, или дейтеромицеты, включают около 25 000 описанных видов, для которых неизвестен половой процесс (рис. 13-17, 13-18), что объясняется их недостаточной изученностью или утратой полового размножения в процессе эволюции. Большинство таких «несовершенных» грибов — по сути дела аскомицеты, образующие только конидии, но некоторые по характерным септам и пряжкам можно отнести к базидиомицетам (см. рис. 13-29). Парасексуальные циклы, широко распространенные среди несовершенных грибов, поддерживая изменчивость, вероятно, частично компенсируют отсутствие у них полового процесса. В целом классификация здесь основана на способе образования конидий (рис. 13-12, 13-18). Несовершенные грибы — искусственная группа, объединяющая разнообразные орга-



А



Б

10 мкм

Рис. 13-16. Дрожжи. А. Почкование клеток пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*). Б. Аски с аскоспорами у *Schizosaccharomyces octosporus*