

ДРОЖЖИ

Дрожжи – это внетаксономическая группа одноклеточных грибов, утративших мицелиальное строение в связи с переходом к обитанию в жидких и полужидких, богатых органическими веществами субстратах. Объединяет около 1500 видов, относящихся к аскомицетам и базидиомицетам.

Различить дрожжи, принадлежащие к разным отделам грибов можно как по характеристикам их жизненного цикла, так и без его наблюдения по признакам аффинитета. К ним относятся: синтез каротиноидов, тип убихинонов, тип почкования, содержание ГЦ пар в ДНК, наличие уреазы и др.

Типичное разделение

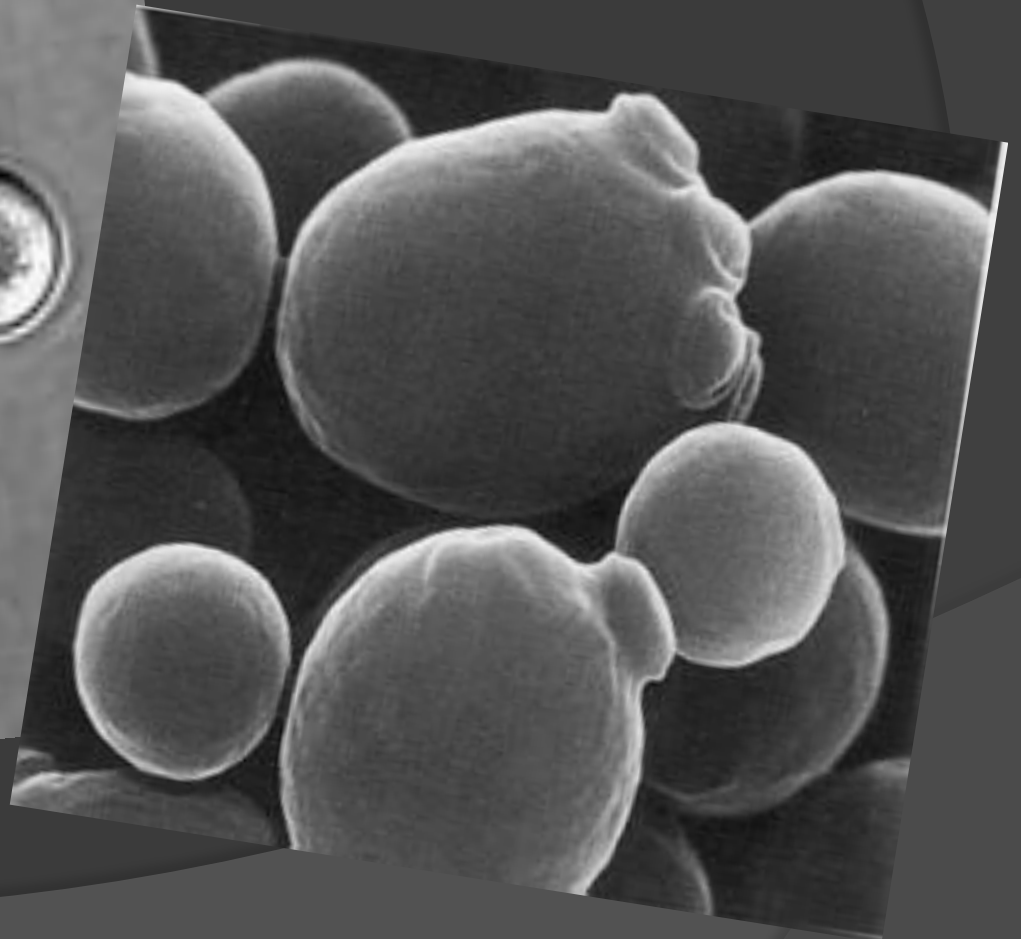
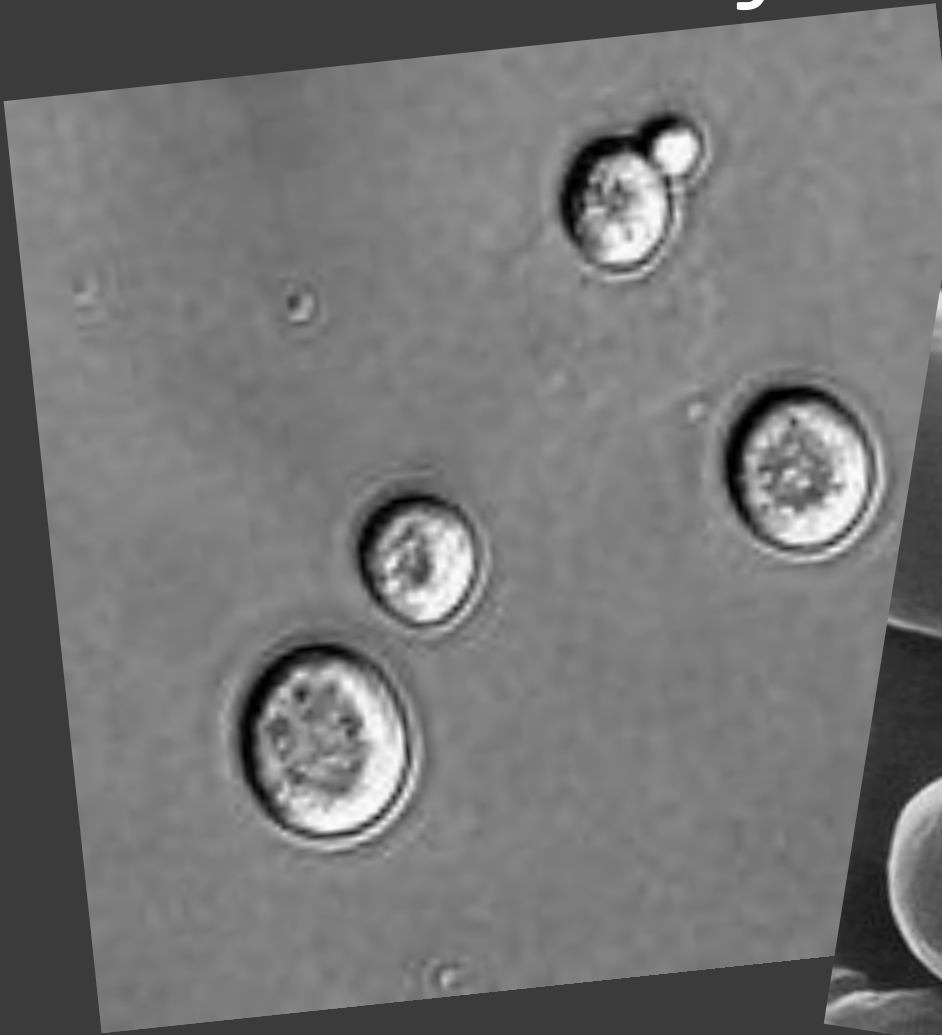
Аскомицеты

- Saccharomycotina
- Taphrinomycotina
- Schizosaccharomycetes

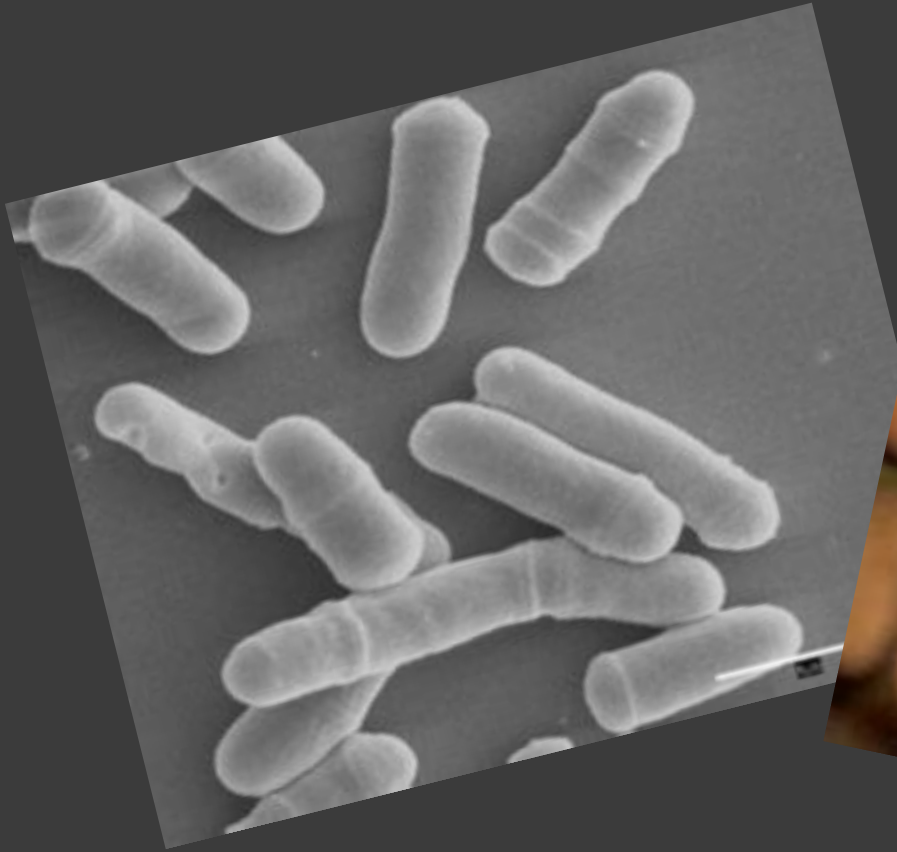
Базидиомицеты

- Urediniomycetes
- Sporidiales

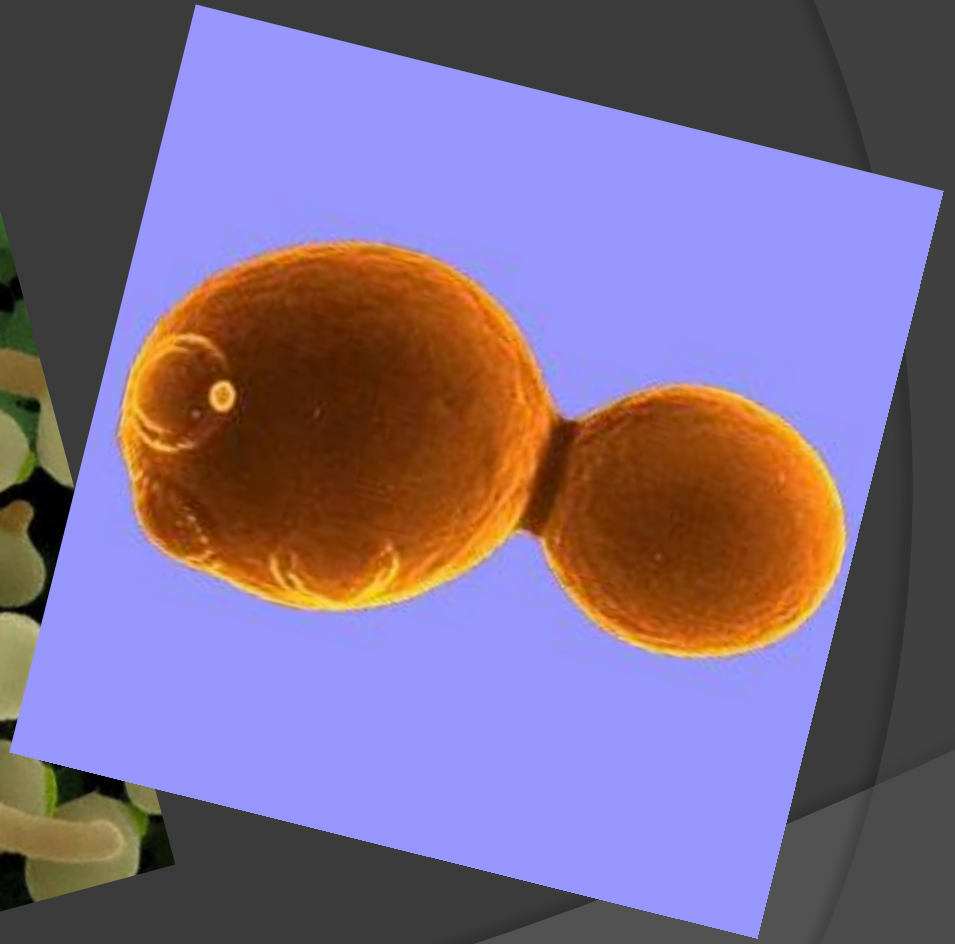
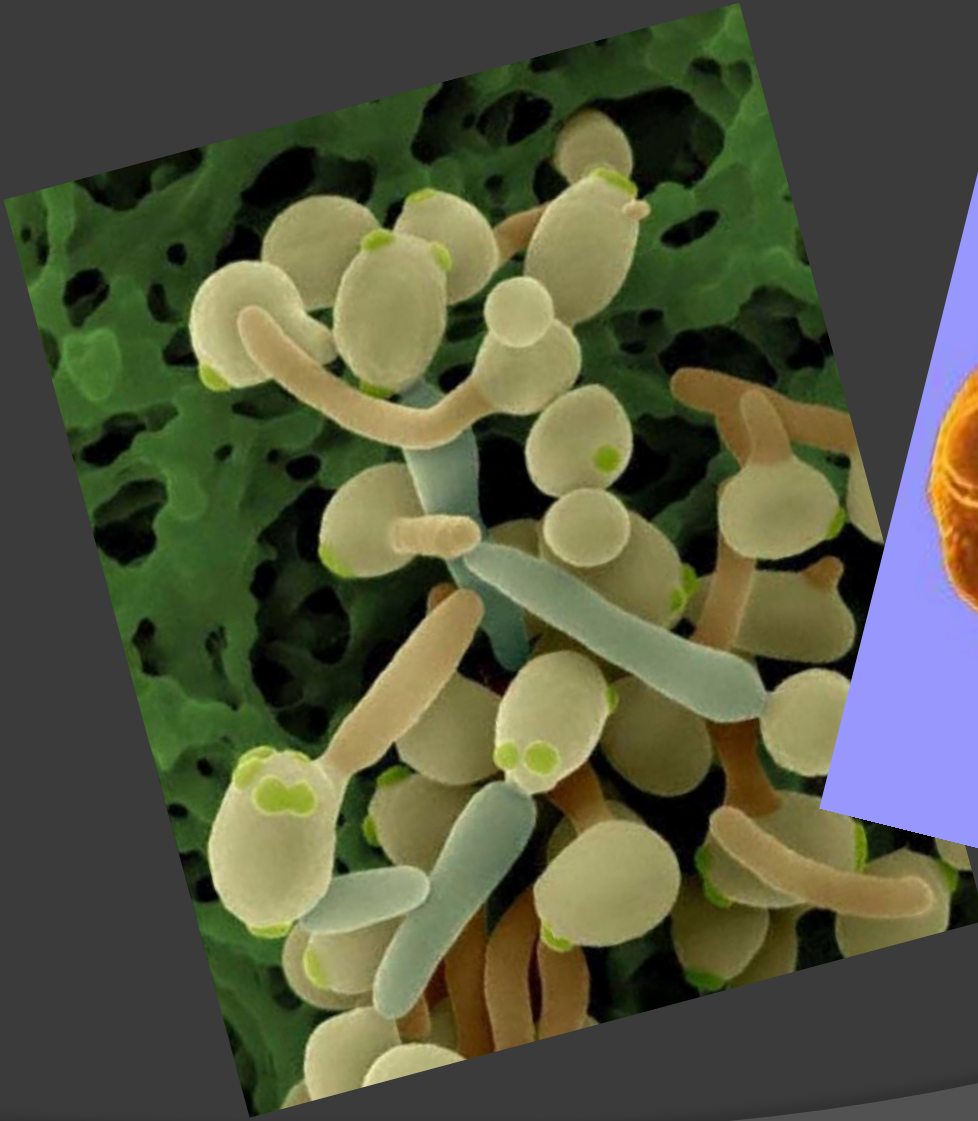
Saccharomycotina



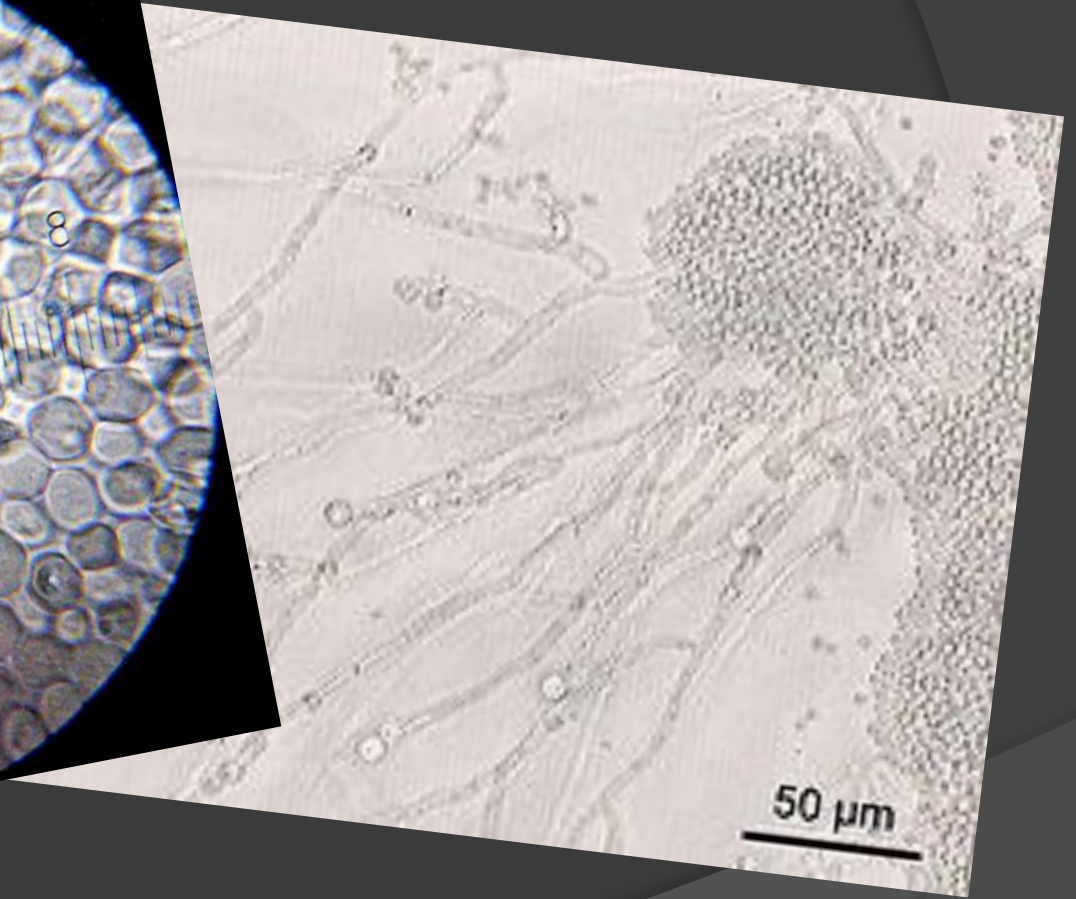
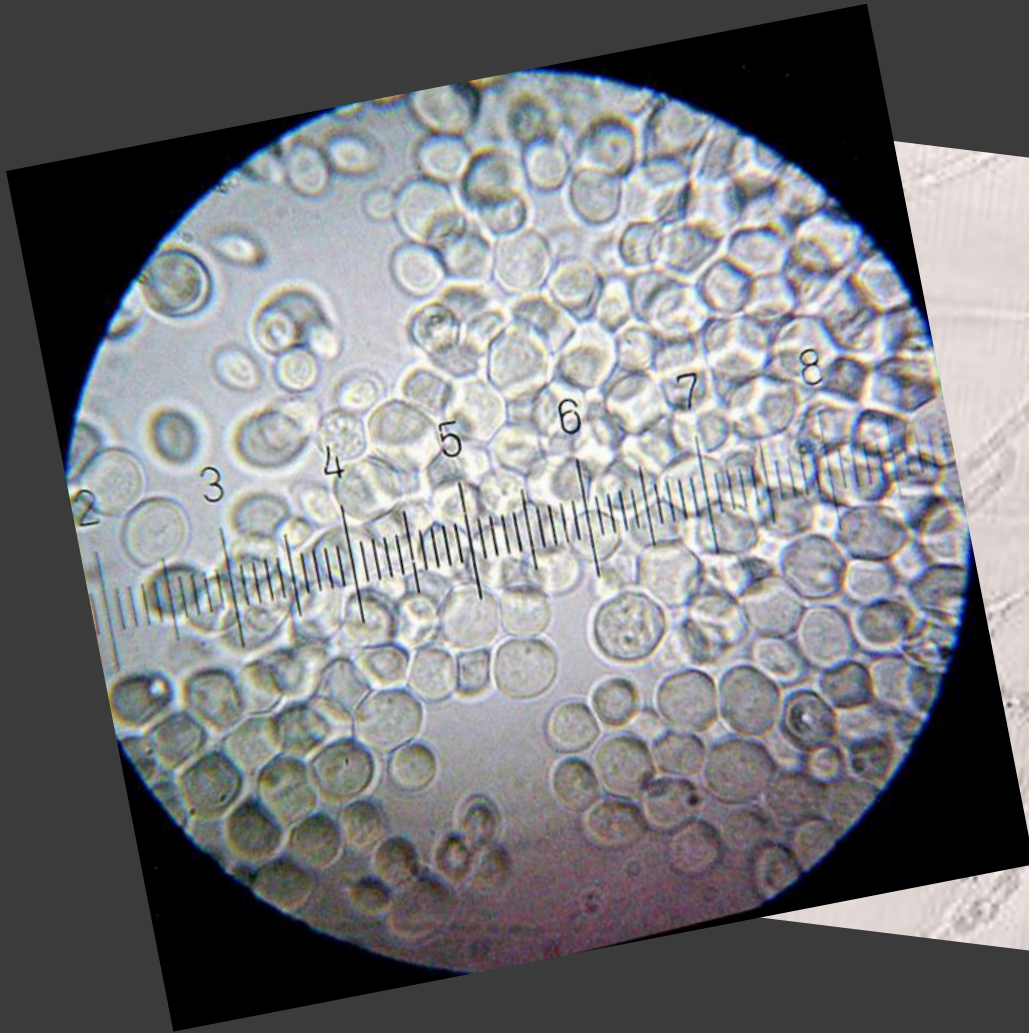
Taphrinomycotina



Urediniomycetes



Sporidiales



Дрожжи являются хемоорганогетеротрофами и используют органические соединения как для получения энергии, так и в качестве источника углерода. Им необходим кислород для дыхания, однако при его отсутствии многие виды способны получать энергию за счёт брожения с выделением спиртов. В отличие от бактерий, среди дрожжей нет облигатных анаэробов, гибнущих при наличии кислорода в среде. При пропускании воздуха через сброживаемый субстрат дрожжи прекращают брожение и начинают дышать, потребляя кислород и выделяя углекислый газ. Это ускоряет рост дрожжевых клеток. Однако даже при доступе кислорода в случае высокого содержания глюкозы в среде дрожжи начинают её сброживать.

Дрожжи достаточно требовательны к условиям питания. В анаэробных условиях дрожжи могут использовать в качестве источника энергии только углеводы, причём в основном гексозы и построенные из них олигосахариды. Некоторые виды усваивают и пентозы, например, ксилозу.

Schwanniomyces occidentalis и *Saccharomycopsis fibuliger* способны сбраживать крахмал, *Kluveromyces fragilis* — инулин. В аэробных условиях круг усваиваемых субстратов шире: помимо углеводов в него входят также жиры, углеводороды, ароматические и одноуглеродные соединения, спирты, органические кислоты. Гораздо больше видов способны использовать пентозы в аэробных условиях. Тем не менее, сложные соединения для большинства дрожжей недоступны.

Источниками азота для всех дрожжей могут быть соли аммония, примерно половина видов имеет нитратредуктазу и может усваивать нитраты. Пути усвоения мочевины различны у аскомицетовых и базидиомицетовых дрожжей. Аскомицетовые сначала карбоксилируют её, затем гидролизуют, базидиомицетовые — сразу гидролизуют уреазой.

Для практического применения важны продукты вторичного метаболизма дрожжей, выделяемые в малых количествах в среду: сивушные масла, ацетоин, диацетил, масляный альдегид, изоамиловый спирт, диметилсульфид и др. Именно от них зависят органолептические свойства полученных с помощью дрожжей продуктов.

Местообитания дрожжей связаны преимущественно с богатыми сахарами субстратами: поверхностью плодов и листьев, где они питаются прижизненными выделениями растений, нектаром цветов, раневыми соками растений, мёртвой фитомассой и т. д., однако они распространены также в почве и природных водах. Дрожжи постоянно присутствуют в кишечнике и ходах ксилофагов, богатые дрожжевые сообщества развиваются на листьях, поражённых тлём. Представители рода *Lurotuses* являются типичными почвенными обитателями.

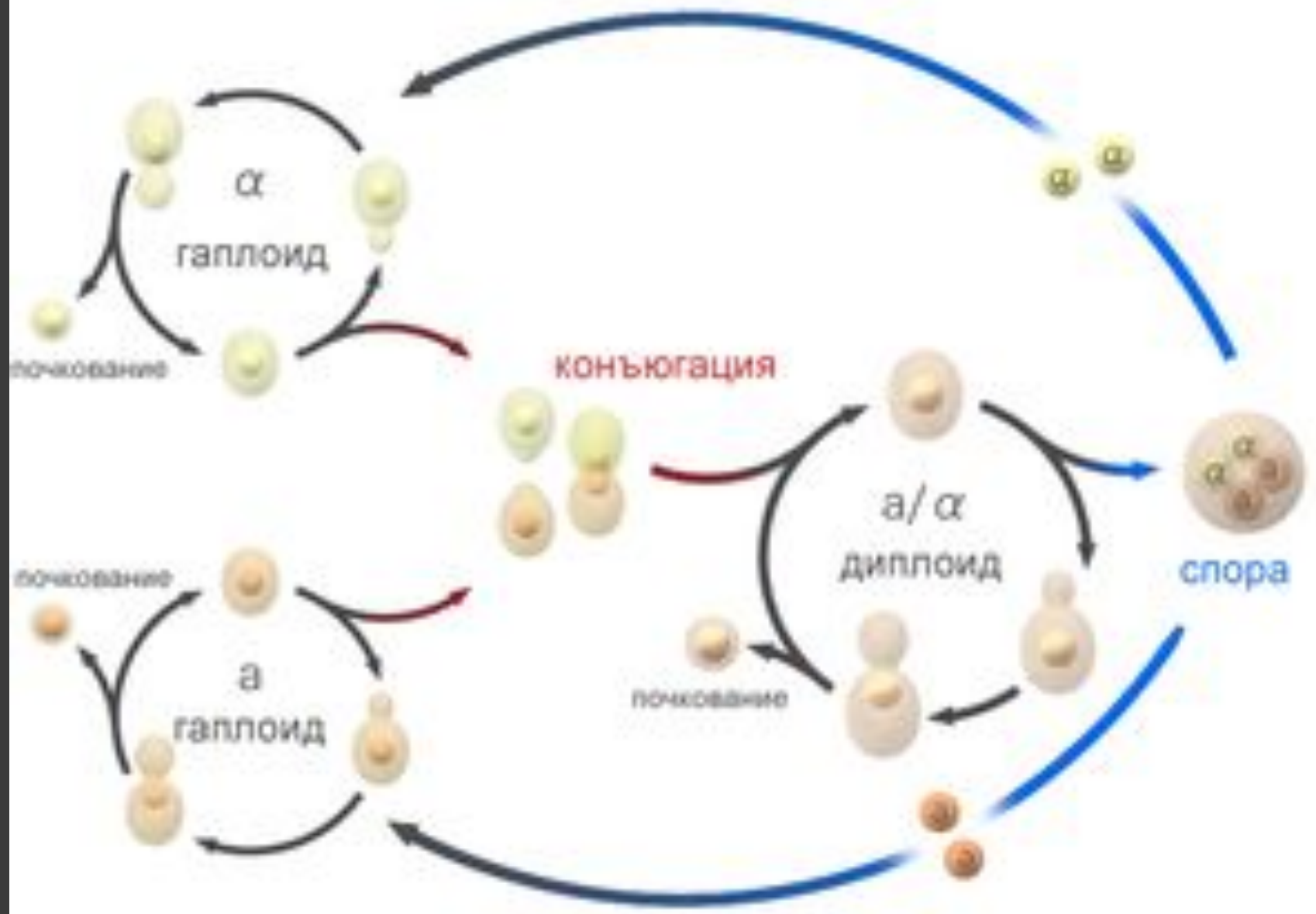
Жизненный цикл

Отличительной особенностью дрожжей является способность к вегетативному размножению в одноклеточном состоянии. При сопоставлении с жизненными циклами грибов это выглядит как почкование спор или зиготы. Многие дрожжи также способны к реализации полового жизненного цикла, в котором могут быть и мицелиальные стадии.

У некоторых дрожжеподобных грибов, образующих мицелий, возможен его распад на клетки. Это роды *Endomyces*, *Galactomyces*, *Arxula*, *Trichosporon*. У последних двух артроспоры после образования начинают почковаться. *Trichosporon* также образует вегетативные эндоспоры внутри клеток мицелия.

Циклы аскомицетных дрожжей

Наиболее характерным типом вегетативного размножения для одноклеточных аскомицетных дрожжей является почкование, лишь *Schizosaccharomyces pombe* размножаются не почкованием, а бинарным делением.



Место закладки почки является важным диагностическим признаком: полярное почкование за счёт образования шрамов почкования приводит к формированию апикулярных и грушевидных клеток; многостороннее не видоизменяет форму клетки. У родов *Sterigmatomyces*, *Kurtzmanomyces*, *Fellomyces* почкование происходит на длинных выростах.

Почкование у аскомицетных дрожжей
голобластическое: клеточная стенка
материнской клетки размягчается,
выгибается наружу и даёт начало
клеточной стенке дочерней.

Часто, особенно у аскомицетных дрожжей родов *Candida* и *Pichia*, клетки после почкования не расходятся и образуют псевдомицелий, отличающийся от истинного отчётливо видными перетяжками на месте септ и более короткими по сравнению с предшествующими конечными клетками.

Гаплоидные аскомицетные дрожжевые клетки имеют два типа спаривания: a и α . Термин «пол» не используется, поскольку клетки морфологически идентичны и различаются только одним генетическим локусом *mat*. Клетки разных типов у могут сливаться и образовывать диплоид a/α , который после мейоза даёт 4 гаплоидных аскоспоры: две a и две α . Вегетативное размножение аскомицетных дрожжей возможно у разных видов либо только на гаплоидной стадии, либо только на диплоидной, либо на обеих .

Циклы базидиомицетных дрожжей

Почкование базидиомицетных дрожжей энтеробластическое: клеточная стенка материнской клетки разрывается, из разрыва выходит почка и синтезирует свою клеточную стенку с нуля. Деление дрожжевых клеток для базидиомицетов не характерно.

Помимо обычного почкования многие виды исключительно базидиомицетных дрожжей способны образовывать вегетативные баллистоспоры: споры на выросте, наполненном гликогеном. Из-за гидролиза гликогена давление увеличивается и спора отстреливается на расстояние до нескольких миллиметров. При тесте на образование баллистоспор дрожжи высеваются на пластинку агаризованной питательной среды, закреплённую на крышке чашки Петри. Рост дрожжей на среде под этой пластинкой означает наличие у них баллистоспор и их принадлежность к базидиомицетам.

При половом размножении у базидиомицетов при слиянии гаплоидных дрожжевых клеток слияние ядер не происходит и формируется дикариотическая клетка, дающая начало мицелию. Уже на мицелии происходит кариогамия и образуются базидиоспоры, часто даже на плодовом теле. Единственными дрожжами среди базидиомицетов, не образующими мицелия даже при половом цикле размножения являются *Xanthophyllomyces dendrorhous*.

Следует отметить, что у базидиомицетовых дрожжей типы спаривания различаются обычно не одним, а большим количеством локусов. Могут сливаться только те клетки, у которых все эти локусы различны, то есть типов спаривания больше двух.

ПРИМЕНЕНИЕ

Некоторые виды дрожжей с давних пор используются человеком при приготовлении хлеба, пива, вина, кваса и др. В сочетании с перегонкой процессы брожения лежат в основе производства крепких спиртных напитков. Полезные физиологические свойства дрожжей позволяют использовать их в биотехнологии. В настоящее время их применяют в производстве ксилита, ферментов, пищевых добавок, для очистки от нефтяных загрязнений.

Также дрожжи широко используются в науке в качестве модельных организмов для генетических исследований и в молекулярной биологии. Пекарские дрожжи были первыми из эукариот, у которых была полностью определена последовательность геномной ДНК . Важным направлением исследований является изучение прионов у дрожжей.



Традиционные процессы.

Хлебопечение

Приготовление печёного дрожжевого хлеба — одна из древнейших технологий. В этом процессе используется преимущественно *Saccharomyces cerevisiae*. Они проводят спиртовое брожение с образованием множества вторичных метаболитов, обуславливающие вкусовые и ароматические качества хлеба. Спирт испаряется при выпечке.

Кроме того, в тесте формируются пузыри углекислого газа, заставляющие его «подниматься» и после выпечки придающие хлебу губчатую структуру и мягкость. Аналогичный эффект вызывает внесение в тесто соды и кислоты, но в этом случае вкус и аромат хлеба уступает таковому, приготовленному с использованием дрожжей.

На вкус и аромат хлеба влияют не только качество сырья, использованного для выпечки хлеба, но и характеристика ферментативных и термальных процессов, — так, редуцирующие сахара, образующиеся под действием амилаз, являются как субстратом для брожения, при этом продуктами являются и в том числе низколетучие ароматические вещества, так и образующимися при поджаривании за счёт неферментативной реакции с аминокислотами ароматическими веществами, также большое значение имеют протеазы и липооксигеназы.



Виноделие

Дрожжи в естественных условиях присутствуют на поверхности плодов винограда, часто они заметны как светлый налёт на ягодах, образованный преимущественно *Hanseniaspora uvarum*. «Настоящими» винными дрожжами принято считать вид *Saccharomyces cerevisiae*, который в природе встречается лишь на 1 ягоде винограда из 1000 . Однако эта раса дрожжей отличается значительно более высокой этанолаустойчивостью по сравнению с другими. Что в большинстве случаев приводит к тому, что именно она и выигрывает конкуренцию и подавляет остальные виды в процессе брожения вина.

Собранный виноград давят, получая сок с 10—25 % сахара. Для получения белых вин от него отделяют смесь косточек и кожуры, в мусте для красных вин она остаётся. Затем в результате брожения сахара превращаются в этанол. Вторичные метаболиты дрожжей, а также соединения, полученные из них при созревании вина, определяют его аромат и вкус, также большое значение в дозревании уже перебродившего вина и придании ему аромата имеют молочнокислые бактерии, например *Oenococcus oeni*. Для получения ряда вин вторично сбраживают уже перебродившее вино.

Прекращение брожения связано либо с истощением запасов сахаров, либо с достижением порога токсичности этанола для дрожжей. Хересные дрожжи *Saccharomyces beticus*, в отличие от обычных дрожжей, более устойчивы. Первоначально хересные дрожжи были известны только на юге Испании, где благодаря их свойствам получали крепкое вино — херес. Со временем хересные дрожжи были также обнаружены в Армении, Грузии, Крыму и др. Хересные дрожжи также используют при производстве некоторых крепких сортов пива.



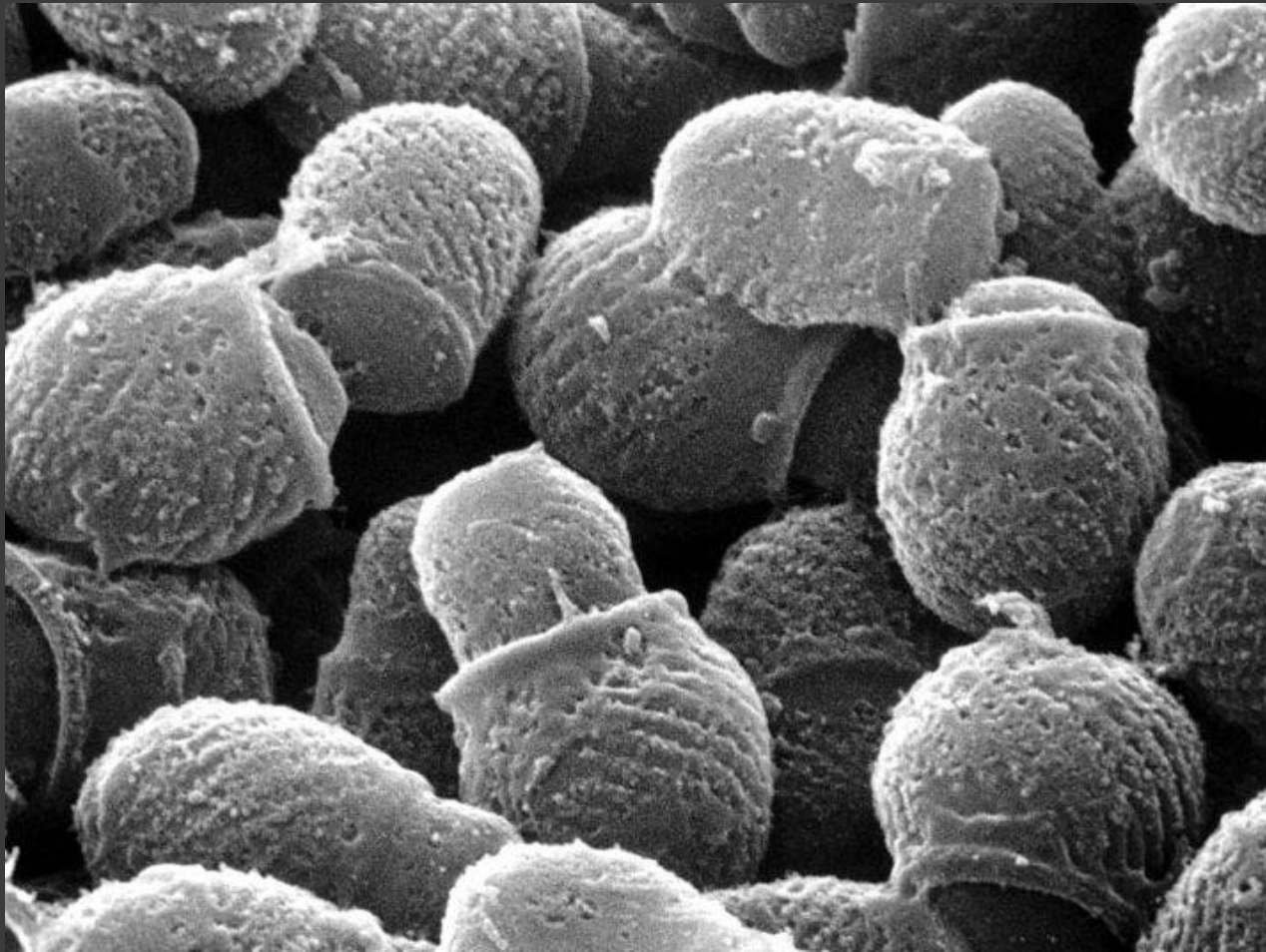
Пивоварение и квасоварение

В пивоварении в качестве сырья используется зерно, содержащее много крахмала, но мало сбраживаемых дрожжами сахаров. Поэтому перед брожением крахмал гидролизуют. Для этого используются амилазы, образуемые самим зерном при прорастании. Пророщенный ячмень носит название солод. Солод размалывают, смешивают с водой и варят, получая сусло, которое впоследствии сбраживается дрожжами. Различают пивные дрожжи низового и верхового брожения.

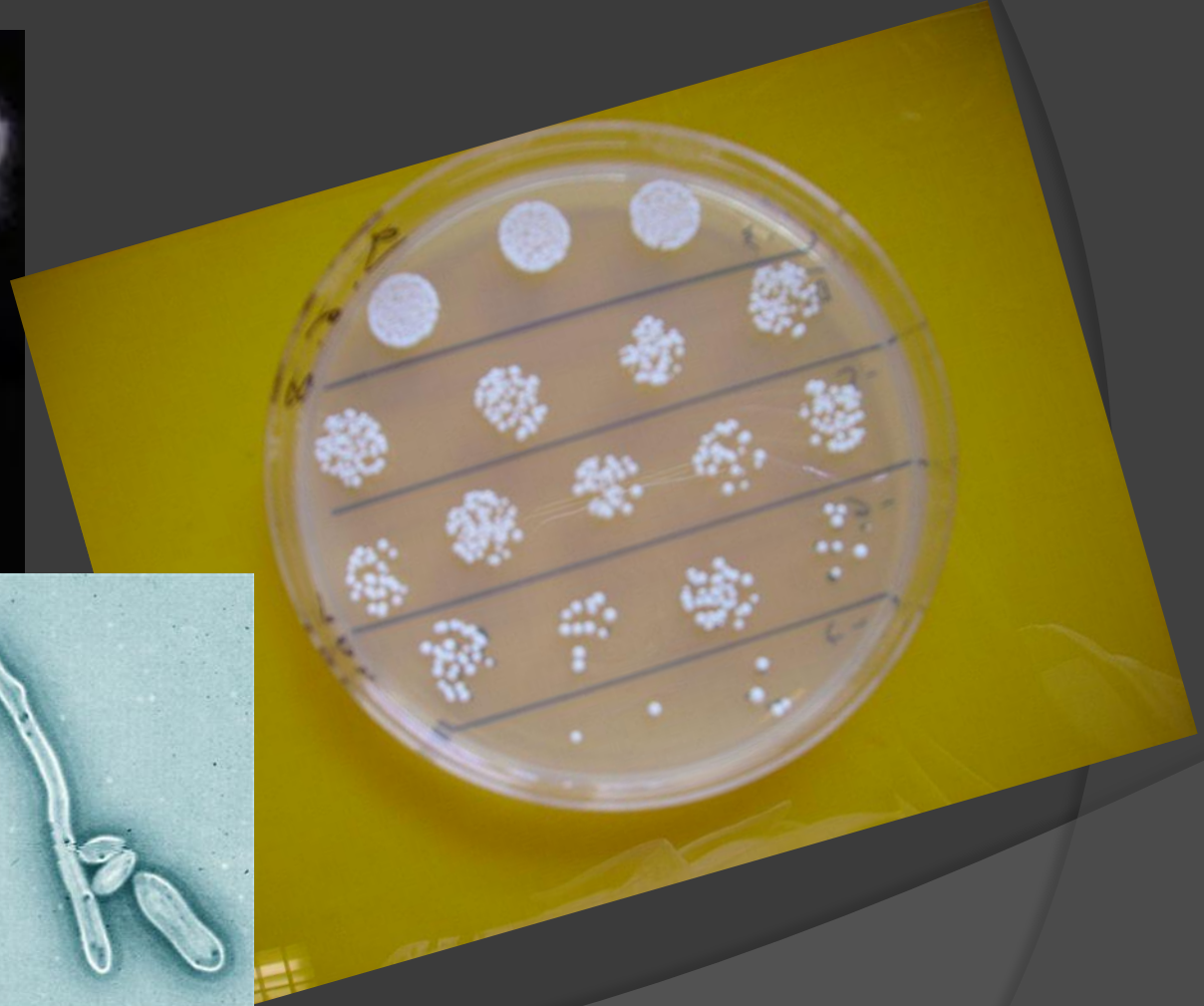
Дрожжи верхового брожения формируют «шапку» на поверхности сусла, предпочитают температуры 14—25 °С и выдерживают более высокие концентрации спирта. Дрожжи низового брожения имеют оптимум развития при 6—10 °С и оседают на дно ферментёра.

При создании пшеничного пива часто используется *Torulaspora delbrueckii*. При изготовлении ламбика применяются случайно попавшие в ферментёр дрожжи, обычно они принадлежат к роду *Brettanomyces*.

Torulasporea delbrueckii



P. Brettanomyces



Квас производится по аналогичной схеме, однако помимо ячменного широко применяется ржаной солод. К нему добавляется мука и сахар, после чего смесь заливается водой и варится с образованием сусла. Важнейшим отличием квасоварения от производства пива является использование при сбраживании сусла помимо дрожжей молочнокислых бактерий.

Использование дрожжей в современной биотехнологии

Промышленное производство спирта

Спиртовое брожение — процесс, приводящий к образованию этанола из водных растворов углеводов, под действием некоторых видов дрожжей как вид метаболизма.

В биотехнологии для производства спирта используют сахарный тростник, фуражную кукурузу и другие дешёвые источники углеводов. Для получения сбраживаемых моно- и олигосахаридов они разрушаются серной кислотой или амилазами грибного происхождения. Затем проводится сбраживание и ректификационная перегонка спирта до стандартной концентрации около 96 % об. Дрожжи рода *Saccharomyces* были генетически модифицированы для сбраживания ксилозы — одного из основных мономеров гемицеллюлозы, что позволяет повысить выход этанола при использовании растительного сырья, содержащего наряду с целлюлозой и значительные количества гемицеллюлоз. Всё это может снизить цену и улучшить его положение в конкурентной борьбе с углеводородным топливом.

Дрожжи в производстве альтернативного горючего

Дрожжи в качестве биоэнергетического средства и как организмы ферментации сахара, используются в производстве альтернативного горючего для транспортных средств и приобрели в начале XXI-го века новый интерес и повышенное внимание.

Применение в медицине

- Высушенные пивные дрожжи используют для производства лекарственных препаратов и БАД.
- Длительное время выпускался препарат Гефифитин, как общеукрепляющее лекарственное средство.
- Жидкие пивные дрожжи традиционно прописывались ослабленным, лицам с аллергическими заболеваниями
- Существует ряд препаратов на основе *Saccharomyces boulardii*, поддерживающих и восстанавливающих флору желудочно-кишечного тракта. Показано, что *S. boulardii* снимает симптомы острой диареи у детей, предотвращает реинфекцию *Clostridium difficile*, снижает частоту сокращений мускулатуры кишечника у больных синдромом раздражённого кишечника, снижает риск возникновения различных видов диареи.

Применение в качестве модельного объекта

Многие данные по цитологии, биохимии и генетике эукариот были впервые получены на дрожжах рода *Saccharomyces*. Особенно это положение касается биогенеза митохондрий: дрожжи оказались одними из немногих организмов, способных существовать только за счёт гликолиза и не гибнущих в результате мутаций в геноме митохондрий, препятствующем их нормальному развитию. Для генетических исследований важен короткий жизненный цикл дрожжей и возможность быстрого получения большого числа их особей и поколений, что позволяет изучать даже очень редкие явления.

В настоящее время интенсивно ведётся изучение прионов дрожжей, поскольку те близки по строению к открытым ранее прионам млекопитающих, однако абсолютно безопасны для человека; их также существенно проще исследовать.

Чайный гриб

Чайный гриб является ассоциацией дрожжей и уксуснокислых бактерий, данные бактерии относятся к роду *Zoogloea*.

Наиболее часто наблюдались ассоциации дрожжей *Brettanomyces bruxellensis*, *Candida stellata*, *Schizosaccharomyces pombe*, *Torulaspora delbrueckii*, *Zygosaccharomyces bailii* и других, с рядом штаммов семейства *Acetobacteraceae*. Его использование в Российской империи началось в 1900-е годы, видимо, он был завезён после русско-японской войны.

Дрожжи как фактор порчи пищевых продуктов

Дрожжи способны расти на средах с низкими рН, особенно в присутствии углеводов, органических кислот и других легко утилизируемых источников органического углерода. Они хорошо развиваются при температурах 5—10 °С, когда мицелиальные грибы уже неспособны к росту.

В процессе жизнедеятельности дрожжи метаболизируют компоненты пищевых продуктов, образуя собственные специфические конечные продукты метаболизма. При этом физические, химические и, как следствие, органолептические свойства продуктов изменяются — продукт «портится».

Разрастания дрожжей на продуктах нередко видны невооруженным глазом как поверхностный налёт или проявляют себя, запуская бродильный процесс.

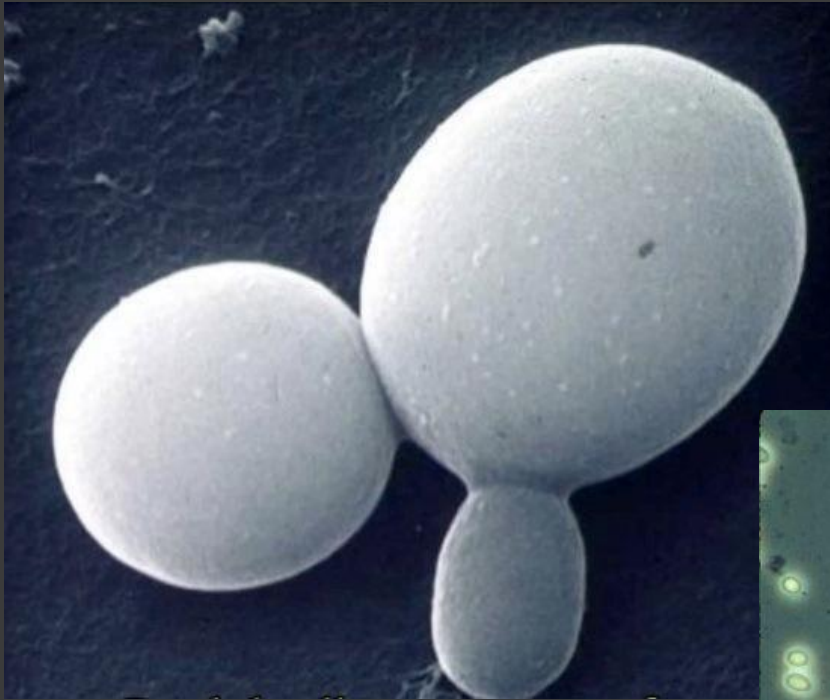
Дрожжи рода *Zygosaccharomyces* уже долгое время являются одними из важнейших агентов порчи продукции пищевой промышленности. Особенно затрудняет борьбу с ними тот факт, что они могут расти в присутствии высоких концентраций сахарозы, этанола, уксусной кислоты, бензойной кислоты и диоксида серы, являющихся важнейшими консервантами.

Патогенные дрожжи

Некоторые виды дрожжей являются факультативными и условными патогенами, вызывая заболевания у людей с ослабленной иммунной системой.

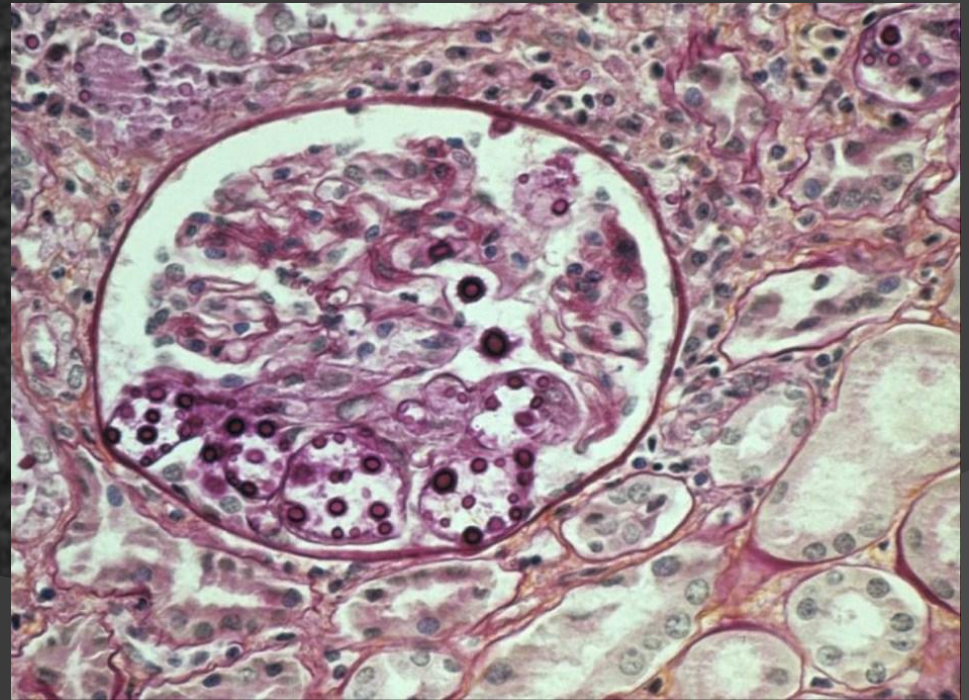
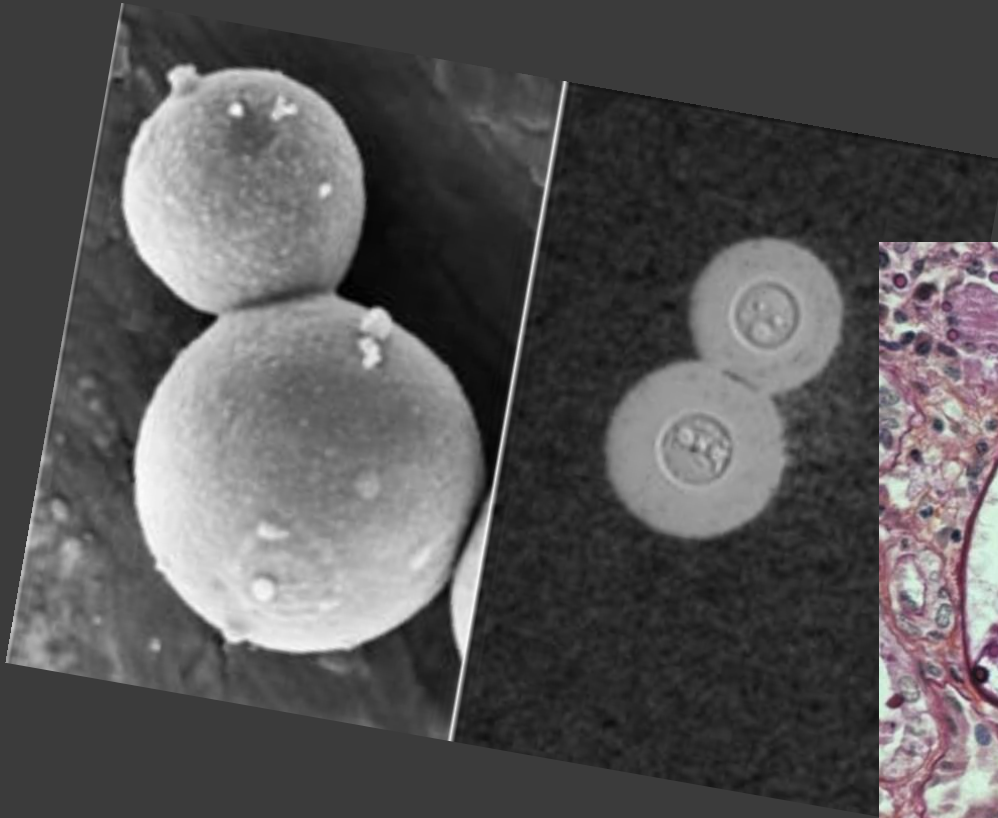
Дрожжи рода *Candida* являются компонентами нормальной микрофлоры человека, однако при общем ослаблении организма травмами, ожогами, хирургическим вмешательством, длительном применении антибиотиков, в раннем детском возрасте и в старости и т. д. грибы рода кандиды могут массово развиваться, вызывая заболевание — кандидоз. Существуют различные штаммы этого гриба, в том числе достаточно опасные. В нормальных условиях в человеческом организме дрожжи рода *Candida* ограничиваются в своём развитии естественной бактериальной микрофлорой человека, но при развитии патологического процесса многие из них образуют высокопатогенные сообщества с бактериями.

Candida



Cryptococcus neoformans вызывает криптококкоз, особенно опасный для ВИЧ-инфицированных людей: среди них заболеваемость криптококкозом достигает 7—8 % в США и 3—6 % в Западной Европе. Клетки *C. neoformans* окружены прочной полисахаридной капсулой, которая препятствует их распознаванию и уничтожению лейкоцитами. Дрожжи этого вида наиболее часто обнаруживаются в помёте птиц, при том что сами птицы не болеют.

Cryptococcus neoformans



Род *Malassezia* включает облигатных симбионтов теплокровных животных и человека, не встречающихся нигде, кроме их кожных покровов. При нарушениях иммунитета вызывают педириаз, фолликулит и себорейный дерматит. У здоровых людей при нормальном функционировании сальных желез *Malassezia* никак себя не проявляют и даже играют положительную роль, препятствуя развитию более опасных патогенов.

Malassezia

