

ԵՐԵՎԱՆԻ ՊԵՏԱԿԱՆ ՀԱՄԱԼՍԱՐԱՆ

Ս. Մ. ԲԱՂԱԼՅԱՆ

**ՍՆԿԵՐԻ
ԲԶԶԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ԳԵՆԵՏԻԿԱՅԻ
ՆԵՐԱԾՈՒԹՅՈՒՆ**

ՈՒՍՈՒՄՆԱԿԱՆ ԶԵՆԱՐԿ

ԵՐԵՎԱՆԻ ՀԱՄԱԼՍԱՐԱՆԻ ՀՐԱՏԱՐԱԿՉՈՒԹՅՈՒՆ

ԵՐԵՎԱՆ – 2005

ՀՏԴ 582.28 (07)
ՊՄԴ 28.591 ց7
Բ 141

Երաշխավորված է հրատարակության
ԵՊՀ Կենսաբանության ֆակուլտետի
խորհրդի կողմից

Գրախոսներ՝ ԳՅ ՊԱԱ ակադեմիկոս Է. Գ. ԱՆՐԻԿՅԱՆ,
կենսաբ. գիտ. դոկտոր Ն. Պ. ԲԵՂԱՐՅԱՆ,
կենսաբ. գիտ. թեկնածու Մ. Գ. ԹԱՍԼԱԽՉՅԱՆ,
կենսաբ. գիտ. թեկնածու Ն. Գ. ԱԶԱՐՅԱՆ
Խմբագիր՝ ԳՅ ՊԱԱ ակադեմիկոս Լ. Լ. ՕՍԻՊՅԱՆ

Բաղայան Ա. Մ.

Բ 141 Անկերի բջջաբանության և գենետիկայի ներածություն (Ուղղմնական
ծեռնարկ).- Երևան, Երևանի համալսարանի հրատարակչություն, 2005 թ.
68 էջ + 20 էջ ներդիր:

Զեռնարկում շարադրված են սնկերի բջջաբանության և գենետիկայի մասնագիտական դասընթացի որոշ հիմնախնդիրներ: Քննարկվում են սնկերի կենսաբանությանը վերաբերող հարցեր, բջջի, մասնավորապես՝ գենոմի կառուցվածքային առանձնահատկությունները, կենսացիկլի տիպերը, ինչպես նաև սնկերի գենետիկայի դերն ու նշանակությունը կիրառական և հիմնարար հետազոտություններում: Ներկայացված են ուսումնասիրման մի շարք ժամանակակից մեթոդներ: Զեռնարկում զետեղված է սնկերի բջջաբանության ու գենետիկայի բնագավառում հաճախ հանդիպող 140 տերմինների բացատրական ցանկ: Հիմնական մասին հաջորդում է հավելվածը, որը պարունակում է 21 նկար:

Նախատեսվում է սնկաբանների, կենսաբան ուսանողների և ասպիրանտների համար:

1900600000
Բ 2005
704 (02)05

ՊՄԴ 28.591 ց7

ISBN 5-8084-0650-1

© Ա. Մ. Բաղայան, 2005 թ.

ԲՈՎԱՆԴԱԿՈՒԹՅՈՒՆ

ՆԱԽԱԲԱՆ	5
I. ՄՆԿԵՐԸ՝ ՈՐՊԵՍ ԲԶԶԱԳԵՆԵՏԻԿԱԿԱՆ ՀԻՄՆԱՐԱՐ	
ՀԵՏԱԶՈՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱՌԱՐԿԱ.....	7
ՄՆԿԵՐԻ ԲԶԶԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ԳԵՆԵՏԻԿԱՅԻ ՌԻՍՈՒՄՆԱՍԻՐՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱ- ԿԱԿԻՑ ՄԵԹՈԴՆԵՐԸ, ԿԻՐԱՌՄԱՆ ԱՍՊԱՐԵԶՆԵՐԸ.....	9
ՄԱՆՐԱԴԻՏԱԿԱՅԻՆ ՄԵԹՈԴ.....	9
ՄԱՔՈՒՐ ԿՈՒՆՏՈՒՐԱՅԻ ՄԵԹՈԴ.....	9
ՍՈԼԵԿՈՒԲԱՅԻՆ ԿԵՆՍԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ՄԵԹՈԴՆԵՐ.....	10
Ռիբոսոմային ԴՆԹ-ի վերլուծություն.....	10
Պոլիմերազային շղթայական ռեակցիա (PCR).....	11
Կտրված հատվածի երկարության պոլիմորֆիզմ (RFLP).....	12
Պատահական ամպլիֆիկացված պոլիմորֆիկ ԴՆԹ (RAPD).....	12
ԳԵՆՈՍԻ ՎԵՐԼՈՒԾՈՒԹՅԱՆ ՄԵԹՈԴՆԵՐԻ ԿԻՐԱՌՈՒՄԸ ՄՆԿԵՐԻ ՍՈԼԵԿՈՒԲԱՅԻՆ ԿԱՐԳԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ ԵՎ ՖԻԼՈԳԵՆԻԱՅՈՒՄ.....	13
II. ՄՆԿԵՐԻ ԸՆԴՀԱՆՈՒՐ ԲՆՈՒԹԱԳԻՐԸ	16
ԲԱԶՄԱՑՄԱՆ ՏԻՊԵՐԸ.....	17
ԱՆՍԵՆ ԿԱՄ ՎԵԳԵՏԱՏԻՎ ԲԱԶՄԱՅՈՒՄ, ՄԻՏՈԶ.....	17
ՍԵՌԱԿԱՆ ԲԱԶՄԱՅՈՒՄ, ՄԵՅՈԶ.....	18
Պլազմոգամիա.....	19
Կարիոգամիա.....	19
Մեյոզ.....	20
ՊԱՐԱՍԵՔՍՈՒԿԱԼ ՊՐՈԹԵՄ.....	21
ՄՆԿԵՐԻ ՍԵՌԱԿԱՆ ՏԱՐՈՐՈՇՈՒՄԸ.....	21
ԽԱՉԱՍԵՐԱՍԱՆ ՏԻՊԵՐ, ՀԱՄԱՏԵՂԵԼՈՒԹՅԱՆ ԳՈՐԾՈՆՆԵՐ	23
ՀՈՍՈԹԱԼԻԶՄ, ՀԵՏԵՐՈԹԱԼԻԶՄ.....	25
ՄՆԿԵՐԻ ԿԵՆՍԱՑԻԿԼԻ ՏԻՊԵՐԸ.....	26

Անսեռ	28
Հապլոիդ	28
Հապլոիդ-դիկարիոնային	28
Հապլոիդ-դիպլոիդ	29
Դիպլոիդ	29
ՄՆԿԵՐԻ ՀԻՄՆԱԿԱՆ ԽՄԲԵՐԸ.....	30
Phycomycetes (ֆիկոմիցետներ).....	30
Ascomycetes (պայուսակավոր սնկեր)	30
Basidiomycetes (բազիդիալ սնկեր)	31
Deuteromycetes (ամկաստար կամ միտոսպորային սնկեր)	31

III. ՄՆԿԱՅԻՆ ԲՋՋԻ ԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԱՅԻՆ

ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ.....	34
ԲՋՋԱՊՈՍ, ԲՋՋԱԹԱՂԱՆԹ, ԼՈՄԱՍՈՄՆԵՐ, ՎԵՋԻԿՈՒԼՆԵՐ.....	34
ԷՆՊՐՈՒՄԱՅԻՆ ՑԱՆՑ, ԳՈՒՋԻ ՀԱՄԱԿԱՐԳ, ԼԻՋՈՍՈՄՆԵՐ, ՎԱԿՈՒՈՒՆԵՐ.....	37
ՄԻՏՈՔՈՆԴՐԻՈՒՄՆԵՐ, ՀԻԴՐՈԳԵՆՈՍՈՄՆԵՐ.....	38
ՌԻՐՈՍՈՄՆԵՐ.....	39
ՄԻԿՐՈՒՆՈՂՈՎԱԿՆԵՐ, ՄԻԿՐՈՄԱՐՄՆԻԿՆԵՐ, ՄԻԿՐՈԹԵԼԻԿՆԵՐ, ՆԵՐԱՌՈՒԿՆԵՐ.....	40

IV. ՄՆԿԱՅԻՆ ԳԵՆՈՄԻ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ.....

ԿՈՐԻՋ, ԿՈՐԻՋԱԿ.....	41
ԿՈՐԻՋԱՅԻՆ ՂՆԹ	43
ՄԻՏՈՔՈՆԴՐԻՈՒՄԱՅԻՆ ՂՆԹ.....	44
ՊԼԱՋՄԻԴՆԵՐ, ՏՐԱՍՊՈՋՈՆՆԵՐ.....	45
ԳԵՆՈՄԻ ՓՈՓՈԽԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ, ԳԵՆԵՐԻ ԿՐԿՆՈՒԹՅՈՒՆ.....	47

ԲԱՑԱՏՐԱԿԱՆ ՏԵՐՄԻՆԱՑԱՆԿ.....	49
ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՑԱՆԿ.....	63
ՀԱՎԵԼՎԱԾ.....	65

Ն Ա Խ Ա Բ Ա Ն

ՎՍՆԿԵՐԸ ցածրակարգ եուկարիոտ օրգանիզմներ են, որոնք գնալով մեծ դիր են կատարում կենսատեխնոլոգիական պրոցեսներում, ֆիտոպաթոլոգիայում, սննդի տեխնոլոգիայում, ինչպես նաև կենսաբժշկական հետազոտություններում:

Ավելի քան 50 տարի է՝ սնկերը հաջողությամբ կիրառվում են գենետիկական հիմնարար հետազոտություններում որպես մոդելային օրգանիզմներ: Առաջին տասնամյակների ընթացքում այս ուղղությամբ գիտական աշխատանքները հիմնականում իրականացնում էին գենետիկներն ու սնկաբանները, որոնք բնականաբար իրազեկ էին այս օրգանիզմների կենսաբանական առանձնահատկություններին: Վերջին տարիներին որոշակի պատրաստվածությամբ կենսաքիմիկոսներ և այլ ոլորտի գիտնականներ նույնպես ներգրավվեցին սնկերի գենոմի առանձնահատկությունների ուսումնասիրություններում, որտեղ գենետիկայի դասական և մոլեկուլային մեթոդների համատեղ կիրառումը շատ շուտով տվեց իր դրական արդյունքները:

Զնայած սնկերի գենետիկական համեմատաբար երիտասարդ է, բայց արագ զարգացող և գործնական մեծ կիրառում ունեցող ժամանակակից գիտական ուղղություն է:

Հայաստանում սնկերի գենետիկական հետազոտությունները, մասնավորապես՝ մակրոսկոպիկ սնկերի գենետիկական բազմազանության հետազոտությունները, սկսվել են բոլորովին վերջերս: Այս ուղղությամբ մասնագետներ պատրաստելու և աշխատանքների հետագա ծավալման նպատակով՝ անհրաժեշտություն ծագեց ԵՊՀ-ում սնկերի քջջաբանության և գենետիկայի դասընթացի ներդրման, ինչպես նաև հայոց լեզվով ուսումնական ձեռնարկի հրատարակման:

Գրքի առաջին մասում ներկայացված են սնկերի քջջաբանության մեջ ու գենետիկայում առավել հաճախ կիրառվող մոլեկուլային մեթոդները: Հիմնավորվում է գենետիկական չափանիշի կիրառման անհրաժեշտությունը սնկերի ժամանակակից կարգաբանության մեջ և ֆիլոգենիայում:

Երկրորդ բաժնում համառոտ քննարկվում են սնկերի ընդհանուր բնութագիրը, կենսաքիմիկի տիպերը և հիմնական խմբերը: Բերվում են տեղե-

կություններ՝ նրանց խաչասերման տիպերի, համատեղելիության գործոնների, հոմոթալիզմի, հետերոթալիզմի և պարասեքսուալ պրոցեսի մասին:

Գրքի երրորդ և չորրորդ բաժինները համապատասխանաբար վերաբերում են սնկային բջջի և գենոմի կառուցվածքային առանձնահատկություններին:

Ուսումնական ձեռնարկում զետեղված են տեքստը պարզաբանող բազմաթիվ նկարներ, գենետիկական և սնկաբանական տերմինների բացատրություններ, ինչպես նաև գրականության ցանկ:

Չ I. 'ՄՆԿԵՐԸ՝ ՈՐՊԵՍ ԲԶՋԱԳԵՆԵՏԻԿԱԿԱՆ ՀԻՄՆԱՐԱՐ ՀԵՏԱԶՈՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱՌԱՐԿԱ

Իսկական սնկերը՝ Fungi հետերոտրոֆ, պարզագույն էուկարիոտ օրգանիզմներ են և կազմում են առանձին թագավորություն՝ Mycota: Իրենց կենսակերպով, գենետիկական, էկոլոգիական, կենսաքիմիական և ֆիզիոլոգիական առանձնահատկություններով նրանք խիստ բազմազան են: Սնկերն օժտված են արագ բազմանալու ունակությամբ և հարաբերաբար հեշտությամբ են աճեցվում՝ կուլտիվացվում արհեստական սննդային պայմաններում:!

Սնկերի գենետիկան երիտասարդ գիտություն է, որի առաջացմանն ու ձևավորմանը նպաստել է միկրոօրգանիզմների ընդհանուր գենետիկայի զարգացումը: Սնկային գենոմի նպատակաուղղված հետազոտությունները սկսվել են Մենդելի օրենքների, մասնավորապես՝ Մորգանի քրոմոսոմային տեսության հայտնաբերումից հետո, երբ բացահայտվեցին ժառանգականության մի շարք օրինաչափություններ, լուսաբանվեցին մուտացիաների ազդեցության դերը և այլ հիմնարար հարցեր: Հետագայում նկարագրվեցին սնկային *հետերոթալիզմի*, *հետերոկարիոզի* և *պարասեքսուալիզմի* երևույթները, որոնք նպաստեցին նրանց գենետիկական հետազոտությունների լայնամասշտաբ ծավալմանն ու խորացմանը: Սկիզբ դրվեց գործնական մեծ նշանակություն ունեցող ֆիտոպաթոգեն սնկերի՝ ժանգասնկերի (դաս Uredinales), մրիկասնկերի (դաս Ustilaginales) և իսկական ալրացողայինների (դաս Erysiphales) մետաբոլիզմի գենետիկական կարգավորման մեխանիզմների հետազոտմանը: Այս սնկերը հիմնականում օրլիզատ բիոտրոֆներ են՝ մակարույծներ, որոնք աճում են միայն տեր բույսի հետ կապի առկայության պայմաններում: Չնայած դրան, կուլտուրայում նրանց կենսացիկլի որոշ փուլերի անջատումը հետագա ուսումնասիրությունների հնարավորություն ստեղծեց: Այսպես, ժանգասնկերի օրինակի վրա բացահայտվեց տեր-մակարույծ համակարգում գեների փոխազդեցության մեխանիզմը: Պարզվեց, որ ֆիտոպաթոգեն սնկերի դեմ պայքարի միջոցներ մշակելիս բավարար չէ միայն բույսերի կայուն սորտերի՝ հիբրիդների ստացումը, քանի որ սերնդեսերունդ կազմավորվում են մակարույծ սնկերի տարբեր աստիճանի վիրուլենտության գենետիկական ռասաներ, որոնք նորից

կարող են վարակել բույսերը: Ուստի, անհրաժեշտ է ուսումնասիրել ոչ միայն սնկերի մորֆոլոգիական ու ֆիզիոլոգիական, այլև գենետիկական առանձնահատկությունները, իսկ բույսերի կայուն սորտերի ընտրությունը իրականացնել սնկի ներկա և նոր առաջացող գենոտիպերի նկատմամբ:

Սնկերի գենոմի կառուցվածքային առանձնահատկությունները, կենսացիկլում մեյոզի և միտոզի, ինչպես նաև հապլո- և դիպլոփուլերի առկայությունը թույլ տվեցին, որ դրանք, որպես մոդելային օրգանիզմներ, կիրառվեն բջջագենետիկական հիմնարար հետազոտություններում: Այսպես, պաթոգեն հատկանիշների ճեղքավորման օրինաչափությունները, ինչպես նաև ազոտի, ծծմբի և ածխածնի մետաբոլիզմի կարգավորման գենետիկական մեխանիզմները առաջին անգամ բացահայտվեցին *Neurospora crassa* (դաս *Ascomycetes*) տեսակի մոտ:

Միկրոսկոպիկ սնկերի կուլտուրաները (*Saccharomyces cerevisiae*, *Aspergillus nidulans*) հաջողությամբ կիրառվում են նաև էուկարիոտների գենային էքսպրեսիայի առանձնահատկությունների ուսումնասիրություններում: Նրանց հետ իրականացվում են հիբրիդացման և խաչասերման աշխատանքներ: Գիտական մեծ հետաքրքրություն են ներկայացնում սնկային գենոմի սեքվենավորման և քարտեզագրման աշխատանքները:

Այսօր սնկերի հիմնական խմբերի (*Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes*, *Deuteromycetes*) ներկայացուցիչները ներգրավված են ժամանակակից բջջագենետիկական հետազոտություններում:

Սնկերի բջջաբանության և գենետիկայի նվաճումներն ունեն նաև լայն գործնական կիրառում: Սնկային ռեկոմբինանտ ԴՆԹ-ները օգտագործվում են կենսատեխնոլոգիական ճանապարհով գենային արտադրանքներ՝ սպիտակուցներ, վակցինաներ և կենսապատրաստուկներ ստանալու նպատակով: Այս բիոտեխ-միացություններից շատերը, ինչպիսին են օրինակ՝ α -ինտերֆերոնը, հեպատիտ B-ի վակցինան, պրոուրոկինազը, մակրոֆագային գաղութների աճը խթանող գործոնը՝ CSF (*Colony-Stimulating Factor*), սուպերօքսիդիսմուտազը և այլն, բարձր պահանջարկ ունեն ժամանակակից դեղագործության և բժշկության մեջ:

Սնկերը նաև բնական աղբյուր են օրգանական թթուների ու զանազան ֆերմենտների ստացման համար:

19) ՄՆԿԵՐԻ ԲԶՋԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ՉԵՆԵՏԻԿԱՅԻ ՈՒՄՈՒՄՆԱՍԻՐՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿԱԿԻՑ ՄԵԹՈԴՆԵՐԸ, ԿԻՐԱՌՄԱՆ ԱՄՊԱՐԵԶՆԵՐԸ

Սնկերի քջազենետիկական հետազոտություններում կիրառվում են մանրադիտակային, մաքուր կուլտուրայի, հիբրիդների և մուտանտների (մորֆոլոգիական, աուքսոտրոֆ, կայուն) ստացման ավանդական մեթոդները, ինչպես նաև մոլեկուլային կենսաբանության ու զենոմի վերլուծության մի շարք ժամանակակից մեթոդներ:

ՄԱՆՐԱԴԻՏԱԿԱՅԻՆ ՄԵԹՈԴ

Լուսային, ֆյուլուրեսցենտ և էլեկտրոնային տրանսմիսիոն մանրադիտակները լայն կիրառում ունեն սնկային քջջի, հատկապես՝ զենոմի կառուցվածքային առանձնահատկությունների ուսումնասիրություններում: Մանրադիտակային մեթոդը ներառում է սնկային օբյեկտի (միցելիումի, պտղամարմնի և այլ կառուցվածքների) կամ նրա պատրաստուկի համապատասխան ֆիքսացիայի ու ներկման հաջորդական փուլեր:

ՄԱԲՈՒՐ ԿՈՒՆՏՈՒՐԱՅԻ ՄԵԹՈԴ

Սնկաբանության մեջ այս մեթոդի ներդրումը լայն հեռանկարներ բացեց սնկային օրգանիզմների ամբողջ կենսացիկլի՝ *հոլոմորֆի* ուսումնասիրման համար: Վերջինս ներառում է անսեռ՝ *անամորֆ* և սեռական՝ *տելեոմորֆ* փուլերը:

Բարձրակարգ սնկերի միցելիալ կուլտուրաները ըստ ծագման կարող են լինել *հյուսվածքային* և *սպորային* (մոնո- և պոլիսպորային):

Բազիդիալ սնկերի հյուսվածքային (անջատվում է պտղամարմնից) և պոլիսպորային (ստացվում է սպորային մասսայից) կուլտուրաները, որպես կանոն, *դիկարիոնային* են (n+n): Մոնոսպորային կուլտուրան անջատվում է բազիդիոսպորից և *մոնոկարիոնային* է (n): Վերջիններիս ստացումը համեմատաբար դժվար է և երկարատև, սակայն նրանք մեծ նշանակություն ունեն սնկերի զենետիկական հետազոտություններում: Օրինակ՝ մեկ բազիդիումի կամ ասկի սեռական սպորներից՝ *մեյոսպորներից* ստացված կուլտուրաների ուսումնասիրությունը առավել լիարժեք տեղեկատվություն կարող է տալ

տվյալ տեսակի գենոմի կառուցվածքային առանձնահատկությունների և նրա ներտեսակային փոփոխականության՝ պոլիմորֆիզմի վերաբերյալ: Սոնոսպորային կուլտուրաները կիրառվում են նաև *մեկ* (ցեղ՝ *Mucor*) կամ *երկու* (ցեղ՝ *Coprinus*) խաչասերման գործոններով պայմանավորված, սնկային օրգանիզմներին խիստ քնորոշ *սեռական* (*գենետիկական*) և *սոմատիկ* (*վեգետատիվ*) համատեղելիության երևույթների մեխանիզմների ուսումնասիրություններում (տե՛ս էջ 23):

Հետերոթալիկ տեսակների մոնոսպորային կուլտուրաների խաչասերման արդյունքում կարելի է ստանալ նրանց տելեոմոֆը (պտղամարմին), ինչպես նաև բացահայտել կենսացիկլում *տելեոմորֆ* (գենետատիվ) և *անամորֆ* (վեգետատիվ) փուլերի կապը (տե՛ս էջ 26):

ՍՈՒԵԿՈՒԼԱՅԻՆ ԿԵՆՍԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ՄԵԹՈՂՆԵՐ

Սնկերի գենետիկայում լայնորեն կիրառվում են *ՂՆԹ*-ի քանակի որոշման, նրա նուկլեոտիդների հաջորդականության բացահայտման՝ *սեքվենավորման*, *ՂՆԹ*-ի տարբեր հատվածների, մասնավորապես՝ ռիբոսոմային ՌՆԹ-ներ (*ռ-ՌՆԹ*) կոդավորող կորիզային կամ *ռիբոսոմային ՂՆԹ*-ի (*ռ-ՂՆԹ*) համեմատական վերլուծության և ժամանակակից այլ մեթոդներ: Սնկերի *ՂՆԹ*-ի տարբեր հատվածների սեքվենավորման տվյալները ներմուծվում և պահվում են *ԳենԲանկում* (GenBank), որն ինտերնետի շնորհիվ հասանելի է հետազոտողներին (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/>):

✓ *Ռիբոսոմային ՂՆԹ-ի վերլուծություն.* Կորիզային (կորիզակային) *ՂՆԹ*-ի տրանսկրիպտվող հատվածը, որը կոդավորում է *ռ-ՌՆԹ*-ներ, կոդվում է ռիբոսոմային *ՂՆԹ* (Նկ. 1): Ի տարբերություն այլ գեների՝ *ռ-ՂՆԹ*-ի միավոր հատվածը՝ *LSU-5.8S-SSU*, *ՂՆԹ*-ի յուրաքանչյուր շղթայում հանդես է գալիս մինչև 100 օրինակ կրկնությամբ: Այն պարունակում է *միասին տրանսկրիպտվող 3 ռ-ՌՆԹ* գեներ.

- 16S-18S գենը, որը կոդավորում է փոքր ռիբոսոմային ենթամիավորի՝ *SSU* (Small Subunit) *ռ-ՌՆԹ*-ի սինթեզը (տե՛ս Նկ. 19);
- 26S-28S գենը, որը կոդավորում է մեծ ռիբոսոմային ենթամիավորի՝ *LSU* (Large Subunit) *ռ-ՌՆԹ*-ի սինթեզը;
- 5.8S գենը, որը *ներքին տրանսկրիպտվող հատվածների*՝ *ITS1* և *ITS2* (Internally Transcribed Spacers) հետ միասին գտնվում է 16-18S և 26-28S գեների միջև (Նկ. 1):

Արտաքին տրանսկրիպտվող հատվածը` ETS (Externally Transcribed Spacer) տեղակայված է *ռ-ՂՆԹ 16-18S* գենից դուրս: *Ռ-ՂՆԹ-ի* կրկնվող միավորների` *տրանսկրիպտների* միջև գտնվում են *միջգենային հատվածները` IGS (Intergenic Spacers):* Վերջիններս բավականին փոփոխական են, չեն տրանսկրիպտվում և կոչվում են նաև *NTS հատվածներ (Nontranscribed Spacers):*

Որոշ բազիդիալ սնկերի մոտ *IGS* հատվածները կարող են պարունակել չորրորդ` *5S* *ռ-ՂՆԹ* գենը, որը *ռ-ՂՆԹ-ի* միավոր հատվածից տրանսկրիպտվում է *առանձին:*

Այսպիսով *ռ-ՂՆԹ-ն* բաղկացած է *կողավորող (16-18S, 5.8S, 26-28S)* և *չկողավորող (ITS, ETS, IGS)* հատվածներից: *Չկողավորող հատվածները կարող են (ITS, ETS) և չեն կարող (IGS կամ NTS) տրանսկրիպտվել ՂՆԹ-ի տեսքով: ✓*

Վերը նշված *ռ-ՂՆԹ-ի* բոլոր հատվածների վերլուծության մեթոդը լայնորեն կիրառվում է սնկերի մոլեկուլային կարգաբանության մեջ և ֆիլոգենիայում (տե՛ս էջ 13):

✓ *Պոլիմերազային շղթայական ռեակցիա (PCR):* Գենոմի առանձին հատվածների վերլուծությունը սովորաբար սկսվում է *Պոլիմերազային շղթայական ռեակցիայի` PCR (Polymerase Chain Reaction)* կիրառմամբ: Այն *ՂՆԹ-ի* որոշակի քանակ ստանալու նպատակով նրա առանձին փոքր հատվածների (օրինակ` *ռ-ՂՆԹ-ի*) արագ բազմացման` *ամպլիֆիկացիայի* հնարավորություն է տալիս (Նկ. 1):

PCR-ի յուրաքանչյուր ցիկլ ներառում է տարբեր ջերմաստիճանի պայմաններում *ՂՆԹ-ի* բազմացվող հատվածի ինկուբացիայի հետևյալ փուլերը.

1. *ՂՆԹ-ի* կրկնակի շղթայի դենատուրացիա (ինկուբացիա 1 րոպե, 94°C): Դեզօքսինուկլեոտիդների, *ՂՆԹ-պոլիմերազի* և մերանների` *փրայմերների* (primers) խառնուրդի առկայությունն *ՂՆԹ-ի* հետագա ռեպլիկացիայի համար:

2. Փրայմերների միացում (anneal) *ՂՆԹ-ի* եզակի շղթաների ծայրերին (ինկուբացիա 1 րոպե, 60°C);

3. *ՂՆԹ-ի* բազմացվող հատվածի երկու նոր պատճենների սինթեզ (annealing) (ինկուբացիա 1 րոպե, 72°C):

PCR-ի ռեակցիան ընթանում է հատուկ սարքում, որը կարգավորում է փուլերի տևողությունն ու ջերմաստիճանը: Այն ավարտվում է 30-50 ցիկլից հետո:

Սնկային օրգանիզմների *ռ-ՂՆԹ-ի* միավոր հատվածի` *LSU-5.8S-SSU* ամպլիֆիկացման համար մասնավորապես անհրաժեշտ են`

- համապատասխան բուժքերային լուծույթ;
- ՂՆԹ-ի սինթեզի համար սուբստրատ (չորս նուկլեոտիդների եռաֆոսֆատներ);
- ջերմադիմացկուն ՂՆԹ-պոլիմերազ;
- մագնեզիումի իոններ՝ որպես կոէնզիմ ՂՆԹ-պոլիմերազի համար; ✓
- մոտ 20 երկարությամբ երկու յուրահատուկ փրայմերներ (ITS1-F և ITS4-B), որոնք համալրման՝ կոմպլեմենտար սկզբունքով ունակ են միանալու միայն սնկերի 18S և 28S r-ՂՆԹ գեներին (տե՛ս Եկ. 1):

Կտրված հատվածի երկարության պոլիմորֆիզմ (RFLP): Սնկերի գենետիկական հետազոտություններում լայնորեն կիրառվում է նաև տարբեր տեսակների ՂՆԹ-ների որոշակի հատվածների, այդ թվում նաև r-ՂՆԹ-ի ITS1 և ITS2 հատվածների, համեմատական վերլուծության մեթոդը: Դրանցից ամենատարածվածը *Կտրված հատվածի երկարության պոլիմորֆիզմի*՝ RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) մեթոդն է: Սրա էությունը կայանում է տեսակի տարբեր շտամների ՂՆԹ-ի հոմոլոգ նմուշների PCR-արտադրանքը ռեստրիկցիոն կամ կտրող ֆերմենտներով՝ *էնդոնուկլեազներով* մշակելու և արդյունքում ստացված թվով ու երկարությամբ տարբեր հատվածների (restriction fragments) համեմատական վերլուծության մեջ:

Պատահական ամպլիֆիկացված պոլիմորֆ ՂՆԹ (RAPD): Մեկ այլ՝ *Պատահական ամպլիֆիկացված պոլիմորֆ ՂՆԹ-ի*՝ RAPD (Randomly Amplified Polymorphic DNA) վերլուծության մեթոդը հիմնված է սնկային գենոմում ՂՆԹ-ի *կրկնվող* հատվածների հաճախականության աստիճանը բացահայտելու վրա: Եթե RFLP-ի ընթացքում անհրաժեշտ է իմանալ *երկու* փրայմերների նուկլեոտիդների հաջորդականությունը (օրինակ՝ r-ՂՆԹ-ի տվյալ հատվածի ամպլիֆիկացման համար, որն իր հերթին հնարավոր է, եթե սեքվենավորված է ամպլիֆիկացվող հատվածը), ապա RAPD-ի ժամանակ դա չի պահանջվում: Այս դեպքում, PCR-ը իրականացվում է հայտնի, հիմնականում՝ 10 նուկլեոտիդներից բաղկացած *մեկ սինթետիկ* մերանով, որը կապվում է գենոմի համապատասխան հատվածներին և բազմացնում դրանք: Արդյունքում ստացվում են տվյալ *շտամին* բնորոշ ՂՆԹ-ի որոշակի թվով կրկնվող հատվածներ, որոնք վկայում են մերանին կոմպլեմենտար հատվածների հանդիպման հաճախականության մասին:



✓
ԳԵՆՈՍԻ ՎԵՐԼՈՒԾՈՒԹՅԱՆ ՄԵԹՈԴՆԵՐԻ ԿԻՐԱՌՈՒՄԸ
ՄՆԿԵՐԻ ՄՈԼԵԿՈՒԼԱՅԻՆ ԿԱՐԳԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ ԵՎ ՖԻԼՈԳԵՆԻԱՅՈՒՄ

Գենոմի վերլուծության մեթոդները լայնորեն կիրառվում են կենդանի օրգանիզմների ժամանակակից կարգաբանության, ինչպես նաև պոպուլյացիաների էկոլոգիայի և տեսականառաջացման երևույթների ուսումնասիրման ոլորտներում: Այսօր *գենետիկական չափանիշի* կիրառման անհրաժեշտությունը անվիճելի է նաև սնկերի մոլեկուլային կարգաբանության մեջ և ֆիլոգենիայում: Առանց գենետիկական չափանիշի նրանց մորֆոլոգիական, ֆիզիոլոգիական և բիոքիմիական ավանդական չափանիշները (ո՛չ առանձին-առանձին և ո՛չ էլ միասին) չեն կարող սպառնիչ տեղեկություն տալ բարդ կառուցվածք ունեցող սնկային տեսակի կամ տեսակի համալիրի (Species Complex) ճշգրիտ որոշման համար: Գենոմի (կորիզային, միտոքոնդրիումային) առանձին հատվածների վերլուծության մոլեկուլային մեթոդները այսօր ընձեռնում են սնկերի կարգաբանական պատկանելիությունը (տեսակ, դաս, թագավորություն և այլն) ճշգրիտ որոշելու նոր հնարավորություններ՝ նույնիսկ առանց միցելիումի կամ պտղամարմնի հատկանիշների առկայության:✳

Էվոլյուցիայի ընթացքում սնկային գենոմի տարբեր հատվածներ փոփոխվել են տարբեր աստիճանով, իսկ որոշները պահպանվել են առանց կամ մասնակի փոփոխության: Այսպես, ԴՆԹ-ի որոշակի հատվածների նուկլեոտիդների հաջորդականությունը կարող է չտարբերվել նույնիսկ մեծ կարգաբանական խմբերի՝ թագավորությունների մակարդակով: Դրան հակառակ, կան ԴՆԹ-ի հատվածներ, որոնք փոփոխական են տեսակային կամ նույնիսկ ներտեսակային մակարդակներով: Հետևաբար, նրանք տարբեր նշանակություն կարող են ունենալ կարգաբանական տարբեր կատեգորիաների գենետիկական տեսակորոշման ընթացքում:

Ռ-ԴՆԹ-ի առանձին հատվածների համեմատական վերլուծության վերոնշյալ մեթոդների կիրառումը կարող է էապես նպաստել տարբեր կարգաբանական, այդ թվում՝ տեսակի և ներտեսակային կատեգորիաների գենետիկական նմանությունների ու տարբերությունների բացահայտմանը: Դրանք ճշգրիտ տեղեկություն կարող են տալ նաև օրգանիզմների էվոլյուցիոն փոփոխությունների և նրանց ֆիլոգենետիկական կապերի մասին:

Գենոմի վերլուծության մեթոդները այսօր լայնորեն կիրառվում են օրգանական աշխարհի ներկայացուցիչների, ինչպես նաև սնկերի կարգաբանության մեջ:

Ռ-ԴՆԹ-ի *ամենակայուն* հատվածները, որոնք էվոլյուցիայի ընթացքում քիչ են փոփոխվել, 16-18S և 26-28S ռ-ԴՆԹ կողավորող գեներն են (տե՛ս Եկ. 1): 16-18S գենը կիրառվում է Archaea, Bacteria, ինչպես նաև սնկերի (Zygomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes) միջդասային և ներդասային տարբերման համար: 26-28S գենը պակաս կոնսերվացված է և նույնպես կիրառվում է ցեղից մինչև դաս տաքսոնների որոշման նպատակով: Ռիբոսոմային 5.8S գենը շատ փոքր է անհրաժեշտ տեղեկատվություն պարունակելու համար, սակայն օգտագործվում է Zygomycetes, Ascomycetes և Basidiomycetes դասերը տարանջատելու նպատակով:

Առավել փոփոխական են ռ-ԴՆԹ-ի չկողավորող՝ ITS1 և ITS2 հատվածները, ինչը թույլ է տալիս դրանք կիրառել տեսակների տարբերման համար: Ամենափոփոխականը IGS հատվածներն են, որոնց կիրառումը բավականին արդյունավետ է ներտեսակային կատեգորիաների՝ վարիացիաների, ձևերի, կենսաբանական խմբերի գենետիկական որոշման, ինչպես նաև ներտեսակային պոլիմորֆիզմի բացահայտման համար:

Երկու անհատներ (շտամներ) համարվում են գենետիկորեն նույնը, եթե նրանք ունեն նույն գենոտիպը: Սակայն միջավայրի տարբեր գործոնների ազդեցության հետևանքով հնարավոր են նրանց գենոտիպերի փոփոխություններ, ինչի արդյունքում անհատների RFLP-ները և՛ *թվով*, և՛ *երկարությամբ* կտարբերվեն: Կարելի է ակնկալել, որ ԴՆԹ-ի կտրված հատվածների թվի ու երկարության տարբերությունները առավել զգալի կլինեն *միջտեսակային*, քան *ներտեսակային* մակարդակներով: RFLP տարբերությունների մեծ մասը նուկլեոտիդների ինսերցիայի կամ դելեցիայի (IDELS) հետևանք է: Կարգաբանորեն մոտ տաքսոնների ԴՆԹ-ITS ռեստրիկցիոն հատվածների IDELS-ը հնարավոր է հեշտությամբ տարբերել: Միևնույն տեսակի սահմաններում հայտնաբերված ԴՆԹ-IGS ռեստրիկցիոն հատվածների տարբերությունները կվկայեն նրա ներտեսակային բազմազանության՝ պոլիմորֆիզմի մասին:

RFLP ցուցանիշների համեմատական վերլուծության արդյունքները լայնորեն կիրառվում են նաև սնկերի մոլեկուլային կարգաբանության մեջ և ֆիլոգենիայում: Օրինակ, ԴՆԹ-ITS ռեստրիկցիոն հատվածների թվի ու երկարության համեմատական վերլուծությամբ որոշվում է նմուշների *տեսակային* պատկանելիությունը, ինչպես նաև *ներտեսակային* կատեգորիաները (կենսաբանական խմբեր, վարիացիաներ, ձևեր):

RAPD մեթոդը նույնպես լայնորեն կիրառվում է, մասնավորապես՝ թշկական և ֆիտոպաթոլոգիական նշանակություն ունեցող պաթոգեն սնկերի շտամների բացահայտման նպատակով:

Կորիզային ԴՆԹ-ից բացի, սնկերի մոլեկուլային կարգաբանության, էվոլյուցիոն և ֆիլոգենետիկական հետազոտություններում մեծ նշանակություն ունեն նաև գենոմի մյուս հատվածների, օրինակ՝ միտոքոնդրիոմային ԴՆԹ-ի (մ-ԴՆԹ), վերլուծության մեթոդները:

Այսպիսով, *որոշված* տեսակի ԴՆԹ-ի հատվածների համեմատումը *անորոշ* տեսակի ԴՆԹ-ի նմանատիպ հատվածների հետ, այլ կերպ ասած գենետիկական չափանիշի կիրառումը, հնարավորություն է տալիս առավել ճշգրիտ որոշելու տեսակները և ներտեսակային խմբավորումները: ✓

6 II. ԱՆԿԵՐԻ ԸՆԴՀԱՆՈՒՐ ԲՆՈՒԹԱԳԻՐԸ

Անկերի վեգետատիվ մարմինը՝ *միցելիումը* կազմված է ճյուղավորված հիֆերից, որոնք կանոնավոր բաժանված են միջնապատերով՝ *սեպտաներով*։ Այն միցելիումը, որի հիֆերը անկանոն են բաժանված կամ ամբողջական են, կոչվում է *կոնցիստ*։

Հիֆերի միջնապատերը օժտված են անցքերով, որոնց միջոցով իրականանում է բջիջների հաղորդակցումը՝ ցիտոպլազմի, միտոքոնդրիոնների և կորիզների տեղափոխումը։ Բազիդիալ սնկերի մոտ միջնապատերի անցքերը տակառածև լայնացած են և կոչվում են *դուլիպորային*։

Առանձին հիֆեր հաղորդակցվում են *անաստոմոզների*՝ հիֆային կամրջակների միջոցով, որոնք սովորաբար ձևավորվում են հիֆի ծայրային բջջից՝ *սպեքսից* որոշակի հեռավորության վրա։ Անաստոմոզների միջոցով տեղի են ունենում հիֆերի միացումը, ցիտոպլազմի և կորիզների տեղափոխումը, և արդյունքում նրանց ծայրային բջիջները դառնում են *հետերոկարիոնային*։

Այսպիսով, անաստոմոզներով միավորված հիֆերը ձևավորում են դիմամիկ աճող մի համակարգ, որը կոչվում է *վեգետատիվ միցելիում*։ Անաստոմոզները մեծ դեր ունեն հետերոկարիոնների առաջացման և արտաքին միջավայրին սնկերի ադապտացման պրոցեսներում։

Պինդ սննդամիջավայրի վրա սնկերն առաջացնում են *ռադիալ*, գազաթնային աճով գաղութներ, իսկ հեղուկ միջավայրում՝ *կլոր*, կոմպակտ *պելետներ*։ Վերջիններս կարող են պարունակել միցելիումի հիֆեր կամ չձևած սպորներ։

Խմորասնկերը (դաս *Ascomycetes*) հիմնականում աճում են բողբոջմամբ (ցեղ *Saccharomyces*) կամ բջիջների կիսվելով (ցեղ *Schizosaccharomyces*)։ Որոշ սնկեր սակայն *դիմորֆ* են, այսինքն՝ կենսացիկլում կարող են աճել և՛ հիֆային (թելանման), և՛ բողբոջող (խմորասնկային) միցելիումով։ Օրինակ, *Ustilago maydis* (դաս *Basidiomycetes*) տեսակի մի ձևը՝ *մորֆան* միաբջիջ հապլոիդ (n) է, բաժանվում է բողբոջմամբ և ոչ ախտածին է եզիպտացորենի համար։ Հիֆային դիկարիոնային (n+n) մորֆան թելանման է և ախտածին (տե՛ս Նկ. 10)։ *U. maydis*-ի հապլոիդ փուլի կուլտուրայում անջատելը հնարավորություն տվեց գործնական մեծ

նշանակություն ունեցող այս տեսակի գենետիկական հետազոտությունների համար:

ԲԱԶՄԱՑՄԱՆ ՏԻՊԵՐԸ

Սնկերը բազմանում են *անսեռ (վեգետատիվ)* կամ *սեռական (գեներատիվ)* սպորներով: Համապատասխանաբար նրանց մոտ տեղի է ունենում ինչպես *միտոզ* (անսեռ բազմացում), այնպես էլ *մեյոզ* (սեռական բազմացում):

Անսեռ կամ վեգետատիվ բազմացում, միտոզ

Շատ սնկերի, ինչպես օրինակ՝ *Deuteromycetes* խմբի ներկայացուցիչների բազմացման ու տարածման ամենակարևոր, հաճախ *միակ* ուղին վեգետատիվ և անսեռ բազմացումն է:

Միտոզը էուկարիոտների անսեռ բազմացման պարզ եղանակն է, որի ընթացքում տեղի է ունենում քրոմոսոմների նախնական կրկնապատկում, այնուհետև բաժանում: Կորիզում բաժանման իլիկը ձևավորվում է երկու բևեռային միկրոմարմնիկների միջև, որոնք նույնպես ինքնուրույն կրկնապատկվում ու բաժանվում են (Նկ. 2):

Միտոզը կազմված է հինգ փուլերից. ինտերֆազ, պրոֆազ, մետաֆազ, անաֆազ և տելոֆազ: Հիմնականում *Chytridiomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* և *Deuteromycetes* խմբերին պատկանող սնկերի մոտ այն տևում է 6-7 րոպե: Սակայն, որոշ տեսակների միտոզը կարող է երկարել մինչև մի քանի ժամ (ցեղ *Ustilago* - 45 րոպե, ցեղ *Mucor* - 2 ժամ): Համեմատաբար երկարատև է ինտերֆազը՝ մոտ 3-4 ժամ:

Սնկերի միտոզն ունի հետևյալ առանձնահատկությունները.

- Սետաֆազը ժամանակի առումով հստակ չի սահմանափակվում, ինչպես մյուս էուկարիոտ օրգանիզմների մոտ;
- Կորիզակը, որպես կանոն, քայքայվում է պրոֆազի և նորից ձևավորվում տելոֆազի ժամանակ: Այն պահպանվում է *Mucorales* կարգի (դաս *Zygomycetes*) ներկայացուցիչների մոտ: Որոշ տեսակների (դաս *Chytridiomycetes*) և խմորասնկային տիպի աճով բազիդիալ սնկերի մոտ (կարգ *Uredinales*) կորիզակը նույնիսկ կարող է արտամղվել ցիտոպլազմի մեջ:

793020

- Իլիկի բևեռային մարմնիկները մոտենում են կորիզաթաղանթին՝ հաճախ մխրճվելով նրա մեջ (դաս Myxomycetes և Oomycetes);
- Միտոզի ընթացքում հնարավոր է *քրոսհնգովեր* (crossing-over – խաչանցում վերևից), որի շնորհիվ տեղի է ունենում քրոմոսոմների *միտոտիկ* կամ *սոմատիկ* ռեկոմբինացիա (տե՛ս էջ 21):

Որոշ սնկեր վեգետատիվ բազմացման համար տեսակներ առաջացնում են հատուկ մասնագիտացված պերիտեցիումների նման *պիկնիդիումներ* (*Phoma* spp., Pleosporaceae, Ascomycetes) կամ ապոտեցիումների նման *ացերվուլներ* (*Gloeosporium* spp., Deuteromycetes): Ժանգասնկերը (կարգ Uredinales) և մրիկասնկերը (կարգ Ustilaginales) ունեն բարդ կենսացիկլ, որի ընթացքում առաջացնում են համարյա փակ կամ բաց *սորուսներ* (տե՛ս Նկ. 10, 11): Բազիդիալ սնկերի որոշ ներկայացուցիչների վեգետատիվ սպորները՝ ապիկալ և ինտերկալյար *քլամիդոսպորները*, ձևավորվում են հիֆերի ծայրային կամ միջնային բջիջներից:

Էզզոզեն ճանապարհով առաջացած անսեռ սպորները՝ *կոնիդիումները* հիմնականում առաջանում են մասնագիտացված կոնիդիակիր հիֆերի՝ *կոնիդիոֆորների* վրա: Օրինակ՝ ասպերգիլների մոտ (ցեղ *Aspergillus*) միաբջիջ կոնիդիոֆորի ծայրային լայնացած մասը կրում է *ֆիալիդներ* և կոնիդիումների շղթայով *մետուլաներ*: Որպես կանոն, մեկ շղթայի կոնիդիոսպորները ունեն նույն գենոտիպը:

Որոշ սնկերի, օրինակ՝ *Mucor mucedo*-ի, մոտ նկարագրված են նաև էնդոզեն ծագումով անսեռ սպորանգիոսպորներ (Նկ. 7):

Չնայած այն փաստին, որ անսեռ սպորները՝ *միտոսպորները*, առաջանում են համարյա բոլոր սնկերի մոտ, կան տեսակներ, որոնք հիմնականում (կամ միայն) բազմանում են միտոսպորներով, իսկ նրանց բացահայտված տելեոմորֆները կապված են պայուսակավոր կամ բազիդիալ սնկերի որոշ ցեղերի (*Gymnoascus*, *Ctenomyces*, *Filobasidiella* և այլն) տեսակների հետ: Սրանք կոչվում են *միտոսպորային սնկեր*: Այս խմբին են պատկանում Deuteromycetes դասի ներկայացուցիչները:

Սեռական բազմացում, մեյոզ

Կենդանական և բուսական օրգանիզմներում սեռական բազմացումը՝ *մեյոզը* տեղի է ունենում հատուկ մասնագիտացված օրգաններում: Սնկերի, մոտ սեռական պրոցեսի ու սեռական կառուցվածքների բազմազանությունը բավականին մեծ է, սակայն համեմատաբար դիֆերենցված սեռական պրո-

ցես նկարագրված է պայուսակավոր և բազիդիալ սնկերի կենսացիկլում:

Սնկերի սեռական պրոցեսը ներառում է երեք հիմնական փուլ՝ *պլազմոգամիա*, *կարիոգամիա* և կորիզի ռեդուկցիոն բաժանում կամ *մեյոզ*:

Պլազմոգամիա. Պլազմոգամիան տարբեր անհատների երկու հապլոիդ բջիջների կամ հիֆերի պրոտոպլազմների ձուլման երևույթն է: Այն կարող է իրականանալ միայն միաձուլվող թալոմների *սոմատիկ* կամ *վեգետատիվ* համատեղելիության առկայության պայմաններում:

Սնկերի համատեղելիության երևույթը բավականին բարդ է և քիչ ուսումնասիրված: Եթե նրա մորֆոլոգիական դրսևորումները մասամբ նկարագրված են, ապա կենսաքիմիական առանձնահատկությունները և գենետիկական կարգավորման մեխանիզմները դեռ լիովին բացահայտված չեն:

Բազիդիալ սնկերի պլազմոգամիան կոչվում է *սոմատոգամիա*, իսկ Zygomycetes և Ascomycetes խմբերի մոտ՝ համապատասխանաբար *գամետոգամիա* և *գամետանգիոգամիա* (տե՛ս Նկ. 7, 8, 9):

Որպես կանոն, սոմատոգամիայի արդյունքում առաջանում է *դիկարիոնային* (n+n) միցելիում, որն օժտված է լինում տեսակին բնորոշ ճարմանդներով: Գամետանգիոգամիան կամ *մասնատված պլազմոգամիան* տեղի է ունենում *ասկոգոնիումում*: Վերջինիս ելուստի՝ *տրիխոգոնի* միջով անթերիդիումի պրոտոպլազմը և կորիզները մաս-մաս տեղափոխվում են ասկոգոնիումի մեջ, որտեղ նույնպես ձևավորվում են դիկարիոններ (տե՛ս Նկ. 9):

Պլազմոգամիայի արդյունքում առաջանում են *հետերոպլազմոններ*՝ գենետիկորեն տարբեր պրոտոպլազմների խառնուրդ պարունակող բջիջներ կամ հիֆեր: Եթե ձուլվող հիֆերի պրոտոպլազմները միանման կամ համատեղելի են, իսկ կորիզները գենետիկորեն տարբեր, ապա այդպիսի երկու (*դիկարիոնային*) և ավելի կորիզներ պարունակող միցելիումը կոչվում է *հետերոկարիոնային*, իսկ գենետիկորեն նույն կորիզների պարունակության դեպքում՝ *հոմոկարիոնային*:

Ցածրակարգ սնկերի մոտ նկարագրված է նաև *պերոգամիայի* կամ *աուտոգամիայի* երևույթը, որի ընթացքում տեղի է ունենում մեկ մայրական բջիջ առաջացած չդիֆերենցված բջիջների ամբողջական ձուլում:

Կարիոգամիա: Պլազմոգամիային հաջորդում է կորիզների ձուլումը՝ *կարիոգամիան*, որի արդյունքում առաջանում է կորիզի դիպլոիդ հավաք (2n): Ցածրակարգ սնկերի, օրինակ՝ Hyphochytridiomycetes, Chytridiomycetes և Oomycetes դասերի ներկայացուցիչների մոտ կորիզների ձուլումը վրա է հասնում անմիջապես պլազմոգամիայից հետո, իսկ բարձրակարգ, օրինակ՝ բազիդիալ սնկերի մոտ, դիկարիոնի երկարատև ինքնուրույն գոյատևելուց հետո:

Մեյոզ. Դիպլոիդ բջիջը կամ *գիգոտը* այնուհետև անցնում է քրոմոսոմների ռեդուկցիոն բաժանման՝ *մեյոզի*, որի ընթացքում տեղի է ունենում կորիզի ԴՆԹ-ի քանակի մեկ կրկնապատկում և երկու բաժանում (տե՛ս Նկ. 3):

Սնկերի մոտ մեյոզի ուսումնասիրությունը դժվարանում է կորիզի փոքր չափերի պատճառով: Միայն որոշ սնկերի (*Neurospora crassa*, *Coprinus lagopus*) մեյոտիկ քրոմոսոմներն են մատչելի քջաբանական հետազոտությունների համար:

Այսպիսով, մեյոզի առաջին բաժանման (Մ-I) ժամանակ ռեդուկցվում է գենետիկական նյութը, իսկ երկրորդ բաժանումը (Մ-II) ընթանում է որպես սովորական միտոզ (Նկ. 3):

Լրացուցիչ հետ-մեյոտիկ միտոզի արդյունքում դիպլոիդ կորիզով բջիջը վեր է ածվում ութ կամ ավելի հապլոիդ բջիջների՝ *մեյոսպորների*: Օրինակ, ասկոմիցետների մոտ դիպլոիդ կորիզի մեյոտիկ բաժանմանը հաջորդում է լրացուցիչ միտոզը (կամ միտոզները), որի հետևանքով առաջանում են 8 (կամ ավելի) ասկոսպորներ, իսկ բազիդիոմիցետների մոտ այն բացակայում է՝ առաջացնելով 4 բազիդիոսպորներ (տե՛ս Նկ. 8, 9):

Մեյոզի քրոսինգովերի հետևանքով տեղի է ունենում գեների *մեյոտիկ ռեկոմբինացիա*: Կորիզի հոմոլոգ քրոմոսոմները վերադասավորվում կամ “խաչվում” են այնպես, որ նրանց ոչ քույր քրոմատիդների միջև իրականանում է գենետիկական նյութի փոխանակում և վերախմբավորում:

Սնկային գենոմի ռեկոմբինացիան կարող է իրականանալ նաև *տրանսպոզոնների*՝ փոքր երկարության ԴՆԹ-ի հատվածների միջոցով (տե՛ս էջ 45):

Մեյոզի արդյունքում առաջացած հապլոիդ փուլը վերականգնվում է հաջորդ բեղմնավորմամբ (պլազմոգամիա, կարիոգամիա):

Բազիդիոսպորները ծլելով առաջացնում են *առաջնային* հապլոիդ կամ *հոմոկարիոնային* միցելիում: Հետագայում, գենետիկորեն տարբեր երկու հոմոկարիոնային միցելիումների միաձուլմամբ (սոմատոգամիա) ձևավորվում է *երկրորդային դիկարիոնային* կամ *հետերոկարիոնային* միցելիումը (տե՛ս Նկ. 8):

Ի տարբերություն բազիդիալ սնկերի՝ պայուսակավոր սնկերի դիկարիոնային փուլը հանդիպում է ասկոգոնիումում, իսկ միցելիումը՝ հապլոիդ է (տե՛ս Նկ. 9):

Շատ սնկերի օրինակի վրա նկարագրվել է, որ սեռական, *մեյոտիկ* ռեկոմբինացիայից բացի սոմատիկ րջիջներում կարող է տեղի ունենալ նաև թույլ արտահայտված *սոմատիկ միտոտիկ* ռեկոմբինացիա: Այս պրոցեսը կոչվում է *պարասեքսուալ* (Նկ. 4):

Սոմատիկ ռեկոմբինացիայի պարզագույն ձևը *հետերոկարիոնների* առաջացումն է: Սակայն պարասեքսուալ պրոցեսում հնարավոր է գեների ռեկոմբինացիայի երկու ուղի.

1. *Սոմատիկ* րջիջներում կարիոգամիայի հետևանքով դիպլոիդ, հետերոզիգոտ կորիզի առաջացում, նրա միտոտիկ քրոսինգովեր, քրոմոսոմների քանակի հետագա ռեդուկցիա և հապլոիդ հավաքի վերականգնում (Նկ. 4):

2. Գոյացած դիպլոիդ կորիզի *միտոզի սխալ* կամ խախտում, որի հետևանքով կառաջանա քրոմոսոմների ոչ բնականոն` *անեուպլոիդ* հավաք (օրինակ` 2n-1): Քրոմոսոմների կորստի ճանապարհով կորիզի հետագա հապլոիդացումը նույնպես կբերի քրոմոսոմների նոր հավաքի` *հապլոիդ ռեկոմբինանտ հոմոկարիոնի* առաջացմանը, եթե այն ձևավորվել է սկզբնական հոմոկարիոնից` առանց միտոտիկ քրոսինգովերի (Նկ. 4):

Հապլոիդ ռեկոմբինանտ հոմոկարիոնի առկայությունը առաջին անգամ նկարագրվել է *Drosophyla*-ի մոտ 1936թ. Սթերնի (Stern) կողմից:

Սնկերի, մասնավորապես` *Deuteromycetes* խմբի ներկայացուցիչների մոտ, պարասեքսուալ` սոմատիկ ռեկոմբինացիան հանդիսանում է սեռի իրական համարժեքը և լայնորեն կիրառվում է գենետիկական վերլուծություններում: Սակայն բնության մեջ պարասեքսուալ մեխանիզմների նշանակության կարևորությունը դեռևս լիարժեք գնահատված չէ: Կարելի է միայն նշել, որ այն սնկերի գեների ռեկոմբինացիան ապահովող սահմանափակ հնարավորություններից մեկն է:

ՍՆԿԵՐԻ ՍԵՌԱԿԱՆ ՏԱՐՈՐՈՇՈՒՄԸ

Սնկերի *սեռական տարրորշումը` դիֆերենցիացիան* հստակ չի արտահայտված կամ ընդհանրապես բացակայում է:

Շատ օրգանիզմներին բնորոշ է *իզոգամիայի* երևույթը, երբ սեռական ծուլումը տեղի է ունենում մորֆոլոգիայով իրարից չտարբերվող րջիջների` *գամետների* միջև: Հանդիպում է նաև *անիզոգամիա*, երբ սեռական ծուլումը

իրականանում է մեծ՝ *իզական* և փոքր՝ *արական* բջիջների միջև:

Բջջային և պլազմոդիալ լորձաբորբոսասանկերի (Protozoa, Myxomycetes) ներկայացուցիչների մոտ բացակայում են մասնագիտացված սեռական բջիջները, այսինքն՝ արական ու իզական բջիջների դիֆերենցիացիան (տե՛ս Եկ. 6 և 14):

Oomycetes դասի սնկերի փոքր արական անթերիդիումը առաջացնում է բեղմնավորման խողովակ, որի միջոցով նրա պարունակությունը տեղափոխվում է և միաձուլվում օօգոնիումում առաջացած իզական օօսֆերի (կամ օօսֆերների) պարունակության հետ (տե՛ս Եկ. 13):

Սեռական դիֆերենցիացիայի տարբեր մակարդակներ են նկարագրված Chytridiomycetes դասի սնկերի մոտ: Նրանցից որոշ տեսակների կենսացիկլում սեռական ծուլումը կարող է տեղի ունենալ մորֆոլոգիայով նման (*Cystogenes*) կամ մեծությամբ ու շարժողունակությամբ տարբեր (*Euallomyces*, *Allomyces*) գամետների միջև (տե՛ս Եկ. 15): Մեկ այլ ներկայացուցիչ՝ *Monoblepharis*-ի անթերիդիումից առաջացած շարժուն արական գամետները կարող են ներթափանցել օօգոնիումի մեջ և բեղմնավորել մեծ, անշարժ օօսֆերները:

Իզոգամիայի երևույթը նույնպես հատկանշական է Zygomycetes դասի սնկերին: Սակայն նրանց մոտ այն տեղի է տալիս *անիզոգամիային*, որը կոչվում է նաև *հետերոգամիա*: Վերջինս հեռու է սեռական դիֆերենցիացիա կոչվելուց, սակայն էվոլյուցիոն տեսակետից դիտվում է որպես միջանկյալ փուլ այդ ուղղությամբ:

Պայուսակավոր սնկերի (Ascomycetes) իզական ասկոգոնիումից առաջացած ելուստը՝ *տրիխոգինը* ծուլվում է արական *անթերիդիումի* հետ, որից հետո տեղի է ունենում *գամետանգիոգամիա*՝ անթերիդիումի ու ասկոգոնիումի պրոտոպլազմների միաձուլում և դիկարիոնների առաջացում (տե՛ս Եկ. 9): Սակայն որոշ տեսակների մոտ իզական բջիջները կարող են բեղմնավորվել կոնիդիումների (*Neurospora*), արթրոսպորների (*Ascobolus furfuraceus*) կամ նույնիսկ վեգետատիվ հիֆերի միջոցով (*Ascobolus immersus*): Խմորասնկերի (Hemiascomycetidae) բեղմնավորումը տեղի է ունենում մորֆոլոգիայով նման երկու հապլոիդ բջիջների միջև:

Բազիդիալ սնկերի (խումբ Hymenomycetes, Gasteromycetes) սեռական ծուլումը՝ *սոմատոգամիան* իրականանում է մորֆոլոգիայով նման, բայց գենետիկորեն տարբեր վեգետատիվ հիֆերի միջև: Ժանգասնկերի (կարգ Uredinales) մոտ նույնպես նկատելի է որոշակի սեռական դիֆերենցիացիա՝ *պիկնիումում* առաջացած *պիկնիոսպորների* և *ընդունող հիֆերի* միջև (տե՛ս Եկ. 11): Սրանք կարող են բեղմնավորվել առաջացնելով դիկարիոն, եթե գե-

նետիկորեն տարբեր են, այսինքն՝ կրում են խաչասերման տարբեր տիպեր (mating types):

Միցելիումների գենետիկական տարբերությունները կարող են պայմանավորված լինել ոչ միայն կորիզային, այլ նաև տարբեր ծագում ունեցող արտաքրոմոսոմային՝ ցիտոպլազմային գենետիկական էլեմենտներով (մ-ԴՆԹ, պլազմիդներ):

Այսպիսով, սնկերի սեռական դիֆերենցիացիայից բացի, հիմնականում գործում են թալոմների *սեռական* կամ *գենետիկական* և *վեգետատիվ* կամ *տոմատիկ* համատեղելիության մեխանիզմները, որոնցով վերջնականորեն պայմանավորվում է երկու միցելիալ թալոմների բեղմնավորման կամ խաչասերման հնարավորությունը: Այսպիսով, բեղմնավորումը տեղի է ունենում ոչ միայն սեռական սպորների, այլ նաև նրանց համատեղելիության մեխանիզմների առկայության պայմաններում:

Շատ կարևոր է չչփոթել սնկերի որևէ տեսակի սեռական պրոցեսի նկարագրությունը նրա սեռական դիֆերենցման աստիճանի կամ առկա համատեղելիության գործոնների՝ խաչասերման համակարգի հետ (տե՛ս ԽԱՉԱՍԵՐՄԱՆ ՏԻՊԵՐ):

Սեռական դիֆերենցիացիան ապահովում է գամետների շարժունակությունը և զիգոտի առաջացումը, մինչդեռ խաչասերման տիպը նպաստում է *ինքնաֆերտիլության* երևույթի կանխմանն ու *աուքքրոսինգին*:

Վերը նշվածից ակնհայտ է դառնում, որ որոշակի խմբերի, մասնավորապես՝ բարձրակարգ սնկերի (դաս Ascomycetes, Basidiomycetes) մոտ հանդիպող մեկ կամ երկու խաչասերման տիպերը միայն վերապահմամբ կարելի է համարել սեռի առկայության հետ:

ԽԱՉԱՍԵՐՄԱՆ ՏԻՊԵՐ, ՉԱՍԱՏԵՂԵԼԻՈՒԹՅԱՆ ԳՈՐԾՈՆՆԵՐ

Վեգետատիվ հիֆերի կամ սեռական բջիջների միաձուլման հնարավորությունը սնկերի մոտ կարգավորվում է *համատեղելիության* կամ *անհամատեղելիության* գենետիկական մեխանիզմներով: Սրանք բավականին բարդ երևույթներ են, որոնց ուսումնասիրությունն առայժմ գտնվում է նախնական փուլում:

Սեռական ծուլման կամ խաչասերման համատեղելիության գործոնները կոչվում են *խաչասերման տիպեր* կամ *խաչասերման գործոններ*: Սնկերի մոտ դրանք երկուսն են՝ A և B: Առաջինը պատասխանատու է միցելիումի նորմալ աճի ու ֆերոմոնների սինթեզի, իսկ B գործոնը կամ գենը՝ ճարմանդ-

ների առաջացման ու նրանցով կորիզների տեղափոխման համար:

Սնկերի համատեղելիության երևույթն ուսումնասիրելու համար *Ustilago maydis* տեսակը բավականին հարմար առարկա է հանդիսանում: Նրա *a* գենը կոդավորում է միցելիումի աճը և ֆերոմոնների ֆունկցիան, իսկ *b* գենը՝ ախտածինությունը և եզիպտացորենի ուռուցքի առաջացումը: Բնության մեջ գոյություն ունեն *U. maydis*-ի մոտ 25*b* ալելներ: Այս տեսակի ժողովրդական միցելիումների սեռական միաձուլումը կարող է տեղի ունենալ միայն երկու գործոնների տարբեր ալելների առկայության պայմաններում, օրինակ՝ *a1b1*×*a2b2*: Հակառակ դեպքում, դիկարիոնային (հետերոկարիոնային) միցելիում չի ձևավորվի, և սունկն օժտված չի լինի ախտածինությամբ, քանի որ նման ակտիվությունը կապված է տվյալ տեսակի կենսացիկլի դիկարիոնային փուլի հետ (տե՛ս Նկ. 10):

Խաչասերման տիպի գեները կոչվում են նաև *mt* (mating type) գեներ, որոնց գործունեության ընթացքում նույնպես ներգրավված են ֆերոմոնները: Դրանք բավականին լավ են ուսումնասիրված *Schizophyllum commune* (Basidiomycetes, Agaricales) տեսակի մոտ: Նույնիսկ խաչասերման գործոններից մեկի եզակի մուտացիան կարող է կանխել սեռական կոնտակտը կամ խաչասերման պրոցեսը այս տեսակի երկու անհատների՝ շտամների միջև:

Սնկերի մոտ, բացի *mt* գեներից կամ խաչասերման *գենետիկական (սեռական)* անհամատեղելիության մեխանիզմից, գոյություն ունեն նաև *վեգետատափ* անհամատեղելիության՝ *vi* (vegetative incompatibility) գեներ: Սովորաբար *vi* և *mt* գեները անկախ են, սակայն վերջիններս կարող են գործել նաև *վեգետատափ* փուլում:

V գեներն օժտված են մի շարք կարևոր ֆունկցիաներով: Նրանք սահմանափակում են նույն տեսակի մեկ անհատից մյուսին «վտանգավոր» արտաքրոմոսոմային տարրերի և վիրուսների հորիզոնական տեղափոխումը: Ի տարբերություն *mt* գեների՝ անհատները կհամարվեն *համատեղելի*, եթե նրանց *vi* գեները բոլոր լոկուսներում ունենան *նույն* ալելները:

Վեգետատափ անհամատեղելիության մեխանիզմները հիմնականում խոչընդոտում են պլազմոգամիայի երևույթը այն անհատների միջև, որոնք տարբերվում են արտաքրոմոսոմային՝ ցիտոպլազմային գենետիկական տարբերով (մ-ԴՆԹ, պլազմիդներ, վիրուսներ): Կայուն վեգետատափ հետերոկարիոններ հնարավոր է ստանալ *պրոտոպլաստների*՝ բջջապատից զուրկ բջիջների, միաձուլման ճանապարհով:

Վերը նշված գենետիկական մեխանիզմների հետագա ուսումնասիրությունները չափազանց կարևոր են նաև սնկերի պոպուլյացիաների կառուցվածքի և տեսակառաջացման առանձնահատկությունները հասկանալու համար:

ՀՈՄՈԹԱԼԻԶՄ, ՀԵՏԵՐՈԹԱԼԻԶՄ

Սնկերի մոտ նկարագրված են նաև *հոմոթալիզմի* և *հետերոթալիզմի* երևույթները:

Երբ տեսակը չունի խաչասերման գենետիկական կարգավորման համակարգ, այսինքն՝ համատեղելիության գործոնները բացակայում են, ապա այն կոչվում է *հոմոթալիկ*, իսկ երևույթը՝ *հոմոթալիզմ*: Այս դեպքում սեռական պրոցեսը սկզբունքորեն կարող է տեղի ունենալ գենետիկորեն նման թալոմների կամ թալոմի հիֆերի միջև: Սա *ինքնաֆերտիլության* կամ *ինքնաբեղմնավորման* երևույթն է, որը լայնորեն նկարագրված է սնկերի տարբեր խմբերի մոտ:

Հոմոթալիզմը լինում է *առաջնային* և *երկրորդային*:

Առաջնային հոմոթալիզմի ժամանակ սեռական համատեղելիության գործոնները բացակայում են: Սպորից զարգանում է ինքնաբեղմնավորվող միցելիում, որը պտղաբերում է, այսինքն՝ զիգոտն առաջանում է նույն թալոմի վրա: Առաջնային հոմոթալիկ բազիդիալ սնկերի մոտ միցելիումի ճարմանդները, որպես կանոն, բացակայում են, իսկ գենային ռեկոմբինացիայի և աուքթրոսինգի հնարավորությունները հասցված են միմիմումի:

Երկրորդային կամ *կեղծ հոմոթալիզմի* ժամանակ առկա է սեռական համատեղելիության մեկ՝ *A(a)* գործոն, և հետևաբար, կորիզի գենետիկական ինֆորմացիայի վերաբաշխման մեխանիզմը: Այս դեպքում միցելիումը զարգանում է երկու, գենետիկորեն տարբեր կորիզներ պարունակող սպորից, որը կրում է մեկ (*A* կամ *a*) խաչասերման գործոնի տարբեր ալելներ (*A1A2* կամ *a1a2*): Այս սպորից ծլած միցելիումը կարող է նորմալ պտղաբերել, սակայն այն օժտված չի լինի դիկարիոնային միցելիումին բնորոշ նորմալ ձևավորված ճարմանդներով: Այս դեպքում կորիզների տեղափոխման միզրացիայի երևույթը՝ ճարմանդներով, նույնպես կբացակայի:

Երկրորդային հոմոթալիկ տեսակ է համարվում Շամպինիոն երկսպորայինը՝ *Agaricus bisporus* (դաս *Basidiomycetes*, կարգ *Agaricales*): Նրա *A* գործոնով պայմանավորված խաչասերման տիպն ունի երկու ալելներ՝ *A1* և *A2*: Բազիդիումում *A1* և *A2* կորիզները ձուլվում են՝ առաջացնելով *A1A2*

դիպլոիդ կորիզով քջիջ՝ *մեյոցիտ*։ Վերջինիս մեյոզի արդյունքում ձևավորվում են չորս՝ երկուական *A1* և *A2* հապլոիդ կորիզներ։ Սրանք զույգերով (*A1+A2*) տեղափոխվում են երկու քազիդիոսպորների մեջ, որոնք ծլելով առաջացնում են դիկարիոնային, անկամ կեղծ ճարմանդներով, սովորաբար՝ *ինքնաֆերտիլ* միցելիում։

Այսպիսով, վերոնշյալ առաջնային հոմոթալիզմը չի նպաստում գեների ռեկոմբինացիային և *աուքքրոսինգին*, որը մասամբ առկա է երկրորդային հոմոթալիկ տեսակների (*A. bisporus, Neurospora crassa*) մոտ։

Սնկերը, որոնք օժտված են խաչասերման գենետիկական համակարգով, այսինքն՝ կանխում են գենետիկորեն *Մման* և նպաստում են գենետիկորեն *տարբեր* միցելիումների միաձուլմանը, կոչվում են *հետերոթալիկ*։ Այստեղ զիգոտը՝ *հետերոկարիոն* առաջանում է խաչասերման երկու՝ *A* և *B* համատեղելի գործոններով հետերոալելային թալոմների ծուլումից (*A1B1×A2B2*)։

Երկրորդային հոմոթալիզմը կամ *վաղ հետերոթալիզմը*, որի ժամանակ պահանջվում է տարբեր ալելներով համատեղելիության մեկ գործոնի առկայություն, այլ կերպ կոչվում է *միագործոն* կամ *երկրևեռ հետերոթալիզմ*։

Երկգործոն կամ *քառաքևեռ* է կոչվում այն հետերոթալիզմը, երբ առկա են համատեղելիության երկու տարբեր ալելներով գործոններ։

Այսպիսով, հոմոթալիզմի (առաջնային) ժամանակ չի պահանջվում համատեղելիության գործոնի առկայություն, որը փաստորեն բերում է ինքնաֆերտիլության և աուքքրոսինգի սահմանափակման։ Մինչդեռ, հետերոթալիզմի ժամանակ թալոմների համատեղելիության գործոնի կամ գործոնների առկայությամբ պայմանավորված է ինքնաստերիլությունը։ Այս մեխանիզմը նպաստում է գենային ռեկոմբինացիային և աուքքրոսինգին։

ՄՆԿԵՐԻ ԿԵՆՍԱՑԻԿԼԻ ՏԻՊԵՐԸ

Ցանկացած օրգանիզմի կենսացիկլը նրա *հապլոիդ* և *դիպլոիդ* կամ *անսեռ* և *սեռական* փուլերի միասնությունն է։ Սրանց հաջորդականությունը կոչվում է *պլեոմորֆիզմ*։

Դիպլոիդ փուլում օրգանիզմներն ունեն քրոմոսոմների կրկնակի հավաք (2n)։ Ցածրակարգ օրգանիզմների մոտ այն հիմնականում կարճատև է։ Կենդանիների կենսացիկլում հապլոիդ փուլն է սահմանափակ և ներկայացված է միայն գամետներով։ Սպորային բույսերի (մամուռներ, պտերներ) հապլոիդ փուլը համեմատաբար երկարատև է։

Սնկերի կենսացիկլը բաղկացած է անսեռ և սեռական փուլերից, որոնց արդյունքում համապատասխանաբար առաջանում են անսեռ *միտոսպորներ* և սեռական *մեյոսպորներ*։ Այս օրգանիզմները խմբավորվում կամ տարբերվում են ըստ նշված փուլերի տևողության և նրանց միջև ընկած ժամանակահատվածի, այլ կերպ ասած՝ *կենսացիկլի տիպերի*։

Սնկերի կենսացիկլի սեռական փուլը կազմված է հաջորդաբար պլազմոգամիայից ($n+n$), կարիոգամիայից ($2n$) և մեյոզից (n) (տե՛ս Նկ. 5)։

Պլազմոգամիայի արդյունքում, որպես կանոն, առաջանում են *դիկարիոններ* կամ *հետերոկարիոններ*։ Բազիդիալ սնկերի մոտ այն ուղեկցվում է միցելիումի բջիջների համատեղ բաժանման հատուկ մեխանիզմով, որը պահպանում է դիկարիոնների չձուլված վիճակը։ Այս փուլը կարող է երկար և ինքնուրույն գոյատևել՝ հաճախ անցնելով անսեռ՝ կոնիդիալ սպորատվության (տե՛ս Նկ. 8)։ Ավելին, *Holobasidiomycetes* խմբի սնկերի դիկարիոնային միցելիումը կարող է առաջացնել պտղամարմին։ Վերջինիս հիմնմիումի որոշակի բջիջներ դիֆերենցվում են *բազիդիումների*, որտեղ էլ տեղի է ունենում կորիզների միաձուլումը՝ *կարիոգամիան* և կարճատև դիպլոիդ փուլի առաջացումը։ Սրան հաջորդում է մեյոզը, ապա, որպես կանոն, առաջանում են չորս հապլոիդ *բազիդիոսպորներ* կամ *բալիստոսպորներ*։ Վերջիններս օժտված են բազիդիումի ստերիգմայից ակտիվորեն պոկվելու յուրահատուկ ունակությամբ։ Մեյոսպորները ձուլվելով կարող են սկիզբ տալ նոր դիկարիոնային միցելիումի։

Hemibasidiomycetes (= *Phragmobasidiomycetes*) խմբին պատկանող ֆիտոպաթոգեն տեսակների (կարգ *Uredinales*, *Ustilaginales*) դիկարիոնային միցելիումն աճում է տիրոջ վրա, որտեղ վերջին փուլում առաջացնում է մեծ քանակությամբ հանգստի, ձմեռող սպորներ՝ *տելիոսպորներ*։ Սրանք ծելելով ձևավորում են մասնատված բազիդիում՝ *ֆրագմոբազիդիում*՝ կազմված չորս բջջից, որի ստերիգմաների վրա քողքոջում են հապլոիդ բազիդիոսպորները։

Այսպիսով, բազիդիալ սնկերի պլազմոգամիան և կարիոգամիան ժամանակի առումով բավականին տարանջատված են։

Պայուսակավոր սնկերի դիկարիոնային փուլն առաջանում է ասկոգոմիումում և բնութագրական է միայն պտղամարմնի՝ *ասկոկարպի* ձևավորման փուլին, իսկ միցելիումը հիմնականում հապլոիդ է (Նկ. 9)։ Դիկարիոնային հիֆերը ասկոգոմիումից աճելով առաջացնում են *ասկոգեն հիֆեր*, որոնց ծայրային բջջում տեղի է ունենում հապլոիդ կորիզների միաձուլում՝ կարիոգամիա։ Առաջացած դիպլոիդ բջիջներից հետագայում ձևավորվում են պայուսակներ՝ *ասկեր*, որոնցում տեղի է ունենում կորիզի ռեդուկցիոն

բաժանում՝ *մեյոզ*: Արդյունքում առաջանում են 4, իսկ լրացուցիչ միտոտիկ բաժանման հետևանքով՝ 8, հազվադեպ՝ 16 և ավելի (մինչև 200) ասկոսպորներ:

Խմորասնկերի բջիջների միաձուլումը՝ պլազմոգամիան և կարիոգամիան, տեղի է ունենում անմիջապես մեյոզից հետո: Կենսացիկլում սա հապլոիդ և դիպլոիդ փուլերի հաջորդականության առավել *պարզ* ձևն է:

Ըստ կենսացիկլի գերակշռող փուլի՝ ամերիկացի սնկաբան Ռեյփերը (Raper, 1954) առանձնացրել է սնկերի կենսացիկլի հետևյալ հիմնական տիպերը (Նկ. 5):

Անստր: Կենսացիկլի սեռական փուլը համարյա կամ բոլորովին ռեդուկցված է կամ բացակայում է: Այս տիպը բնութագրական է անկատար սնկերին (դաս Deuteromycetes):

Հապլոիդ: Կենսացիկլը հիմնականում հապլոիդ է: Կարիոգամիային անմիջապես հաջորդում է մեյոզը, և դիպլոիդ փուլի տևողությունը հասցված է մինիմումի: Այն նկարագրված է լորձարորոսասնկերի (Myxomycetes, Protozoa) և որոշ պայուսակավոր սնկերի (Ascomycetes) մոտ (Նկ. 6): Երկու՝ Hyphochytridiomycetes և Chytridiomycetes խմբերի որոշ ներկայացուցիչների վեգետատիվ աճման փուլը նույնպես հիմնականում հապլոիդ է: Zygomycetes դասի սնկերի հապլոիդ ցիկլում դիպլոիդ կորիզի ձևավորվելուց հետո մեյոզը կարող է ուշանալ (Նկ. 7): Սպորանգիումի փոխարեն առաջանում է հանգստի սպոր՝ *զիզոտ* կամ *զիզոսպոր*, որը կատարում է տելեոմորֆի ֆունկցիա: Մեյոզը տեղի է ունենում զիզոտի աճից անմիջապես առաջ՝ առաջնային հիֆում:

Հապլոիդ-դիկարիոնային: Կենսացիկլի այս տիպը հիմնականում հատկանշական է Basidiomycetes և Ascomycetes դասերի ներկայացուցիչներին (Նկ. 8-11):

Բազիդիալ սնկերի կենսացիկլի *հապլոիդ* (n) փուլն ինտենսիվ աճող միցելիում է, որը կոչվում է *առաջնային*: Գենետիկորեն համատեղելի երկու հապլոիդ միցելիումների ձուլումից առաջանում է ինքնուրույն՝ *դիկարիոնային* (n+n) կամ *երկրորդային* միցելիում: Այն կարող է լինել *երկարատև*, օրինակ՝ հապլոիդ-դիկարիոնային ցիկլում կամ *կարճատև*, սահմանափակ դիկարիոնով հապլոիդ ցիկլում: Վերջինս նկարագրվել է Ustilaginales դասի և *Saccharomycetes* ցեղի ներկայացուցիչների մոտ (Նկ. 10-12):

Հապլոիդ-դիկարիոնային կենսացիկլ ունեցող սնկերի դիպլոիդ (2n) փուլը կարճատև է: Բազիդիալ և պայուսակավոր սնկերի կարիոգամիան և մեյոզը տեղի են ունենում համապատասխանաբար բազիդիումում և ասկում՝ բազիդիոսպորների ու ասկոսպորների ձևավորումից անմիջապես առաջ:

Բացահայտված է, որ սնկերի կենսացիկլի տարրեր փուլերին համապատասխանում է նրանց կենսաբանական ակտիվությունը: Օրինակ՝ որոշ տեսակներ կարող են մակարուծել միայն դիկարիոփուլում (*U. mayadis*), մինչդեռ հապլոփուլը սապրոտրոֆ է: Ավելին, ասկոմիցետների դիկարիոնը կարող է մակարուծել իր հապլոփուլի վրա: Միգուցե, *Armillaria mellea*-ի (*Basidiomycetes*) մակարույծ լինելը նույնպես պայմանավորված է նրա կենսացիկլում դիպլոփուլի գերակշռությամբ:

Չհապլոիդ-դիպլոիդ: Կենսացիկլում դիպլոիդ և հապլոիդ փուլերի տևողությունը համարյա հավասար է: Բնութագրական է ջրային սնկերին (*Oomycetes*) և որոշ լորձաքորրոսասնկերին (*Myxomycetes*) (Նկ. 13, 14): Վերջիններիս մոտ հապլոփուլը ամեորաման է, իսկ դիպլոփուլը՝ պլազմոդիալ, որի պատճառով էլ նրանք կոչվում են *պլազմոդիալ լորձաքորրոսներ* կամ *լորձաքորրոսասնկեր*:

Չհապլոիդ-դիպլոիդ ցիկլը նկարագրված է նաև *Chytridiomycetes* դասի ներկայացուցիչների մոտ (Նկ. 15): Նրանց և որոշ խմորասնկերի (*Saccharomyces cerevisiae*) հապլոիդ ու դիպլոիդ փուլերը կարող են մորֆոլոգիայով չտարբերվել: Բացառություն են կազմում դիպլոիդ քիչքները, որոնք չափերով սովորաբար ավելի մեծ են լինում (Նկ. 12, 15):

Դիպլոիդ: Կենսացիկլում հապլոփուլը շատ կարճատև է և սահմանափակված է գամետներով: Գամետների ծուլումից անմիջապես սկսվում է երկարատև դիպլոփուլը: Կա կարծիք, որ *Oomycetes* դասի ներկայացուցիչների կենսացիկլը, որոնց միցելիումը հիմնականում դիպլոիդ է, պատկանում է այս տիպին: Նրանց մեյոզը տեղի է ունենում առանձին՝ արական անթերիդիումի և իգական օօգոնիումի մեջ: Այնուհետև վրա է հասնում սեռական քիչքների և նրանց իսկ կորիզների միաձուլումը: Արդյունքում առաջացած դիպլոիդ *օօսպորից* աճում է դիպլոիդ միցելիումը (Նկ. 13):

Բողբոջմամբ բազմացող որոշ խմորասնկերի կենսացիկլում (ցեղ *Saccharomyces*) գերակշռում է *դիպլոփուլը*: Սրանք կոչվում են *դիպլոփոնտներ*: Սակայն խմորասնկերի բազմացումը հնարավոր է նաև կիսվելով (ցեղ *Schizosaccharomyces*): Այս դեպքում գերակշռում է *հապլոփուլը*, իսկ տեսակները կոչվում են *հապլոփոնտներ*: Փաստորեն խմորասնկերի կենսացիկլը ըստ տիպի *հապլոիդ-դիպլոիդ* է (Նկ. 12):

Այսպիսով, սնկային օրգանիզմների կենսացիկլը բավականին բարդ և զանազան դրսևորումներ ունեցող երևույթ է: Ցանկացած փուլում տարրեր տիպի մուտացիաների հետևանքով այն կարող է խախտվել: Կենսացիկլի գենետիկական կարգավորումը և մուտացիաների հետևանքով նրա շեղումները լավ ուսումնասիրված են խմորասնկերի օրինակով: Վերջիններիս

կենսագիկլում դիպլոիդ փուլի առկայությունը թույլ է տալիս հետազոտելու նաև սնկերի մեյոզի և գենային ռեկոմբինացիաների առանձնահատկությունները:

50 ՍՆԿԵՐԻ ՀԻՄՆԱԿԱՆ ԽՄԲԵՐԸ

Ըստ *սեռական* պրոցեսի առկայության, սեռական վերարտադրման համար նախատեսված կառուցվածքների տարբերությունների՝ սնկերի թագավորությունը՝ *Mycota* բաժանվում է հետևյալ չորս խմբերի (ըստ Bos, 1996):

Phycomycetes (Ֆիկոմիցետներ): Այս խմբի մեջ են մտնում *Hyphochytridiomycetes*, *Chytridiomycetes*, *Oomycetes* և *Zygomycetes* դասերի ներկայացուցիչները: Ֆիկոմիցետների միցելիումը հիմնականում կոենոցիտ է: Էնդոգեն սեռական սպորները առաջանում են *սպորանգիումներում*: Նրանք կարող են լինել միակորիզ (*մոնոկարիոնայիժ*) կամ բազմակորիզ (*հոմոկարիոնային* կամ *հետերոկարիոնայիժ*), մտրակավոր, օրինակ՝ *Phytophthora*-ի զոոսպորները (զոոսպորներ) կամ առանց մտրակների (*Phycomycetes*):

Ascomycetes (պայուսակավոր սնկեր): Այս օրգանիզմների սեռական պրոցեսը ամենադիֆերենցվածն է: Էնդոգեն մեյոսպորներն առաջանում են հատուկ բջիջներում՝ *ասկերում*:

Սեռական պրոցեսի պարզագույն ձևը նկարագրված է խմորասնկերի՝ *Hemiascomycetes* (*hemi* - ոչ լրիվ, կիսատ) խմբի մոտ: Այստեղ երկու բջիջների միաձուլման արդյունքում տեղի է ունենում մեյոզ և չորս հապլոիդ *մեյոսպորների*՝ ասկոսպորների առաջացում:

Շատ պայուսակավոր սնկերի մեյոզին հաջորդում է տետրադի լրացուցիչ միտոզը (կամ միտոզները), ինչի հետևանքով համապատասխանաբար ստացվում են 8, հազվադեպ՝ 16 և ավելի ասկոսպորներ, որոնք՝ 4- կամ 8-ական, տարբերվում են իրենց գենոտիպերով:

Իսկական ասկոմիցետներին՝ *Euscomycetes* (*eu* - իսկական) պատկանում են պողամարմիններ՝ *ասկոկարպեր* առաջացնող մնացած տեսակները: Պողամարմինները կարող են պարունակել հարյուր հազարավոր ասկեր: Նրանց հիմնական ձևերն են.

- *կլեյստոտեցիում* – կլոր, փակ (ցեղ *Aspergillus*, *Erysiphe*);
- *պերիտեցիում* – կլորավուն ձգված, օտուված են անցքով (ցեղ *Sordaria*, *Neurospora*);
- *սպոտեցիում* – ձևերը տարբեր են: Առաջանում են *վերգետնյա*, վերին բաց մակերեսով (խումբ *Discomycetes*, ցեղ *Helotium*, *Sclerotina* և

ուրիշներ) և ստորգետնյա կամ փակ: Վերջինս հատկանշական է հիպոգեալ սնկերին (կարգ Tuberales, Elaphomycetales), որոնց ողջ կենսացիկլը ստորգետնյա է:

Ասկերում ասկոսպորները հանդիպում են գծային՝ կանոնավոր (*Sordaria macrospora*, *Neurospora crassa*, *Podospora anserina*) և խառը՝ անկանոն (*Tuber* spp.) դասավորությամբ:

Basidiomycetes (բազիդիալ սնկեր): Այս խմբի մոտ եզրգծն սեռական սպորները՝ բազիդիոսպորները, առաջանում են մեյոցիտների՝ բազիդիումների փոքր ելուստների՝ ստերիգմաների վրա: Բազիդիալ սնկերը բաժանվում են երկու հիմնական խմբերի.

1. Holobasidiomycetes - առաջացնում են ամբողջական բազիդիում (ցեղ *Agaricus*, *Cantharellus*, *Amanita* և այլն);

2. Heterobasidiomycetes (=Phragmobasidiomycetes, =Hemibasidiomycetes) - առաջացնում են մասնատված բազիդիում (կարգ Uredinales, Ustilaginales):

Բազիդիումները ձևավորվում են դիկարիոնային հիֆերից բաղկացած պտղամարմինների հիմնհիալ շերտում: Այն գտնվում է պտղամարմինների վրա (խումբ Holo- և Heterobasidiomycetes) կամ նրանց մեջ (խումբ Gasteromycetes): Պտղամարմինները տարբերվում են իրենց մորֆոլոգիայով, կառուցվածքով ու կազմությամբ:

Deuteromycetes (անկատար կամ միտոսպորային սնկեր): Այս դասին պատկանող սնկերի սեռական կամ կատարյալ փուլը՝ տելեոմորֆը բացակայում է, կան էական դեր չի կատարում զարգացման պրոցեսում, կան դեռևս նկարագրված չէ: Սրանք հիմնականում խմբավորված են ցեղերով, ըստ վեգետատիվ և անսեռ բազմացման միտոսպորների՝ կոնիդիումների, ինչպես նաև կոնիդիակիր հիֆերի կառուցվածքային էլեմենտների, այլ կերպ ասած՝ ըստ անամորֆի առանձնահատկությունների:

Սակայն որոշ տեսակների մոտ բացահայտված են տելեոմորֆները, որոնք հանդիսանում են պայուսակավոր սնկերի, մասնավորապես՝ *Gymnoascus*, *Aphanoascus*, *Ctenomyces*, *Mycosphaerella* և *Arthroderma* ցեղերի ներկայացուցիչներ: Հազվադեպ են անկատար սնկերի բազիդիալ տելեոմորֆները:

Սրանցից կարելի է նշել *Filobasidiella neoformans* (կարգ Tremellales), *Phanerochaete chrysosporium* (Stereales) և *Thanatephorus cucumeris* (Corticiales) տեսակները, որոնք համապատասխանաբար *Cryptococcus neoformans*, *Sporotrichum pulverulentum* և *Rhizoctonia solani* անամորֆների տելեոմորֆներն են հանդիսանում:

Աղյուսակ 1. Սնկերի հիմնական խմբերը (ըստ *Carlile et al., 2001*)

Թագավորություն	Խումբ	Հատկություններ, որոնք հատկանշական են մի քանի խմբերի համար	
<p>Նախակենդանիներ (Protozoa)</p>	<p>1. Բջջային լորձաբորբոսասնկեր: Ամեռանման կուտակումները ձևավորում են կեղծ պլազմոդիում կամ լորձնէակ (<i>slug</i>), որից առաջանում է պտղամարմինը (օրինակ՝ <i>Dyctostelium</i>):</p> <p>2. Պլազմոդիալ լորձաբորբոսասնկեր (Myxomycetes): Ամեռոբիդ փուլին հաջորդում է բազմակորիզային պլազմոդիալ փուլը (օրինակ՝ <i>Physarum</i>):</p>	<p>Սնուցման պրոցեսում տեղի է ունենում բջջապատի կորուստ: Ունակ են կլանելու մասնատված սնունդ:</p> <p>Լորձաբորբոսասնկեր</p>	
<p>Քրոմիստա (Chromista)</p>	<p>3. Oomycetes (Oomycota, Hyphochytridomycota): Չօսպորները երկմտրականի են, սեռական սպորները օոսպորներ են: Բջջապատը պարունակում է ցելյուլոզ (օրինակ՝ <i>Saprolegnia</i>):</p>	<p>Հիմնականում առաջացնում են զօոսպորներ:</p>	<p>Սնուցման պրոցեսում բջջապատը առկա է, սննդառությունը՝ արսորրտիվ:</p>
<p>Սնկեր (Fungi)</p>	<p>4. Chytridiomycetes: Չօսպորները մեկմտրականի են: Սեռական պրոցեսը կարող է ներառել շարժուն գամետների ծուլում: Բջջապատը պարունակում է խիտին (օրինակ՝ <i>Allomyces</i>):</p> <p>5. Zygomycetes: Սեռական սպորները գիգոսպորներ են (օրինակ՝ <i>Mucor</i>):</p> <p>6. Ascomycetes: Սեռական սպորները ասկոսպորներն են (օրինակ՝ <i>Pyrenoma</i>):</p> <p>7. Basidiomycetes (գլխարկավոր սնկեր, հարեթասնկեր, ժանգասնկեր և մրիկասնկեր): Սեռական սպորները բազիդիոսպորներ են (օրինակ՝ <i>Agaricus</i>):</p> <p>8. Deuteromycetes (Միտոսպորային սնկեր): Սեռական սպորները բացակայում են (օրինակ՝ <i>Penicillium</i>):</p>	<p>Չօսպորներ չեն առաջացնում:</p>	<p>Սնկեր (ոչ ֆորմալ իմաստով)</p> <p>FUNGI</p>

Հիմնվելով ժամանակակից գիտական տվյալների վրա՝ առաջարկվում են սնկերի խմբավորման այլ մոտեցումներ և, որոնցից մեկը ներկայացված է Աղյուսակ 1-ում:

Այսպիսով, ակնհայտ է դառնում, որ ժամանակակից սնկաբանությունը ուսումնասիրում է երեք՝ Protozoa, Chromista և Fungi թագավորություններից պատկանող օրգանիզմները:

Ըստ Աղյուսակ 2-ում բերված տարբերությունների՝ Oomycetes դասի սնկերը (որպես ֆիլում Oomycota) իրենց կառուցվածքային, գենետիկական և կենսաքիմիական յուրահատկություններով առանձնացվում են իսկական սնկերից և Fungi ու Hyphochytridiomycetes դասին պատկանող սնկերի հետ (որպես ֆիլում Hyphochytridiomycota) մտնում են Chromista թագավորության մեջ:

Աղյուսակ 2. Օօմիցետների և իսկական սնկերի հիմնական տարբերությունները (ըստ Carllie et al., 2001)

	Օօմիցետներ (Oomycetes)	Սնկեր (Fungi)
Ջօսպորներ	Երկմտրականի, առջևի մտրակը փետրավոր է, իսկ հետինը՝ հարթ	Մեկմտրականի, օրինակ՝ հետին հարթ մտրակով Chytridiomycetes-ի մոտ
Լիզինի բիոսինթեզ	Դիամինոպիմեխինային թթվի միջոցով	α -Ամինո-արիպինային թթվի միջոցով
Միտոքոնդրիումներ	Խողովակաձև կրիստներով	Տափակ կրիստներով
Բջջապատի պոլիսախարիդներ	Առկա է ցելյուլոզը, խիտինը հանդիպում է որոշ տեսակների մոտ	Ցելյուլոզը բացակայում է, սովորաբար առկա է խիտինը
Բջջապատի սպիտակուցներ	Առկա է հիդրօքսի-պրոլինը	Առկա է պրոլինը

III. ՄՆԿԱՅԻՆ ԲՋՋԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԱՅԻՆ ԱՌԱՆՁՆԱԴՆԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Բջջի փոքր չափերի պատճառով սնկերը բջջաբանական տեսակետից համարվում են դժվար ուսումնասիրելի: Սակայն տարբեր խմբերին պատկանող տեսակների բջջի ձևն ու չափերը տարբերվում են, ինչը խոսում է նրանց կարգաբանական նշանակության մասին:

Ըստ կորիզային ապարատի կառուցվածքի՝ սնկերը *պարզ եուկարիոտներ* են: Նրանց բջիջը ունի բջջապատ, բջջաթաղանթ, պարունակում է քրոմոսոմների որոշակի հավաքով ձևավորված կորիզ, կորիզային և ցիտոպլազմային ԴՆԹ (մ-ԴՆԹ, պլազմիդներ), ինչպես նաև օրգանոիդներ (միտոքոնդրիումներ, ռիբոսոմներ, էնդոպլազմային ցանց, Գոլջիի համակարգ և այլն) (տե՛ս Նկ. 16):

ԲՋՋԱՊԱՏ, ԲՋՋԱԹԱՂԱՆԹ, ԼՈՄԱՍՈՄՆԵՐ, ՎԵՁԻԿՈՒԼՆԵՐ

Սնկային բջիջը արտաքինից պատված է բջջապատով և բջջաթաղանթով: Բջջապատն ապահովում է բջջի ձևը և նրա մակերևույթի ձևավորումը՝ հարթ, գորտնուկավոր, դարսածև և այլն: Որոշ ասկոմիցետների մոտ այն կարող է ունենալ բակտերիալ պատիճի (կապսուլա) նման լորձային շերտ:

Սնկերի բջջապատն ունի մոտ 0.2 մկմ հաստություն: Շատ տեսակների մոտ այն բազմաշերտ է: Շերտերը կարող են տարբերվել պիզմենտացիայով, կոնիդիումների առաջացման ժամանակ իրենց մասնակցության ձևով ու աստիճանով:

Բջջապատը 60-90%-ով կազմված է պոլիսախարիդներից (մաննան, գլյուկան, խիտին, ցելյուլոզ), որոնց մոնոմերներն են գլյուկոզան, գալակտոզան, մաննոզան և այլ մոնոսախարիդները: Սրանք կապվում են լիպիդներին և սպիտակուցներին՝ առաջացնելով բարդ պոլիմերներ (գլիկոլիպիդներ, գլիկոպրոտեիններ): Բջջապատի կազմի մեջ մտնում են նաև պոլիֆոսֆատներ, պիզմենտներ (օրինակ՝ մելանին) և այլ միացություններ (տե՛ս Աղյուսակ 3): Նրա կմախքային միկրոֆիբրիլները բաղկացած են *խիտինից* (ազոտ պարունակող, հիմնային լուծույթում չլուծվող պոլիմեր) կամ *ցելյու-*

լոզից: Շատ խմորասնկերի բջջապատը պարունակում է նաև գլյուկաններ:

Բջջապատի կազմությունն ունի կարևոր կարգաբանական նշանակություն սնկերի դասերի մակարդակով: Այն լինում է *ցելյուլոզագլյուկանային* (Oomycetes) կամ *խիտինագլյուկանային* (Ascomycetes, Basidiomycetes, Deuteromycetes):

Մուտացիաների հետևանքով բջջապատի կազմության փոփոխություններն արտահայտվում են միցելիալ գաղութի մորֆոլոգիական փոփոխություններով:

Չնայած բջջապատի մակերեսին են տեղակայված շատ ֆերմենտներ, սակայն այն կարող է լիզիսի ենթարկվել մի շարք հողային ակտինոմիցետների ու բակտերիաների ֆերմենտների, ինչպես նաև հակաբիոտիկների ազդեցությամբ:

Աղյուսակ 3. Սնկերի բջջապատի կառուցվածքային պոլիմերները (ըստ *Carlile et al., 2001*)

Կարգաբանական խումբ	Ձեւանման պոլիմերներ	Դեւային պոլիմերներ
Basidiomycetes, Ascomycetes Deuteromycetes	Խիտին, β -(1→3)-, β -(1→6) - Գլյուկան	Մաննո-պրոտեիններ, α -(1→3) - Գլյուկան
Zygomycetes	Խիտին, Խիտոզան	Պոլիգլյուկուրոնաթթու, Մաննո-պրոտեիններ
Chytridiomycetes	Խիտին, Գլյուկան	?
Hyphochytridiomycetes*	Խիտին, Ցելյուլոզ	?
Oomycetes*	β -(1→3)-, β -(1→6) - Գլյուկան, Ցելյուլոզ	Գլյուկան

(*) - Ֆիլումները մտնում են *Chromista* թագավորության մեջ:

Բջջապատից ներս գտնվում է *բջջաթաղանթը* կամ *ցիտոպլազմային մեմբրանը*: Այն կոչվում է նաև *պլազմալեմմա*: Բջջաթաղանթն ունի 7-9 նմ հաստություն: Նրա հիմնական դերը նյութերի թափանցելիության ապահովումն է: Այստեղ տեղակայված են ֆոսֆատազ և ուրիշ ֆերմենտներ, որոնք նպաստում են բջջի կողմից նյութերի ճեղքմանն ու յուրացմանը:

Բջջապատից զուրկ, միայն բջջաթաղանթով պատված, *in vitro* պայմաններում ստացված բջիջները կոչվում են *պրոտոպլաստներ*։ Սրանք օժտված են որոշակի մետարոլիկ ակտիվությամբ և զգայուն են օսմոտիկ ճնշման հանդեպ։ Պրոտոպլաստները լայնորեն կիրառվում են գենետիկական հետազոտություններում։ Համապատասխան պայմաններում նրանք օժտված են հիֆի, այնուհետև միցելիումի բնականոն վերականգման՝ ռեգեներացման ունակությամբ։

Հաջողվել է պրոտոպլաստներից անջատել բջջաթաղանթը և ուսումնասիրել նրա քիմիական կազմը։ Պարզվել է, որ այն բաղկացած է ածխաջրերից, սպիտակուցներից, նուկլեինաթթուներից, լիպիդներից, ինչպես նաև չեզոք միացություններից։

Այսպիսով, բջջաթաղանթը հիմնականում կազմված է սպիտակուցներից ու ճարպերից, մինչդեռ ածխաջրերը ավելի կուտակված են բջջապատում։

Սնկերի մոտ բջջաթաղանթը կարող է առաջացնել ներփքումներ, որոնք կոչվում են *լոմասոմներ* կամ *պլազմալոմասոմներ*։ Սրանք պղպջակաձև, մեմբրանային կառուցվածք ունեցող էլեկտրոնային-թափանցիկ գոյացություններ են, մինչև՝ 300 նմ երկարությամբ, 20-30 նմ լայնությամբ և մոտ 50 նմ խորությամբ։ Բջջի տարիքի հետ՝ այդ ներփքումների քանակն ավելանում է։

Լոմասոմներում հայտնաբերված են մանր, կլորավուն, էլեկտրոնային-ոչ թափանցիկ մասնիկներ՝ *վեզիկուլներ*, որոնք պարունակում են պոլիսախարիդներ և ֆերմենտներ։ Վեզիկուլները հանդիպում են նաև սնկային բջջի այն մասերում, որտեղ տեղի է ունենում բջջապատի ակտիվ սինթեզ, օրինակ՝ հիֆային ապեքսում։ Սրանք առաջանում են հատիկավոր էնդոպլազմային ցանցի շրջանում և մասնակցում են ռիբոսոմներում սինթեզված սպիտակուցների հետագա տեղափոխմանը՝ Գոլջիի մարմնի ցիստեռններով (տե՛ս Եկ. 18)։

Սնկերի մեծ մասի մոտ նկարագրված են տարբեր չափերի վեզիկուլներ։ Օրինակ, *Pythium ultimum*-ի մոտ հանդիպում են 250 նմ և 50 նմ, իսկ *Polystictus (=Inonotus) versicolor*-ի մոտ՝ 160-180 նմ և 50-60 նմ տրամագծով վեզիկուլներ։ Մինչդեռ *Coprinus cinereus*-ի և *Saprolegnia ferax*-ի մոտ վեզիկուլները իրենց տրամագծով չեն տարբերվում։

ԵՆԴՊՊԼԱԶՄԱՅԻՆ ՑԱՆՑ, ԳՈՒՋԻԻ ՀԱՄԱԿԱՐԳ, ԼԻԶՈՍՈՒՄԵՐ, ՎԱԿՈՒՈՒՆԵՐ

Մյուս մեմբրանային համակարգը կամ օրգանոիդը, որը հանդիպում է եռլկարիոտների, այդ թվում՝ նաև սնկերի բջջում, *Էնդոպլազմային ցանցն է կամ Էնդոպլազմային ռետիկուլումը* (Նկ. 17): Սա թերևս բջջի ամենապրոլիմորֆիկ՝ ամենաբազմաձև օրգանոիդն է: Նրա մորֆոլոգիան կախված է միջավայրի պայմաններից:

Էնդոպլազմային ցանցը լինում է *հարթ* և *հատիկավոր* կամ *գորտնուկավոր*: Վերջինիս մակերևութին հանդիպում են *ռիբոսոմներ* կամ *պոլիսոմներ*:

Էնդոպլազմային ցանցը առաջացնում է առանձին բաժիններ՝ սեկցիաներ, որոնք կոչվում են Էնդոպլազմային ցանցի *ցիստեռններ*: Միացած ցիստեռնները կոչվում են *դիկտիոսոմներ* կամ *Գոլջիի համակարգ*, որը սնկերի մոտ անվանում են նաև *Գոլջիի մարմին* (տե՛ս Նկ.18): Ցիստեռնների դասավորությունը սնկերի համար ունի կարգաբանական նշանակություն:

Գոլջիի համակարգից արտազատված սպիտակուցների ձևափոխված մոլեկուլները (գլիկոպրոտեիններ, գլիկոլիպիդներ, լիպոպրոտեիններ) այնուհետև կուտակվում են *լիզոսոմների* մեջ, որոնք մեմբրանային կլոր մասնիկներ են: Սրանք զուրկ են ներքին կառուցվածքներից: Լիզոսոմները պարունակում են 40-ից ավելի ֆերմենտներ, մասնավորապես՝ հիդրոլիտիկ, որոնք ի վիճակի են քայքայելու զանազան մոլեկուլներ: Բուսական բջիջներում լիզոսոմների “մարսողական” ֆունկցիան կատարում են վակուոլները:

Գոլջիի մարմնի ֆունկցիոնալ կապը Էնդոպլազմային ցանցի, լիզոսոմների և բջջաթաղանթի հետ իրականացվում է տարբեր՝ փոխադրող, փոխանցող, արտազատող և կուտակող ֆունկցիաներով օժտված վեզիկուլների միջոցով (Նկ. 18):

Սնկային բջջի պրոտոպլազմում հանդիպում են *վակուոլներ*, որոնք նույնպես ածանցվում են Գոլջիի համակարգից: Սրանք պատված են պլազմալեմմայի տիպի կրկնակի թաղանթով՝ *տոնոպլաստով*: Վերջինիս ներքին ու արտաքին թաղանթների վրա հանդիպում են մանր՝ 0.7-1.2 նմ միկրոմասնիկներ:

Վակուոլները հատկապես բազմաթիվ են հիֆերի սուբապիկալ բջիջներում: Նրանք պարունակում են ջուր, ճարպային հատիկներ, սպիտակուցներ և ածխաջրեր: Նրանցում կուտակվում են նաև պիզմենտներ, ֆերմենտներ, մասնավորապես՝ հիդրոլազներ:

Բջջում վակուոլներն առաջանում են *de novo* ճանապարհով:

Միտոքոնդրիումները և հիդրոզենոսոմները հանդիսանում են բջջի էներգիայի գեներատորները, որտեղ սինթեզվում է ԱԵՖ: Միտոքոնդրիումներում են տեղակայված բջջի անբոք շնչառության օքսիդավերականգնման ռեակցիաները ապահովող ֆերմենտները:

Միտոքոնդրիումները մոտ 30 մկմ տրամագծով կլորավուն կամ երկարավուն օրգանոիդներ են, որոնք կարող են նաև ճյուղավորվել (Նկ. 19): Սրանք պարունակում են 2-15% միտոքոնդրիումային-ԴՆԹ՝ մ-ԴՆԹ, որի սինթեզը անընդհատ պրոցես է և կորիզային ԴՆԹ-ի սինթեզի մման կապված չէ կորիզի բաժանման որոշակի փուլերի հետ:

Սնկերի և բույսերի միտոքոնդրիումները նման են իրենց կառուցվածքով: Նրանց արտաքին շերտը կազմված է երկու մեմբրանից, որոնցից ներքինը առաջացնում է *խողովակաձև* կամ *տափակ կրիստներ*: Իսկական սնկերի (Fungi) միտոքոնդրիումների կրիստները տափակ են, իսկ Oomycetes խմբի սնկերի մոտ՝ խողովակաձև, ինչով վերջիններս նմանվում են բույսերին և որոշ ջրիմուռներին (տե՛ս Աղյուսակ 2): Կրիստների մակերևույթին հանդիպում են ռիբոսոմներ կամ պոլիսոմներ:

Միտոքոնդրիումների ներքին խոռոչը կոչվում է *մատրիքս*: Նրանք բազմանում են բողբոջման կամ կիսվելու ճանապարհով:

Հիդրոզենոսոմները նկարագրվել են անաէրոբ Protozoa և Chytridiomycetes խմբի անաէրոբ տեսակների մոտ, որոնց բջիջները զուրկ են միտոքոնդրիումներից:

Հայտնի է, որ անէրոբ օրգանիզմների միտոքոնդրիումներում տեղի է ունենում օքսիդային մետաբոլիզմ, որը անաէրոբ պայմաններում՝ հիդրոզենոսոմներում փոխվում է ֆերմենտային նյութափոխանակության՝ խմորման:

Հիդրոզենոսոմները հիմնականում պարունակում են խնձորաթթու, որից էլ արտադրվում է ջրածին, ածխաթթու գազ և ացետատ: Սինթեզվում է նաև որոշակի քանակի ԱԵՖ:

Ի տարբերություն միտոքոնդրիումների՝ հիդրոզենոսոմները չեն պարունակում ԴՆԹ: Էվոլյուցիայի ընթացքում կորցնելով այն՝ նրանք կորցրել են նաև սպիտակուցի սինթեզին մասնակցելու իրենց ֆունկցիան: Այսպիսով, հիդրոզենոսոմները ներգրավված են միայն բջջի էներգիայի սինթեզի պրոցեսում:

Երկար ժամանակ հայտնի չէին հիդրոզենոսոմների էվոլյուցիոն ծագման մանրամասները: Սակայն նրանց ու միտոքոնդրիումների *կառուցվածքային* (մեմբրանային, կրիստների առկայություն) և *ֆունկցիոնալ* (էներգիայի գեներատոր) միասնությունը թույլ տվեց ենթադրելու, որ սնկերի մոտ հիդրոզենո-

սոմներն առաջացել են միտոքոնդրիումներից՝ անաէրոբ կենսակերպին այդ օրգանիզմների էվոլյուցիոն ադապտացիայի արդյունքում:

Ինչպես միտոքոնդրիումները, այնպես էլ հիդրոգենոսոմները հանդիպում են բջջի շարժուն մասերում, օրինակ՝ զօօսպորների մտրակների հիմքում:

ՌԻԲՈՍՈՄԵՐ

Ռիբոսոմները կամ *ռիբոնուկլեոպրոտեինային մասնիկները* հանդիսանում են սպիտակուցի սինթեզն իրականացնող օրգանոիդներ: Սրանք 15-25 նմ տրամագծով երկարավուն, երկու ենթամիավորներից բաղկացած կլորավուն մասնիկներ են (տե՛ս Նկ. 20):

Պրո- և էուկարիոտ բջիջներում ռիբոսոմները հանդիպում են մեծ քանակությամբ: Էուկարիոտների մոտ նրանք կամ ազատ են ցիտոպլազմի մեջ, կամ հանդիպում են էնդոպլազմային ցանցի և միտոքոնդրիումների ներքին թաղանթի մակերևույթներին:

Ցիտոպլազմային և միտոքոնդրիումային ռիբոսոմները տարբերվում են միմյանցից: Միտոքոնդրիումային ռիբոսոմները Mg^{2+} իոն պարունակող լուծույթում տարանջատվում են, իսկ ցիտոպլազմայինները չեն տարանջատվում երկու ենթամիավորների:

Ռիբոսոմները բջիջի ամենաշատ ՌՆԹ պարունակող օրգանոիդներն են: Ռիբոսոմային ՌՆԹ-ներ (ռ-ՌՆԹ) կողավորող 26-28S, 16-18S, 5S և 5.8S գեները (տե՛ս էջ 10-11) տարբերվում են ըստ իրենց *սեդիմենտացիայի S* գործակցի կամ *Սվեդբերգի միավորի* (S - Svedberg unit):

Ռիբոսոմները բաղկացած են 3-ից 4 ռ-ՌՆԹ-ի և մի քանի տասնյակ սպիտակուցների մոլեկուլների համակարգից, որոնք ներկայացվում են *մեծ* և *փոքր* ռիբոսոմային ենթամիավորների տեսքով: Պրո- և էուկարիոտ բջիջներում սրանցից յուրաքանչյուրի չափերը տարբերվում են: Պրոկարիոտ (*Escherichia coli*) ռիբոսոմը կազմվում է 50S և 30S, իսկ էուկարիոտ ռիբոսոմը՝ 60S և 40S ենթամիավորներից, ըստ այդմ նրանք չափերով համապատասխանաբար տարբերվում են՝ 60-70S և 80-90S (Նկ. 20): Միտոքոնդրիումներում, ինչպես նաև բույսերի քլորոպլաստներում գտնվում են 70S ռիբոսոմներ, ինչը ցույց է տալիս պրոկարիոտներից այս օրգանոիդների ծագման հավանականությունը:

Պրո- և էուկարիոտ ռիբոսոմների մեծ ենթամիավորները պարունակում են համապատասխանաբար 2 և 3, իսկ փոքր ենթամիավորները՝ 1-ական մոլեկուլ ռ-ՌՆԹ:

Ի տարբերություն ինֆորմացիոն ՌՆԹ-ի՝ Ի-ՌՆԹ, որը սինթեզվում է կորիզային ՂՆԹ-ից, *ռ-ՌՆԹ-ները* սինթեզվում են կորիզակային ՂՆԹ-ի՝ մոտ 100 անգամ կրկնվող *ռ-ՂՆԹ-ի* միավոր հատվածից (տե՛ս Նկ. 1):

Պրո- և էուկարիոտ ռիբոսոմները տարբերվում են նաև մակերեսային սպիտակուցների կառուցվածքով: Հավանաբար դրանով է պայմանավորված պրո- և էուկարիոտ օրգանիզմների սոմատիկ քիջների վրա հակաքիռոտիկների ընկճող ազդեցության մեխանիզմի յուրահատկությունը:

Պոլիռիբոսոմների առկայությունը վկայում է ռիբոսոմներում *Ի-ՌՆԹ-ից* սպիտակուցի սինթեզի ինֆորմացիայի փոխանցման՝ *տրանսլյացիայի* մասին:

ՄԻԿՐՈՆՈՂՈՎԱԿՆԵՐ, ՄԻԿՐՈՍԱՐՄՆԻԿՆԵՐ, ՄԻԿՐՈԹԵԼԻԿՆԵՐ, ՆԵՐՎՈՌԻԿՆԵՐ

Սնկային քջի ցիտոպլազմում հանդիպում են *միկրոխողովակներ*, որոնք գտնվելով միտոզային իլիկի՝ քրոմոսոմների ծայրերում՝ մեծ դեր են կատարում քջի բաժանման ընթացքում: Միկրոխողովակները կազմված են 12-13 ենթամիավորներից, որոնց տրամագիծը հասնում է 20-25 նմ: Ենթամիավորները գտնվում են իրարից 4-6 նմ հեռավորության վրա:

Միկրոխողովակները հիմնականում բաղկացած են սպիտակուցներից և քջում կուտակվում են միտոքոնդրիումների կամ կորիզի մոտ: Բազիդիալ սնկերի դիկարիոնային հիֆերին բնորոշ ճարմանդների առաջացման ժամանակ կորիզի մոտ նույնպես կուտակվում են հաստատուն քանակի միկրոխողովակներ:

Մեմբրանային օրգանոիդներից բացի, սնկային քջում նկարագրված են 0.5-1.5 մկմ տրամագծով կլորավուն, հետերոգեն կառուցվածքով մեմբրանային *միկրոմարմնիկներ*: Սրանք հավանաբար հանդիսանում են *լիզոսոմների* նախորդները, քանի որ պարունակում են կատալազ և հիդրոլիտիկ ֆերմենտներ: Միկրոմարմնիկները հաճախ են հանդիպում էնդոպլազմային ցանցի մակերևույթին:

Միկրոթելիկներն ունեն 10-14 նմ տրամագիծ և 1 մկմ երկարություն: Սրանք կուտակվում են հիֆերի ծայրային քիջներում և միջնապատերի դրկայորային անցքերում:

Ներառուկները լիպիդային կամ սպիտակուցային մասնիկներ են, որոնք հիմնականում կուտակվում են վակուոլներում: Ցիտոպլազմային ներառուկներից ամենատարածվածը գլիկոգենն է: Բյուրեղային ներառուկներ են համարվում կալցիումի օքսալատի և β -կարոտինի բյուրեղները:

IV. ՄՆԿԱՅԻՆ ԳԵՆՈՄԻ ԱՌԱՆՁՆԱԴԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Սնկային գեոմորֆ, կորիզից բացի, տեղակայված է նաև ցիտոպլազմում: Այսինքն՝ այն ներկայացված է ոչ միայն *կորիզային քրոմոսոմներով*, այլև *միտոքոնդրիումային գենոֆորներով՝ նուկլեոիդներով և պլազմիդներով*:

ԿՈՐԻԶ, ԿՈՐԻԶԱԿ

Սնկային բջիջը սովորաբար պարունակում է 1-2 *կորիզ*, որոնց տրամագիծը հասնում է 1-2 մկմ: Սակայն կենսացիկլի փուլերից կախված՝ կորիզների քանակը տարբեր տեսակների մոտ կարող է տատանվել: Բազմակորիզ են հիֆային ապեքսի բջիջները: Օրինակ՝ *Aspergillus nidulans*-ի մոտ նրանք կարող են պարունակել մինչև 50 կորիզ:

Խմորասնկերի բջիջները սովորաբար միակորիզ են (*մոնոկարիոնային*), բազիդիոմիցետներից՝ երկկորիզանի (*դիկարիոնային*), չնայած լինում են նաև բազմակորիզ (*հոմո-*, *հետերոկարիոնային*) տեսակներ: Անկատար սնկերի, օրինակ՝ *Neurospora crassa*-ի, միցելիումը հետերոկարիոնային է, իսկ կոնիդիումները՝ *մոնոկարիոնային* (օրինակ՝ *A. nidulans*): Oomycetes խմբի սնկերը, որոնք այսօր ֆիլոգենետիկորեն առանձնացված են Chromista թագավորության մեջ (Ադյուսակ 2) հիմնականում բաղկացած են *դիպլոիդ* (2n) բջիջներից:

Սնկային բջջի կորիզը պատված է երկակի մեմբրանով՝ *կորիզաթաղանթով*, որն օժտված է ավելի մեծ, քան էուկարիոտների կորիզաթաղանթը, կորիզային անցքերով (Նկ. 21):

Կորիզի պարունակությունը կոչվում է *նուկլեոպլազմ*, որի մեջ է գտնվում *կորիզակը*: Որոշ սնկերի մոտ այն բացակայում է: Կորիզակը պարունակում է 50-70% ռիբոնուկլեոպրոտեինային մասնիկներ՝ ռիբոսոմներ և ԴՆԹ: Կորիզակում են սինթեզվում *ռ-ԲՆԹ*-ները:

Բոլոր օրգանիզմների, այդ թվում՝ նաև սնկերի մոտ, կորիզի հիմնական ֆունկցիան ԴՆԹ-ի կրկնապատկումն է՝ *ռեպլիկացիան* և սպիտակուցի սինթեզի գենետիկական ինֆորմացիան ի-ԲՆԹ-ի միջոցով ցիտոպլազմ տեղափոխելը: Կորիզի գենետիկական ինֆորմացիան հաջորդ սերնդին փոխանց-

վում է բջջի միտոտիկ և մեյոտիկ բաժանման ընթացքում (տե՛ս Նկ. 2 և 3):

Պրոկարիոտ բակտերիաները պարունակում են մեկ քրոմոսոմ, մինչև սնկերի կորիզը՝ մի քանի քրոմոսոմ (տե՛ս Աղյուսակ 4): Բուսական և կենդանական բջիջների համեմատությամբ՝ սնկերի կորիզներում քրոմոսոմնե թիվը փոքր է: Աղյուսակ 4-ից երևում է, որ քրոմոսոմների քանակով և նրա ցում ԴՆԹ-ի պարունակությամբ սնկերը ավելի մոտ են պրոկարիոտներին և կորիզի կառուցվածքով՝ էուկարիոտներին (Նկ. 21):

Աղյուսակ 4. Սնկային և այլ օրգանիզմների հապլոիդ քրոմոսոմների թիվը և կորիզային գենոմի չափը (ըստ *Carlile et al., 2001*)

Խումբ, դաս, տեսակ	Քրոմոսոմների թիվը	ԴՆԹ-ի միջին երկարությունը (bp)	
		կորիզում	յուրաքանչյուր քրոմոսոմում
Պրոկարիոտներ <i>Escherichia coli</i>	1	4.6	4.6
Ցածրակարգ սնկեր Myxomycetes <i>Dictyostelium discoideum</i> <i>Physarum polycephalum</i>	7 40	50 270	7 7
Oomycetes <i>Achlya bisexualis</i>	?	46	?
Zygomycetes <i>Phycomyces blakesleeianus</i>	?	31	?
Բարձրակարգ սնկեր Ascomycetes, Basidiomycetes <i>Neurospora crassa</i> <i>Aspergillus nidulans</i> <i>Saccharomyces cerevisiae</i> <i>Schizophyllum commune</i> <i>Ustilago maydis</i>	7 8 16 6 20	47 25.4 12.8 36 19	4-13 3-5 0.2-2 1-5 0.3-2
Բարձրակարգ քույտեր Պոմիդոր	12	2350	196
Մարդ	23	3000	130

Քրոմոսոմների հիմնական բաղկացուցիչ նյութը *քրոմատին* է, որն իրենից ներկայացնում է ԴՆԹ-ի և հիստոնային սպիտակուցների բարդ համակարգ: Քրոմատինի կառուցվածքով սնկերը նման են բարձրակարգ էուկարիոտներին:

Էուկարիոտների քրոմատինի կրկնվող կառուցվածքային միավորը՝ *նուկլեոսոմը* պարունակում է մոտ 140 bp (base pair - ազոտային կամ նուկլեոտիդային հիմքերի զույգ, նուկլեոտիդների զույգ, ԴՆԹ-ի երկարության միավոր) երկարությամբ ԴՆԹ-ի կրկնակի շղթա, որը փաթաթված է հիստոնային սկավառակի վրա: Վերջինս բաղկացած է 4 տարբեր սպիտակուցներից: Սնկերը և բարձրակարգ էուկարիոտները տարբերվում են հիստոնային սպիտակուցների ամինաթթուների կազմով:

ԿՐՐԻՉԱՅԻՆ ԴՆԹ

Կորիզային գենոմը տեղակայված է քրոմոսոմներում: Էվոլյուցիոն զարգացմանը զուգընթաց՝ սնկերի և բարձրակարգ էուկարիոտների կորիզում նկատվում է ԴՆԹ-ի քանակի ավելացում (տե՛ս Աղյուսակ 4):

Կորիզային ԴՆԹ-ի քանակը որոշելու նպատակով հաճախ կիրառում են կենսաքիմիական մեթոդներ: Իմանալով քիչ թվով կորիզների քանակը՝ հնարավոր է որոշել մեկ հապլոիդ կորիզում ԴՆԹ-ի քանակը և տվյալ տեսակի կամ շտամի *պլոիդության* աստիճանը, այսինքն՝ քանի հապլոիդ հավաք կա տվյալ տեսակի գենոմում:

Էուկարիոտների, այդ թվում՝ սնկերի, կորիզային ԴՆԹ-ն բաղկացած է կոդավորող (*էզոն*) և չկոդավորող (*ինտրոն*) հատվածներից: Գեներում ինտրոնները գտնվում են էզոնների միջև (տե՛ս էջ. 10 և Նկ. 1):

Էզոնները պարունակում են նուկլեոտիդային հաջորդականության ձևով կոդավորված ինֆորմացիա սպիտակուցների և կառուցվածքային (փոխադրող, ռիբոսոմային) ՌՆԹ-ների սինթեզի մասին: Նրանք *տրանսկրիպտվում* են ԴՆԹ-ից ի-ՌՆԹ-ի տեսքով և ռիբոսոմներում ենթարկվում *տրանսլյացիայի*:

Ինտրոնները ԴՆԹ-ի այն հատվածներն են, որոնք տրանսկրիպտվում են նախնական ի-ՌՆԹ-ի ձևով, սակայն չպարունակելով սպիտակուցի սինթեզի վերաբերյալ ինֆորմացիա՝ կրճատվում են էզոնների սփլայսինգի (splicing) հետևանքով՝ չմտնելով ի-ՌՆԹ-ի մոլեկուլի մեջ:

Էզոններն էվոլյուցիայի ընթացքում քիչ են փոփոխվել և ինտրոնների համեմատությամբ առավել *կայուն* են: Սրանց նուկլեոտիդների կայուն հաջորդականությունը կարելի է կիրառել որպես խարսխված հիմք (anchor

primer) ամպլիֆիկացնելու փոփոխական ինտրոնները (տե՛ս Ա. 1): Այս աշխատանքները մեծ կիրառում ունեն սնկերի ժամանակակից կարգաբանության մեջ (տե՛ս էջ 13):

Առաջին եուկարիոտ գենոմը սեքվենավորվել է *S. cerevisiae*-ի օրինակի վրա: Այն պարունակում է մոտ 6000 գեն, որոնց հիմնական ֆունկցիաները բացահայտված են: Որպես մոդելային օրգանիզմ՝ *S. cerevisiae* կիրառվում է նաև տարբեր պայմաններից կախված եուկարիոտ գենների էքսպրեսիայի յուրահատկությունների ուսումնասիրություններում:

Միկրոսկոպիկ սնկերի մինչ այժմ սեքվենավորված գենների 60%-ի մոտ հայտնաբերված են ինտրոններ, որոնք մոտ 100 bp երկարություն ունեն: *S. cerevisiae*-ի գենոմը առանձնանում է էզզոնների բարձր պարունակությամբ: Նրա գենների միայն 5%-ն է պարունակում համեմատաբար երկար ինտրոններ:

Այսօր իրականացված է նաև *Candida albicans*, *Schizosaccharomyces pombe* և այլ սնկերի գենոմների սեքվենավորումը: Ստացված տվյալները ներմուծվում են ԳենԲանկ (GenBank):

ՄԻՏՈՔՈՆՂՐԻՈՒՄԱՅԻՆ ԴՆԹ

Միտոքոնդրիումային գենոմը գտնվում է միտոքոնդրիումի մատրիքում և կապված է նրա ներքին մեմբրանի հետ: Այն կազմված է մեկ կամ մի քանի մոլեկուլ ԴՆԹ-ից կամ *միտոքոնդրիումային մուկլեոիդից*: Մ-ԴՆԹ-ի (mt-DNA) կրկնակի պարույրը օղակաձև է, սակայն որոշ օրգանիզմների, այդ թվում՝ նաև խնորասնկերի մոտ, այն գծային տեսք ունի:

Միտոքոնդրիումային գենոմը (20-180 bp) փոքր է կորիզային գենոմից: Սակայն զարգացման փուլից կախված՝ քիչը կարող է պարունակել մեծ թվով միտոքոնդրիումներ, մանավանդ մի քանի մոլեկուլ ԴՆԹ-ով: Այս պարագայում միտոքոնդրիումային գենոմը զգալի նշանակություն և դեր կարող է ունենալ բջջի ընդհանուր գենոմի ֆունկցիայում (տե՛ս Ադյուսակ 4 և 5):

Մ-ԴՆԹ-ն կազմում է սնկային գենոմի 15-24%-ը: Նրա չափերը տարբերվում են տարբեր օրգանիզմների և սնկերի տարբեր խմբերի մոտ (տե՛ս Ադյուսակ 5): Ի դեպ, *Saccharomyces pombe*-ի մ-ԴՆԹ-ն իր երկարությամբ (17-22 bp) համարյա չի զիջում մարդու մ-ԴՆԹ-ին (17 bp), մինչդեռ *S. cerevisiae*-ի մոտ այն բավականին երկար է (74-85 bp): Վերջինիս շտամներից մեկի մ-ԴՆԹ-ի վերլուծությունը ցույց տվեցին, որ այն բաղկացած է 16% էզզոններից, 22% ինտրոններից և 62% միջգենային հատվածներից:

Միտոքոնդրիումային գեոմը պարունակում է տրանսպորտային՝ փոխադրող և ռիբոսոմային ՌՆԹ-ների, ինչպես նաև որոշ օքսիդացնող ֆոսֆորիլացման ֆերմենտների սինթեզը կողավորող գեներ: Տարբեր օրգանիզմների մոտ նշված ֆերմենտների սինթեզը կողավորվում է միտոքոնդրիումային կամ կորիզային գեներով: Այսպես, մարդկանց մոտ ԱԵՖ-ազայի 9 ենթամիավորի սինթեզը կողավորվում է կորիզային, *S. cerevisiae*-ի մոտ՝ միտոքոնդրիումային, իսկ *N. crassa*-ի մոտ՝ և՛ կորիզային, և՛ միտոքոնդրիումային գեներով:

Մ-ՂԵԹ-ի սինթեզը անընդհատ պրոցես է և կապված չէ կորիզի բազմացման որոշակի փուլերի հետ: Նրա մուտացիաները բերում են գլիկոլիզի և էներգիայի սինթեզի պրոցեսների խաթարման, ինչի արդյունքում առաջանում են միցելիալ գաղութների մորֆոլոգիական փոփոխություններ: Օրինակ, *S. cerevisiae*-ի գաղութները դառնում են նուրբ և թափանցիկ ("petites"), իսկ *N. crassa*-ի գաղութները՝ անկանոն և դանդաղած ("poky"):

ՊԼԱՋՄԻՂՆԵՐ, ՏՐԱՆՍՊՈԶՈՆՆԵՐ

Պլազմիդները ՂԵԹ-ի օղակաձև, փոքր մոլեկուլներ են, որոնք հանդիպում են ցիտոպլազմում և ի վիճակի են, կորիզային ու միտոքոնդրիումային ՂԵԹ-ից անկախ, ինքնուրույն կրկնապատկվելու: Նրանք կազմում են բջջային ամբողջ գեոմի 1-5%-ը, իսկ *S. cerevisiae*-ի մոտ՝ 3%-ը:

Պլազմիդները առավել բնութագրական են պրոկարիոտ բջիջներին, սակայն ոչ հաճախ, բայց հանդիպում են նաև սնկերի և այլ պարզ էուկարիոտների մոտ: Նրանք կրում են բջջի կենսագործունեության համար կարևոր նշանակություն ունեցող գեներ, որոնք կարող են կողավորել որոշ բակտերիաների (*Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus*, *Clostridium tetani*) ախտածինությունը պայմանավորող թունավոր սպիտակուցների սինթեզը:

Պլազմիդներն օժտված են մի շարք հատկություններով, որոնցով պայմանավորված է նրանց գործնական մեծ կիրառումը, մասնավորապես՝ գենային ինժեներիայում: Դրանցից կարելի է նշել հետևյալները.

1. փոքր չափերը, ինչի շնորհիվ պլազմիդները հեշտությամբ ենթարկվում են տարբեր գործողությունների;
 2. օղակաձև տեսքը, որը պաշտպանում է նրանց բջջային էնդոնուկլեազների ազդեցությունից;
 3. ինքնուրույն կրկնապատկվելու՝ ռեպլիկացվելու հատկությունը: ✓
- Սնկային պլազմիդներից լավ ուսումնասիրված է *S. cerevisiae*-ի պլազ-

միող: Այն մոտ 2 մկմ երկարությամբ ՂՆԹ-ի օղակածև, կրկնակի պարույր է լայնորեն կիրառվում է ռեկոմբինատ ՂՆԹ-ի (r-DNA), ինչպես օրինակ՝ հի պատիտ B-ի վակցինայի ստացման տեխնոլոգիաներում (տե՛ս էջ 8):

Մեկ այլ խմորասնկի՝ *Kluyveromyces lactis*-ի պլազմիդը բաղկացած տարբեր երկարության 2 գծային ՂՆԹ-ի շղթաներից: Այս տեսակի պլազմիդներ կրող շտամները կոչվում են "սպանող" ("killers"): Նրանք սինթեզում են արտաբջջային թունավոր սպիտակուց, որը ոչնչացնում է *K. lactis*-ի պլազմիդներից զուրկ շտամները և խմորասնկերի այլ ցեղերին (*Saccharomyces*, *Candida*) պատկանող տեսակները:

Աղյուսակ 5. Սնկերի և այլ օրգանիզմների միտոքոնդրիումային գենոմի չափը (ըստ *Carlile et al., 2001*)

Խումբ, դաս, տեսակ	Մ-ՂՆԹ-ի երկարությունը (bp)
Ցածրակարգ սնկեր	
Myxomycetes	
<i>Dictyostelium discoideum</i>	55-60
<i>Physarum polycephalum</i>	69
Oomycetes	
<i>Achlya bisexualis</i>	50-51
Zygomycetes	
<i>Phycomyces blakesleeanus</i>	26
Բարձրակարգ սնկեր	
Ascomycetes, Basidiomycetes	
<i>Neurospora crassa</i>	62
<i>Aspergillus nidulans</i>	32
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	74-85
<i>Schizosaccharomyces pombe</i>	17-22
<i>Schizophyllum commune</i>	50
<i>Ustilago cynodontis</i>	77
Բարձրակարգ քույտեր	160
Մարդ	17

Պայուսակավոր սունկ *Podospora anserina*-ի (կարգ Sordariales) պլազմիդները կարող են տարածվել ամբողջ միցելիումով և հանգեցնել նրա անարագության անկման. արդյունքում տեսակի վեգետատիվ բազմացում

կրառնա անհնար: Պլազմիդները կարող են փոխանցվել նաև ասկոսպորներին:

Տրանսպոզոնները ՂՆԹ-ի առավել փոքր՝ 700-40.000 bp երկարությամբ հատվածներ են, որոնք կարող են տեղափոխվել կամ "թռչել" ՂՆԹ-ի մոլեկուլի մի հատվածից մյուսը, մեկ քրոմոսոմից մյուս քրոմոսոմը կամ պլազմիդը, հնարավոր է՝ նույն քրոմոսոմի մի մասից մյուսը: Բջջում տրանսպոզոնները իրականացնում են նաև կորիզային և միտոքոնդրիումային գենոմների կապը:

Տրանսպոզոնները, ինքնուրույն ներդրվելով տարբեր գենների մեջ, *ինակտիվացնում են* դրանց:

Բարեբախտաբար, տրանսպոզիցիայի երևույթը հազվադեպ է: Սակայն սնկերի մոտ այն համեմատաբար հաճախադեպ է, ինչը հետաքրքրություն է ներկայացնում պոպուլյացիաների մակարդակով նրանց ուսումնասիրելու տեսակետից:

Տրանսպոզիցիայի արագությունը 10^{-5} - 10^{-7} կարգի է: Այն կարելի է համեմատել բակտերիաների մոտ սպոնտան մուտացիաների առաջացման հաճախականության հետ, որը յուրաքանչյուր սերնդում մոտ 10^{-12} է:

Պարզ տրանսպոզոններն այլ կերպ կոչվում են նաև *ներդրվող հաջորդականություններ*՝ IS (Insertion Sequences): Սրանք պարունակում են ՂՆԹ-ի երկու շրջված ծայրային հաջորդականություններ և գեն, որը կոդավորում է *տրանսպոզազ* ֆերմենտի սինթեզը:

Բարդ տրանսպոզոնները կրում են նաև այլ գեներ: Օրինակ, բակտերիալ տրանսպոզոնները կարող են պարունակել հակաբիոտիկակայունության գեներ, որոնք կապված չեն բուն տրանսպոզիցիայի երևույթի հետ: Այդ գեներն ունեն մեծ գործնական նշանակություն:

Այսպիսով, տրանսպոզոնները և պլազմիդները, իրականացնելով գենների քնական տեղաշարժը, հզոր միջոց են հանդիսանում էվոլյուցիայի ընթացքում կենսաբազմազանության ապահովման համար:

ԳԵՆՈՄԻ ՓՈՓՈԽԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ, ԳԵՆԵՐԻ ԿՐԿՆՈՒԹՅՈՒՆ

Սնկային գենոմում, չնայած ՂՆԹ-ի ճշգրիտ ռեպլիկացիայի, տեղի են ունենում փոփոխություններ: Դրանցից են նուկլեոտիդների *սուբստիտուցիան* (փոխարինումը), *ինսերցիան* (ներդրումը) և *դելեցիան* (դուրս մնալը), գենային հատվածների կամ ամբողջ քրոմոսոմների վերադասավորումը, տրանսպոզիցիայի երևույթը՝ գեների տեղափոխումը օրգանոիդներից դեպի կորիզ և նույնիսկ այլ օրգանիզմներից գենետիկական տարրերի ձեռք

բերումը: Նշված երևույթները հազվադեպ են, իսկ դրանց հետևանքով առաջացած գեոմոնի փոփոխականությունները կարելի է բացահայտել էվոլյուցիոն համեմատական վերլուծության մեթոդներով (տե՛ս էջ 10-12):

Այսպիսով, սնկային գեոմոնը իրենից ներկայացնում է որոշակի հատկություններով օժտված *ԴՆԹ*-ի հատվածների փոփոխվող, շարժուն համակարգ:

Գեները հանդես են գալիս *եզակի* կամ մինչև մի քանի հարյուր անգամ *կրկնվող* պատճեններով, որոնք ապահովում են *ի-ԴՆԹ*-ի տրանսկրիպցիայի առավելագույն մակարդակը:

Սպիտակուցներ կողավորող գեների մեծ մասը ունի կրկնության ցածր աստիճան, որը համարյա չի անդրադառնում նրանց ֆունկցիայի վրա: Այն գեները, որոնք կողավորում են ինֆորմացիա՝ բջջի կառուցվածքային տարրերի սինթեզի կամ մետաբոլիկ ֆունկցիաների իրականացման մասին, գեոմոնում հանդես են գալիս *բազմակի* պատճեններով (օրինակ՝ ռիբոսոմային և փոխադրող *ԴՆԹ*-ներ կողավորող գեները) (տե՛ս էջ 10 և Նկ.1):

Գեները հանդիպում են ոչ միայն պատճեններով, այլև *ընտանիքներով*: Վերջիններս կարող են պարունակել նմանատիպ գեներ կամ նույնանման գեների մի քանի պատճեններ: Տարբեր գենային ընտանիքներում կարող են հայտնաբերվել նմանատիպ՝ ոչ նույնանման գեների պատճեններ: Որոշ դեպքերում դրանք կողավորում են միևնույն գենային արտադրանքի ֆունկցիոնալ տարատեսակների սինթեզը, մեկ այլ դեպքում՝ հանդես են գալիս ոչ ֆունկցիոնալ գենային պատճենների ձևով, որոնք կոչվում են *կեղծ գեներ* կամ *պսևրոգեներ*:

ԲԱՑԱՏՐԱԿԱՆ ՏԵՐՄԻՆԱՑԱԼԿ

Ալել	Գենի ալտերնատիվ ձև: Դիպլոիդ օրգանիզմում յուրաքանչյուր գենի լոկուս կրում է երկու ալելներ. մեկական՝ յուրաքանչյուր հոմոլոգ քրոմոսոմի վրա: Ալելները կարող են լինել միանման (AA) կամ տարբեր (Aa): Նրանց յուրահատուկ համակցությանը որոշվում է ֆենոտիպը:
Անամորֆ	(հուն. <i>ana</i> – թերի, <i>morphe</i> – ձև) Սնկերի կենսացիկլի անսեռ՝ միտոսպորային սպորատվության փուլ:
Անաստոմոզ	Հիֆային կամրջակներ, որոնցով տեղի է ունենում հիֆերի կամ ծլող կոնիդիումների միաձուլումը:
Անեուպլոիդ հավաք	Քրոմոսոմների այն քանակն է, որը չի կազմվում հապլոիդ հավաքի պարզ կրկնապատկմամբ:
Անթերիդիում	Անշարժ, արական գամետանգիում՝ Oomycetes և Ascomycetes խմբերի ներկայացուցիչների մոտ:
Անիզոգամիա	Մորֆոլոգիայով և ֆիզիոլոգիայով տարբեր գամետների առկայություն կամ միաձուլում: Տե՛ս Հետերոգամիա:
Ապեքս	Հիֆի ծայրային, ապիկալ բջիջ:
Ապոմիքսիս	Սեռական բջջից սպորի զարգացում՝ առանց բեղմնավորման:
Ապոտեցիում	Որոշ ասկոմիցետների մոտ հանդիպող բաց, բաժակաձև պողամարմին:

Ասկ	(հուն. <i>askos</i> – կաշվե պայուսակ) Ասկոմիցետների սեռական սպորներ՝ ասկոսպորներ պարունակող միկրոսկոպիկ պարկ:
Ասկոգեն հիֆ	Ասկոգոնիումից սկիզբ առած դիկարիոնային հիֆ, որից ձևավորվում է ասկը:
Ասկոգոնիում	Ասկոմիցետների սեռական՝ իգական օրգան, որը բեղմնավորվում է արական անթերիդիումի պարունակությամբ՝ կորիզներով:
Ասկոկարպ	Ասկոմիցետների պտղամարմին, որտեղ առաջանում են ասկերը:
Ասկոմա	Տե՛ս Ասկոկարպ:
Ասկոսպոր	Ասկոմիցետների սեռական սպոր, որն առաջանում է ասկերի մեջ:
Արթրիկ կոնիդիոգենեզ	Կոնիդիոգենեզի տիպ, որի ընթացքում հիֆի պարունակությունը վեր է ածվում կոնիդիումների շղթայի:
Արթրոկոնիդում	(հուն. <i>arthron</i> – միանալ) Անսեռ սպորներ, որոնք առաջանում են միցելիումի մասնատման կամ տրոհման արդյունքում: Արթրիկ ճանապարհով առաջացած կոնիդիում:
Արթրոսպոր	Տե՛ս Արթրոկոնիդում:
Ացերվուլ	Սպորակիր հիֆերի կուտակում, սովորաբար բուսական հյուսվածքների՝ կուտիկուլի կամ էպիդերմիսի վրա:
Աուօրրիդինգ	(անգլ. <i>outbreeding</i> - արտաբեղմնավորում): Խաչասերում ոչ ազգագից անհատների միջև:
Աուօքրոսինգ	(անգլ. <i>outcrossing</i> - արտախաչասերում) Տե՛ս Աուօրրիդինգ:

Առևտրագամիա	Գամետոզենեզի ընթացքում երկու մեյոտիկ կորիզների միաձուլում կամ ինքնաբեղմնավորում: Բջջում կորիզների կոնյուգացիա: Սեկ բջջի կիսվելուց առաջացած երկու նախակենդանիների միաձուլում:
Բազիդիոկարպ	Բազիդիոմիցետների պտղամարմին:
Բազիդիոմա	Տե՛ս Բազիդիոկարպ:
Բազիդիոսպոր	Բազիդիոմիցետների սեռական, էզոզոեն սպոր, որն առաջանում է բազիդիումների ստերիզմաների վրա:
Բազիդիում	Բազիդիոսպորներ կրող հիֆի լայնացած ծայրային բջիջ: Տե՛ս Մեյոցիտ:
Բալիստոսպոր	Յուրահատուկ ուժով անջատվող բազիդիոսպոր կամ կոնիդիում:
Բլաստիկ կոնիդիոզենեզ	(<i>հուՆ. - blastos</i> , բողբոջ) Կոնիդիոզենեզի տիպ, երբ կոնիդիումները արտափքվում են կոնիդիոզեն բջջից: Կառուցվածք, որը կարող է գոյացնել նոր բջիջներ:
Գամետանգիում	Հիֆի մասնագիտացված հատված, որտեղ իրականանում է պլազմոգամիան:
Գամետոֆիտ	Կենսացիկլում գամետանգիում առաջացնող հապլոիդ փուլ:
Գեների ընտանիք	Կրկնապատկման և դիվերգենցիայի ճանապարհով՝ նախնի գենից առաջացած գեների մի խումբ, որը պարունակում է նմանատիպ նուկլեոտիդների հաջորդականությամբ գեներ:
Գեներատիվ	Վերարտադրողական: Վերաբերում է սեռական վերարտադրմանը:
Դելեցիա	Մուտացիայի հետևանքով քրոմոսոմի մի մասի

կամ **ԴՆԹ**-ի որոշ նուկլեոտիդների կորուստ, վերացում:

Դիկարիոն

(հուն. *dis* – երկու, *karyon* – կորիզ) Գենետիկոնեն տարբեր, չծուլված, միասնաբար բաժանվող կորիզների զույգ: Բազիդիոմիցետների միցելիումի բջիջներում համատեղելի զույգ կորիզների առկայություն: Կորիզազույգ:

Դիկարիոնային

Դիկարիոն պարունակող (հիֆ կամ միցելիում): Երկկորիզային:

Դիկարիոտացում

Դիկարիոնի առաջացում մոնոկարիոնների միջև: Երկկորիզացում:

Դիմորֆիզմ

Տեսակի կենսացիկլում միցելիումի երկու՝ թելանման և բողբոջող մորֆաների կամ ձևերի առկայություն:

ԴՆԹ-ի ամպլիֆիկացիա

ԴՆԹ-ի որոշակի հատվածի պատճենների ստացում կամ բազմացում:

ԴՆԹ-ի սեքվենավորում

ԴՆԹ-ի մոլեկուլում նուկլեոտիդների հաջորդականության բացահայտում:

Դոլիպոր

Բազիդիալ սնկերի միցելիումի հիֆային միջնապատի՝ սեպտայի անցքի տակառածև լայնացում:

Երկբևեռ (քիպոլյար կամ միագործոն) հետերոթալիզմ

Սեռական համատեղելիության այն երևույթը, որը տեղի է ունենում մեկ խաչասերման տիպի՝ գործոնի տարբեր ալելների առկայության պայմաններում:

Զիգոսպոր

(հուն. *zygon* – բեռ) Զիգոմիցետների երկու գամետանգիումների սեռական ծուլումից առաջացած, ձևավորված արտաքին շերտով հանգստի սպոր:

Զիգոսպորանգիում

Զիգոսպորներ պարունակող օրգան:



Ձօօգամիա	Շարժուն զօօսպորների միջև տեղի ունեցող սեռական պրոցես:
Ձօօսպոր	(հուն. <i>zoos</i> – կենդանի) Oomycetes և Chytridiomycetes դասերի ներկայացուցիչներին բնորոշ մեկ կամ երկու մտրակով օժտված շարժուն սպոր:
Ձօօսպորանգիում	Սպորանգիում, որտեղ առաջանում են զօօսպորները:
Էզզոն	Էուկարիոտների սպիտակուցներ, փոխադրող կամ ռիբոսոմային ՌՆԹ-ներ կողավորող ԴՆԹ-ի հատված:
Էնդոնուկլեազներ	Ֆերմենտների՝ նուկլեազների խումբ, որոնք ճանաչում և ճեղքում են նուկլեինաթթուների շղթաները՝ 4, 6 կամ 8 նուկլեոտիդների չափով:
Էցիդիոսպոր	Ժանգասնկերի էցիդիումներում առաջացող դիկարիոմային, վարակիչ սպոր:
Էցիդիում	Էցիդիոսպորներ պարունակող ացերվուլ:
Թալիկ կոնիդիոգենեզ	Կոնիդիոգենեզի այն ձևը, որի ընթացքում հիֆերի քջիջները վեր են ածվում կոնիդիումների:
Թելանման սնկեր	(լատ. <i>filamentosus</i> – թելանման) Թելանման միցելիում ունեցող սնկերի խումբ: Համապատասխանում է ցածրակարգ սնկերին՝ միկրոմիցետներին:
Իզոգամիա	Մորֆոլոգիայով չտարբերվող գամետների առկայությամբ կամ միաձուլում:
Իզոլյատ	(լատ. <i>isolation</i> - անջատում, մեկուսացում) Բնական պայմաններից՝ առաջին անգամ մաքուր կուլտուրայում անջատված միկրոօրգանիզմ կամ հյուսվածք:

Ինբրիդինգ	(անգլ. <i>inbreeding</i> - ներխաչասերում) Խաչասերում մոտ, ազգակից անհատների միջև:
Ինսերցիա	Գենում մուտացիայի հետևանքով քրոմոսոմի մի հատվածի կամ կարճ նուկլեոտիդային հաջորդականության ներդրում:
Ինտրոն	Էուկարիոտների ՂՆԹ-ի էզոնների միջև գտնվող հատված, որը տրանսկրիպտվում է նախնական ինֆորմացիոն ՌՆԹ-ի, բայց սփլայ-սինգի հետևանքով դուրս է մնում ի-ՌՆԹ-ի կամ կառուցվածքային ՌՆԹ-ների կազմից: Հազվադեպ է հանդիպում պրոկարիոտների մոտ:
Լոկուս	Գենի տեղ՝ լոկուս: Քրոմոսոմի այն հատվածը, որը զբաղեցնում է գենը: Դիպլոիդ քջջում յուրաքանչյուր գենի լոկուս կրում է երկու ալելներ:
Խաչասերման տիպ	Միկրոօրգանիզմների (Bacteria, Protozoa, Fungi) գենետիկորեն պայմանավորված հատկանիշ, որով կանխորոշվում է տեսակի սեռական վերարտադրությունը՝ անհատների կոնյուգացիան կամ խաչասերումը: Այն իրականանում է խաչասերման տարբեր՝ համատեղելի գործոնների առկայությամբ:
Կարիոգամիա	(հուն. <i>karyon</i> – կորիզ, <i>gamos</i> - ամուսնություն) Մեյոզին և սեռական սպորների առաջացմանը նախորդող կորիզների միաձուլում:
Կլեյստոտեցիում	(հուն. <i>cleistos</i> – փակ) Որոշ ասկոմիցետների փակ, կլորավուն պտղամարմին:
Կոնոցիտ միցելիում	Ամբողջական կամ ոչ կանոնավոր մասնատված՝ սեպտավորված միցելիում:
Կոնիդիոգենեզ	Կոնիդիումների առաջացման և ձևավորման երևույթ:
Կոնիդիոֆոր	(հուն. <i>phoreo</i> – կրել) Կոնիդիակիր հիֆ, որը

կրում է կոնիդիումը կամ կոնիդիումները: Մասնագիտացված է կոնիդիոգենեզի համար:

Կոնիդիում

Հիմնականում անկատար սնկերի անսեռ բազմացման էզոգոգեն սպոր:

Կորեմիում

Կոնիդիակիր հիֆերի թարծրացած, հաճախ ծուլված խուրձ, որը կրում է կոնիդիումներ ծայրային կամ կողքային հիֆերի վրա, կամ երկուսի վրա միասին: Տե՛ս նաև Սինեմա:

Հետերոգամետներ

Մորֆոլոգիայով տարբեր իգական և արական գամետներ:

Հետերոգամիա

Հետերոգամետների միաձուլում՝ կոպուլյացիա:

Հետերոգիգոտ

Դիպլոիդ օրգանիզմ, քջիջ կամ կորիզ, որը տվյալ գենի լոկուսում կրում է երկու տարբեր ալելներ (Aa):

Հետերոթալիզմ

Սեռական պրոցեսի համար խաչասերման երկու համատեղելի գործոնների կամ տիպերի առկայություն: Ինքնաստերիլություն:

Հետերոկարիոն

(հուն. *heteros* – տարբեր, *karyon* – կորիզ) Երկու կամ ավելի գենոտիպերով հապլոիդ կորիզներ պարունակող միցելիում կամ հիֆ:

Հետերոպլազմոն

Գենետիկական էլեմենտներով անհամատեղելի պրոտոպլազմների խառնուրդ:

Հիմեմիում

(հուն. *hymenaeos* – հարսանիք) Պայուսակավոր կամ բազիդիալ սնկի պտղամարմնի սպորակիր կառուցվածքներ՝ ասկեր և բազիդիումներ կրող շերտ: Հիմեմիումը պարունակում է նաև ստերիլ քջիջներ՝ պարաֆիզներ:

Հոլոմորֆ

Տեսակի ողջ կենսացիկլը՝ անամորֆը և տելեոմորֆը միասին:

Հոմոլոգոտ	Դիպլոիդ օրգանիզմ, քջիջ կամ կորիզ, որը տվյալ գեմի լոկուսում կրում է երկու միանման ալելներ (AA):
Հոմոթալիզմ	(հուն. <i>homo</i> – նույն) Սեռական պրոցեսի համար երկրորդ խաչասերման տիպն անհրաժեշտ չէ: Ինքնաֆերտիլություն:
Հոմոկարիոն	Միագենոտիպ կորիզ (կորիզներ) պարունակող միցելիում կամ հիֆ:
Ճարմանդ	Բազիդիոմիցետների դիկարիոնային հիֆերին քնորոշ կարճ, աճմանը հակառակ ուղղված, կեռ կողքային ելուստ: Ձևավորվում է միջնապատի առաջացման ժամանակ՝ հետագայում ծուլվելով սուբապիկալ քջջի հետ:
Մակրոկոնիդիում	Միկրոկոնիդիումի համեմատ, չափերով մեծ, հաճախ սեպտավորված կոնիդիում:
Մեյոսպոր	Մեյոզի արդյունքում առաջացած հապլոիդ սեռական սպոր (բազիդիոսպոր, ասկոսպոր):
Մեյոցիտ	Մեյոզի ենթարկվող քջջ: Տե՛ս Բազիդիում:
Միկրոկոնիդիում	Մակրոկոնիդիումի համեմատ, չափերով փոքր, միաքջիջ կոնիդիում, որը հաճախ առաջանում է առաջնային կոնիդիոֆորի վրա:
Միտոսպոր	Անսեռ բազմացման՝ միտոզի արդյունքում առաջացած սպոր:
Միտոսպորային սնկեր	Միայն անսեռ սպորներով բազմացող սնկեր (անկատար սնկեր կամ Fungi imperfecti, Deuteromycetes):
Մոնոկարիոնային միցելիում	(հուն. <i>monos</i> – մեկ, <i>karyon</i> – կորիզ) Միցելիում, որի հիֆերը բաղկացած են միակորիզ քջիջներից: Խաչասերման համատեղելի՝ տարատիպ գործոններով մոնոկարիոնների

ծուլումից առաջացած, նորմալ պտղաբերող դի-
կարիոնային միջելիում:

Շտամ

Սնկերի կամ այլ միկրոօրգանիզմների որոշակի
բնութագրումներով օժտված, նման գենոտիպե-
րով անհատների պոպուլյացիա:

Պանմիքսիս

Մոտ, ազգակից անհատների միջև ոչ խտրակա-
նացված (դիսկրիմինացված) խաչասերում:

Պարասեքսուալ

Չտերոկարիոնային հիֆերում մեյոտիկ ռեկոմ-
բինացիայից բացի տեղի ունեցող գենային ռե-
կոմբինացիա (օրինակ՝ միտոտիկ կամ սոմա-
տիկ):

Պարասեքսուալ ցիկլ

Արտաքինից սեռական պրոցեսին նման,
պլազմոգամիայի, կարիոգամիայի և հապլոի-
դացման փուլերի հաջորդականություն անկա-
տար սնկերի մոտ: Կորիզների միաձուլման և
անկանոն բաժանման երևույթ, որն ուղեկցվում է
նրանց սոմատիկ ռեկոմբինացիայով:

Պեդոգամիա

Աուտոգամիայի տիպ նախակենդանիների մոտ:
Գամետները ձևավորվում են կորիզի բազմակի
կիսվելուց հետո:

Պելետ

Բազմահիֆային կառուցվածք, որը ձևավորվում
է հեղուկ միջավայրում սնկերի խորքային աճի
պայմաններում:

Պերիտեցիում

Որոշ ասկոմիցետների մոտ հանդիպող սրվա-
կաձև պտղամարմին:

Պիկնիում

Չհապլոիդ, պերիտեցիումի նման պտղամարմին:

Պլազմոգամիա

(հուն. *plasma* – ձևավորվող առարկա, *gamos* -
ամուսնություն) Չամատեղելի ցիտոպլազմների
միաձուլում՝ առանց կորիզների միաձուլման՝
կարիոգամիայի:

Պլազմոդդիում	Պրոտոպլազմի զանգված, որն առաջանում է լորձաբորբոսասանկերի մոտ:
Պլեոմորֆիզմ	Կենսացիկլում անսեռ (անամորֆ) և սեռական (տե-լեոմորֆ) փուլերի հաջորդականության երևույթ:
Պոլիմորֆիզմ	Տեսակի կամ նրա պոպուլյացիայի սահմաններում երկու և ավելի մորֆոլոգիական ձևերի առկայություն:
Պսևդոզեն	Կեղծ գեն: ԴՆԹ-ի նուկլեոտիդների այն հաջորդականությունը, որը նման է ֆունկցիոնալ գե-նին, բայց մուտացիաների հետևանքով ֆունկ-ցիոնալ չի:
Պտղամարմին	Սնկերի, լորձաբորբոսասանկերի, ջրիմուռների առանձնահատուկ կառուցվածք, որն առաջաց-նում է սեռական սպորներ կամ գամետներ: Պայուսակավոր և բազիդիալ սնկերի սեռական սպորներ կրող մակրոկառուցվածք:
Պրիմորդիում	Որոշակի կառուցվածք ձևավորող թերիաս քիջ-ների խումբ: Սնկերի պտղամարմնի ձևավորման սկզբնական տեսանելի փուլ:
Պրոտոպլաստ	Բջջապատի հեռացման արդյունքում ստացված պրոտոպլազմային, վիսկոզային կենդանի կա-ռուցվածք:
Ռեպլիկացիա	ԴՆԹ-ի մոլեկուլի, օրգանոիդների (միտոքոնդ-րիում, կորիզ, քլորոպլաստ) և քիջների կրկնա-պատկում:
Ռիբոսոմային ԴՆԹ (ռ-ԴՆԹ)	Կորիզային ԴՆԹ-ի տրանսկրիպտվող հատվա-ծը, որը կոդավորում է ռիբոսոմային ՌՆԹ-ներ:
Ռիբոսոմային ՌՆԹ (ռ-ՌՆԹ)	Կառուցվածքային ՌՆԹ-ներ, որոնք սպիտակուց-ների հետ մտնում են ռիբոսոմների մեծ և փոքր ենթամիավորների կազմության մեջ: Կոդավոր-վում են ռ-ԴՆԹ-ի կրկնվող ռիբոսոմային գեներից:

Սեպուտա	Չիֆալ բջիջների կամ սպորների միջնապատեր:
Սեռական (գենետիկական կամ հոմոգեն) անհամատեղելիություն	Խաչասերման սեռական գործոններով անհամատեղելի միցելիումների՝ հաջողությամբ ծուլվելու և որպես միասնություն գործելու անկարողություն:
Սինամմորֆ	Միևնույն տելեոմորֆի մեկից ավելի անամորֆներից յուրաքանչյուրը:
Սինեմատա	(լատ. <i>syn</i> – միասին) Կոնիդիակիր, հաճախ ծուլված հիֆերի կուտակումներ: Տե՛ս Կորեմիում:
Սկլերոցիում	Պաշտպանական շերտով սննդապաշար պարունակող կենդանի հիֆերի զանգված:
Սոմատիկ (վեգետատիվ կամ հետերոգեն) անհամատեղելիություն	Նույն տեսակի տարբեր միցելիումների ցիտոպլազմաների՝ հաջողությամբ միաձուլվելու և որպես միասնություն գործելու անկարողություն:
Սոմատոգամիա	Կարիոգամիային նախորդող վեգետատիվ՝ սոմատիկ հիֆերի կամ բջիջների պրոտոպլազմաների միաձուլում: Բազիդիալ սնկերի պլազմոգամիա:
Սորուս	Որոշ սնկերի (<i>Uredinales</i>, <i>Ustilaginales</i>) պտղաբերող կառուցվածքներ, որտեղ առաջանում են վեգետատիվ անսեռ սպորներ: Սպորների կուտակումներ:
Սպորանգիոսպոր	Սպորանգիումում առաջացող անսեռ կամ սեռական սպոր:
Սպորանգիոֆոր	Սպորանգիում կրող հիֆ:
Սպորանգիում	Սպորանգիոսպորներ պարունակող օրգան:
Սպորոֆոր	Անսեռ կամ սեռական սպորներ կրող կառուցվածք:

Ատերիզմա	Բազիդիումից արտաճած կարճ ելուստ, որի ծայրին ձևավորվում է բազիդիոսպորը:
Ատրոմա	(լատ. <i>stroma</i> – ծածկոց, ներքնակ) Դիֆերի զանգված, որոնց վրա/մեջ առաջանում են սպորներ կամ պտղամարմիններ:
Աուքստիտուցիա	ԴՆԹ-ի մուլեկուլում մեկ նուկլեոտիդը մյուսով փոխարինելու երևույթ:
Ափլայսինգ	(անգլ. <i>splicing</i> – միացում) Նախնական ի-ՌՆԹ-ի էզզոնների միացում և ի-ՌՆԹ-ի սինթեզ: Ռեկոմբինանտ ԴՆԹ ստանալու նպատակով՝ նրա երկու տարբեր հատվածների միացում և նուկլեոտիդների հաջորդականության վերադասավորում:
Վեգետատիվ	Օրգանիզմի աճման փուլ, երբ վերարտադրությունը բացակայում է: Անսեռ սպորների հնարավոր առաջացմամբ միջելիումի աճման փուլ:
Տելեոմորֆ	(հուն. <i>teleos</i> - ավարտված, <i>morpha</i> – ձև) Սեռական սպորատվության փուլ, որին բնորոշ է պտղամարմնի և մեյոսպորների՝ ասկո- և բազիդիոսպորների առաջացումը: Տելեոմորֆով ավարտվում է տեսակի կենսացիկլը:
Տելիոսպոր	Ժանգասնկերի և մրիկասնկերի հաստապատ, ծմբռոդ հանգստի սպոր, որտեղ տեղի է ունենում կարիոգամիան:
Տելեյտոսպոր	Տել'ս Տելիոսպոր:
Տրիխոգին	Ասկոգոնիումից առաջացած հիֆային ելուստ, որի միջոցով իրականանում է անթերիդիումի պարունակության՝ պրոտոպլազմի և կորիզների տեղափոխումը:
Ցիստ	Հանգստի կլորավուն բջիջ, որը ձևավորվում է ամեոբաներից (լորձաբորբոսասնկեր) կամ զօօ-

	սպորներից (ցածրակարգ սնկեր)՝ բջջապատի հաստացման ճանապարհով:
Ուրեդոսպոր	Ժանգասնկերի (<i>Uredinales</i>) դիկարիոնային, ամառային սպոր, որը նախորդում է տելիոսպորի առաջացմանը:
Փրայմեր	(անգլ. <i>primer</i> - առաջնային, նախնական) Սինթետիկ օլիգոնուկլեոտիդների զույգ, որը PCR ռեակցիայի ժամանակ կոմպլեմենտար սկզբունքով միանում է պատճենահանվող գենի ժայրային հատվածների այն կետերին, որտեղից պետք է սկսվի ԴՆԹ-ի ռեպլիկացիան:
Քառաբևեռ (տետրապոլար կամ երկգործոն) հետերոթալիզմ	Միցելիումների սեռական համատեղելիության երևույթն է, որի համար անհրաժեշտ է երկու խաչասերման գործոններից յուրաքանչյուրի ալելների տարբերությունը:
Քլամիդոսպոր	(հուն. <i>chlamys</i> – ծածկոց) Կրող հիֆից դժվարությամբ անջատվող վեգետատիվ, անսեռ, հաստապատ հանգստի սպոր:
Օիդիոսպոր	Տե՛ս Օիդիում:
Օիդիում	Անսեռ, թալիկ սպորների տարատեսակ, արթրոսպոր: Ֆերոմոններ արտազատելով՝ հաճախ կատարում են սպերմացիումների դեր:
Օօգամիա	Մեծ, անշարժ իգական և փոքր, շարժուն արական գամետների միաձուլում: Օօսպորների բեղմնավորում անթերիդիումի կամ արական զօօգամետների միջոցով:
Օօգոնիում	Օօմիցետների իգական գամետանգիում, ծվաբջիջ:
Օօսպոր	Օօգոնիումում առաջացող հանգստի դիպլոիդ, սեռական սպոր:

Օօսֆեր

Օօսպորի ձևավորման նախնական փուլ:

Ֆերոմոններ

Քիմիական միացություններ կամ ազդակներ, որոնք արտազատվում են օրգանիզմի տարասեռ անհատների կողմից միմյանց վրա փոխազդելու նպատակով:

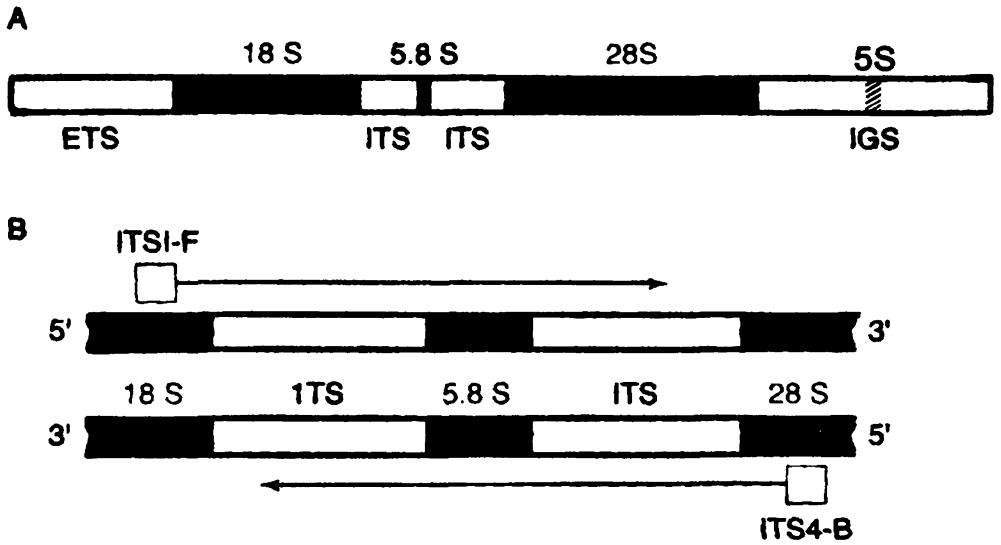
Ֆիկոմիցետներ

Ցածրակարգ սնկեր: Նախկինում ֆորմալ իմաստով կիրառվում էր այն սնկերի համար, որոնք այսօր մտնում են Chromista և Fungi (Chytridiomycetes, Zygomycetes) թագավորությունների մեջ:

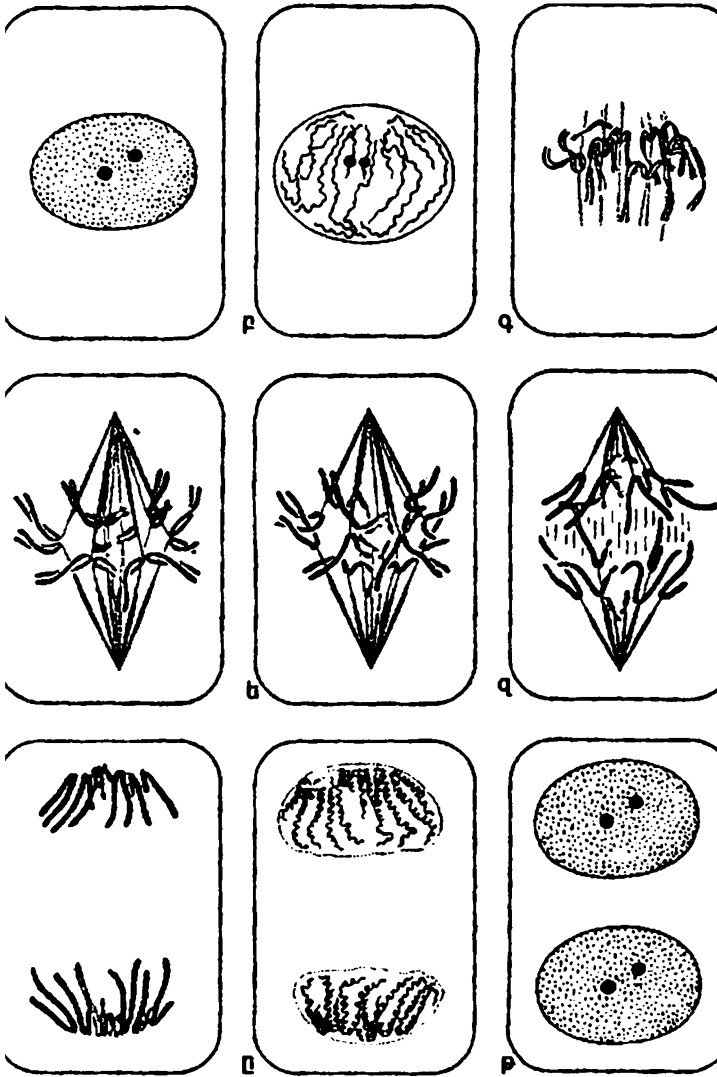
1. Бадалян С. М., 1993. *Систематика, био-экология и физиологическая активность серно-желтого опенка *Hyrpholoma fasciculare* (Huds. : Fr.) Karst.* Ереван: ЕГУ. 195 с.
2. Дарага А. В., Галимова Л. М., 1987. Молекулярные организации ДНК грибов. (Обзор). *Микол и фитопатол.* Том 21, вып. 2. С. 178-186.
3. Дьяков Ю. Т., 1998. *Популяционная биология фитопатогенных грибов.* М., 382 с.
4. Дьяков Ю. Т., Долгова А. В., 1995. *Вегетативная несовместимость у фитопатогенных грибов.* М.: МГУ. 160 с.
5. Дьяков Ю. Т., Шнырева А. В., Сергеев А. Ю., 2004. *Введение в генетику грибов.* М.: Академия. 25 п.л.
6. Левитин М. М., Федоров И. В., 1972. *Генетика фитопатогенных грибов.* Л.: Наука, 214с.
7. *Новое в систематике и номенклатуре грибов.* 2003. П/ред. Ю. Т. Дьякова и Ю. В. Сергеева. Москва. 492 с.
8. Захаров И. А. и др., 1980. *Мутационный процесс у грибов.* Л.: Наука, 286 с.
9. Шнырева А. В., 1995. Митохондриальные интроны грибов и их роль в эволюции. (Обзор). *Генетика.* Том 31, н. 7. С. 869-876.
10. Шнырева А. В., 2003. Транспозоны как факторы различных перестроек и модификаций в геномах грибов. (Обзор). *Генетика.* Том 39, н. 5. С. 621-636.
11. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of Fungi.* 1995. Eighth Edition. Hawksworth D. L., P. M. Kirk, B. C. Sutton, D. N. Pegler. IMI. CABI Intern. 616 p.
12. Badalyan S. M., Polak E., Hermann R., Aebi M., Kiles U., 2004. Role of peg formation in clamp cell fusion of Homobasidiomycete fungi. *J. Basic Microbiol.* 44(3): 167-177.
13. Badalyan S. M., Hughes K., 2004. Genetic variability of *Flammulina velutipes* and *Pleurotus ostreatus* collections from Armenia. In: *Science and Cultivation of Edible and Medicinal Fungi.* XVI Intern. Congr. March 14-16, Miami, Florida, USA. P. 149-155.

14. Badalyan S. M., Hughes K. W., Halmbrecht E., 2005. Genetic variability of *Flammulina velutipes* collections from Armenia. In: *Genetics and Cellular Biology of Basidiomycetes*, VI. June 3-6, Pamplona, Spain. 18 p.
15. Burnett J. H., 1976. *Fundamentals of Mycology*. Oxford: Edward Arnold. 673 p.
16. Carlile M. J., Watkinson S. C., Gooday G. W., 2001. *The Fungi*. London: Acad. press. UK. 588 p.
17. *Fungal Genetics. Principle and Practice*. 1996. Ed. by C. J. Bos. New-York: Dekker. 442 p.
18. *Handbook of Applied Mycology. Fungal Biotechnology*. 1992. Vol. 4. Eds. Arora D. K., Elander R. P., Mukerji K. G., 1058 p.
19. *Handerson's Dictionary of Biological Terms*. 2000. Twelfth edition. Ed. By B. Lawrence. Pearson, Prentice hall. 719 p.
20. *Molecular and Cellular Biology of Filamentous Fungi. Practical approach*. 2001. Ed. Nick Talbot. Univ. Exeter. 288 p.
21. Oliver R., Schweizer M., 1999. *Molecular Fungal Biology*. Cambridge Univ. Press. UK. 376 p.
22. Schwalb M. N., Miles Ph. G., 1978. *Genetics and Morphogenesis in the Basidiomycetes*. Acad. Press, 260 p.
23. *The Mycota*. Ed. Esser K., Lemke P. A., 1994. *Growth, Differentiation and Sexuality*. Vol. I. 540 p.
24. *The Mycota*. Ed. Esser K., Lemke P. A., 1995. *Genetics and Biotechnology*. Vol. II. 510 p.
25. Tortora G. J., Funke B. R., Case Ch. L., 2001. *Microbiology. An Introduction*. Publ. Daryl Fox. 887 p.

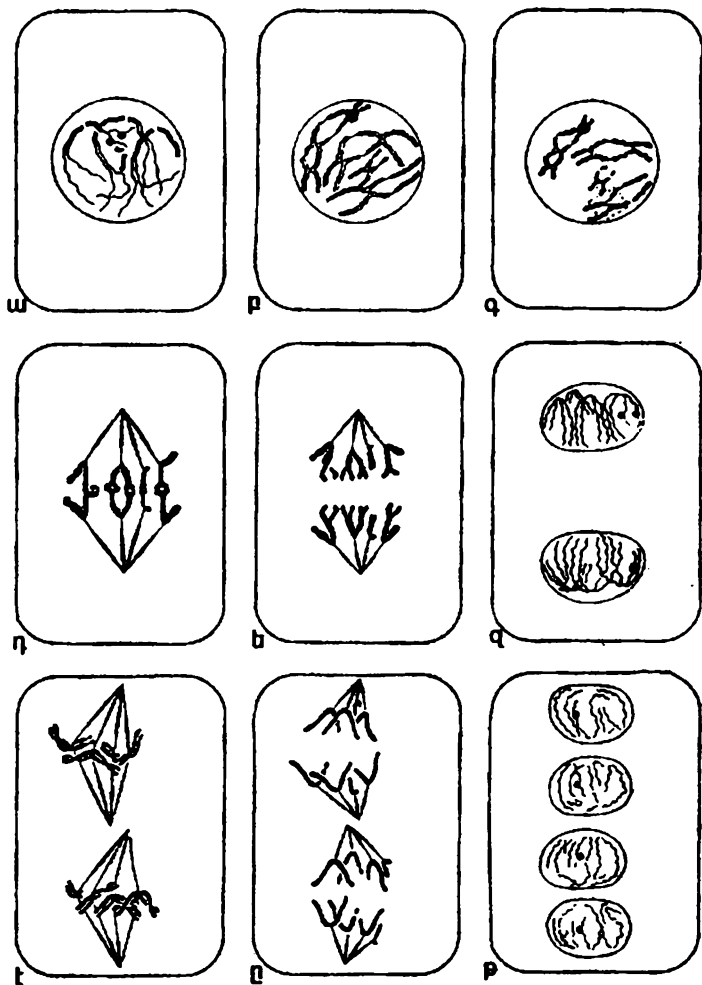
ဒုတိယပုဒ်



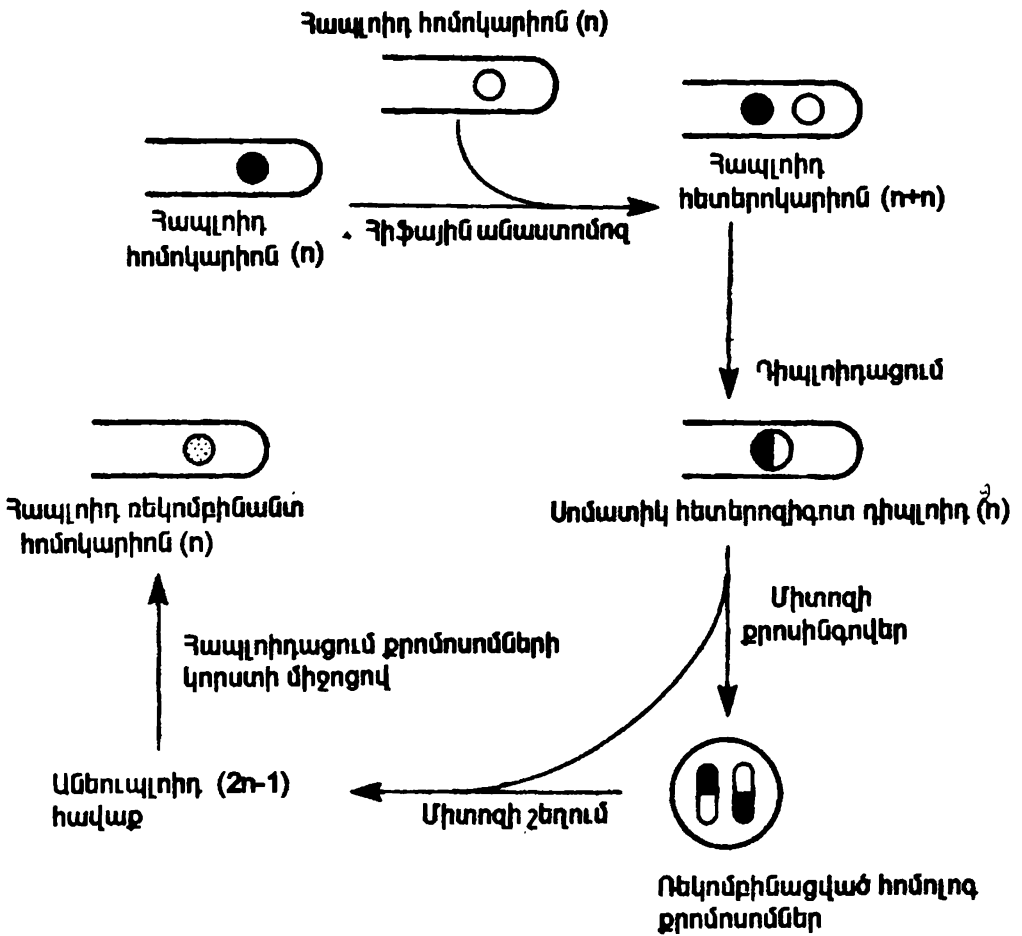
Նկ. 1. Սնկերի կարգաբանության մեջ 'լիրաովող ռիբոսոմալ ԴՆԹ-ի (ռ-ԴՆԹ) միավոր հատվածի կառուցվածքը: A. ռ-ԴՆԹ-ի կողավորող (18S, 5.8S, 28S) և չկողավորող (ITS1 և ITS2) հատվածներ: ռ-ԴՆԹ գեներից դուրս տեղադրված են արտաքին տրանսկրիպտվող (ETS) և միջգենային (IGS) հատվածները: B. Կողավորող և ITS հատվածներով ԴՆԹ-ի կոմպլեմենտար շղթաներ: Երկու յուրահատուկ մերանները՝ ITS1-F և ITS4-B, կաշում են կողավորող՝ 18S և 28S հատվածներին, որից հետո 5'— 3' ուղղությամբ սկսվում է ԴՆԹ-ի յուրաքանչյուր շղթայի կրկնապատկումը՝ ռեպլիկացիան (ըստ Carile et al., 2001):



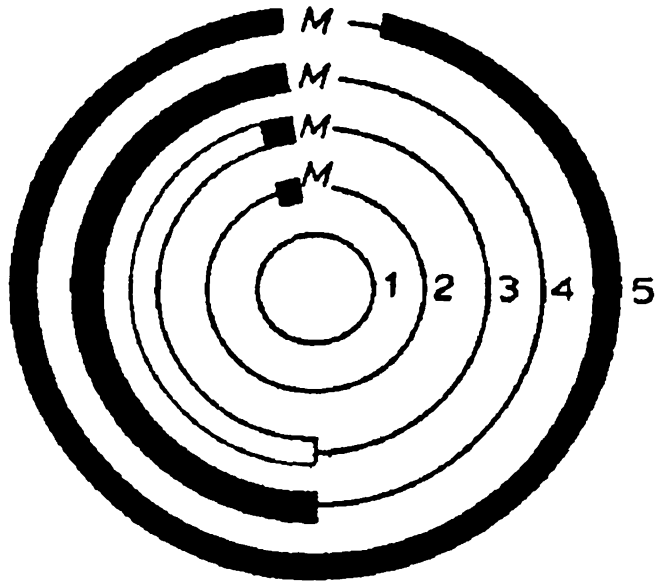
պլոիդ բջի միտոզ. ինտերֆազ (ա)՝ ՂԼԹ-ի կրկնապատկում; պրոֆազ I (դ), որի ընթացքում ցենտրոմերներն իլիկի ուժի ազդեցության ասարակածային հարթությամբ; անաֆազ I (ե-է)՝ քույր քրոմատիդների անջատումը և ինտերֆազ I (թ): Արդյունքում ստացվում են նույն պլոիդի դուստր բջիջներ (ըստ Bos, 1996):



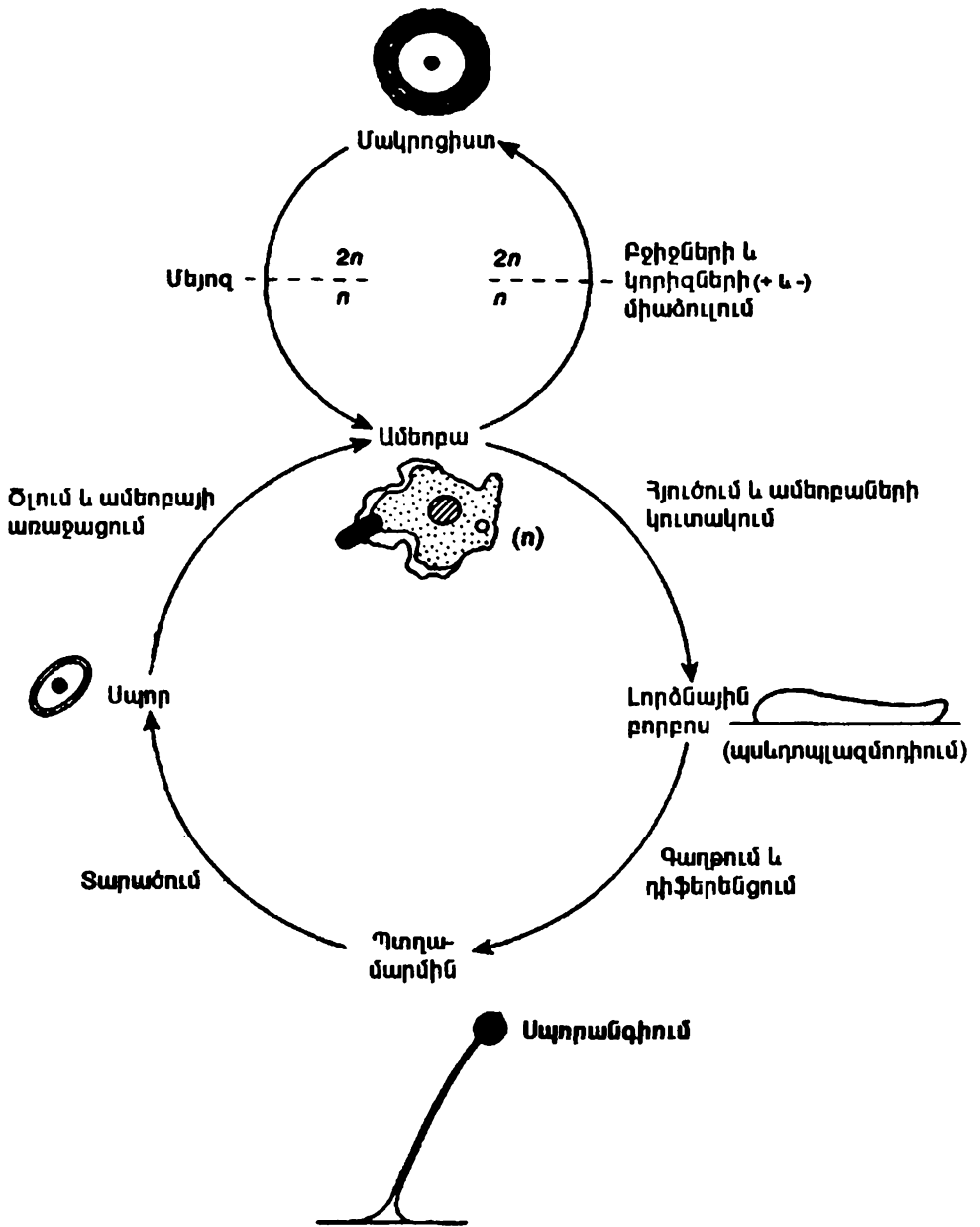
Նկ. 3. Բջջի մեյոզ, որը բաղկացած է երկու բաժանումներից: Առաջին մեյոզի (U-I) ընթացքում երևում են հոմոլոգ քրոմոսոմների զույգերը (ա), իսկ պրոֆազի ընթացքում՝ խիազմները (բ, գ), որոնք հոմոլոգ քրոմոսոմների ոչ քույր քրոմատիդների փոխանակման՝ քրոսոզոմների արդյունք են: Մետաֆազ (դ, ե), տելոֆազ և 2 հապլոիդ կորիզների առաջացում (զ): Առաջին մեյոտիկ բաժանման անմիջապես հաջորդում է երկրորդ բաժանումը (U-II), որն ընթանում է միտոզի նման (է-թ): Անաֆազի ընթացքում (ը) ցենտրոմերները բաժանվում են, իսկ քրոմոսոմների քրոմատիդներն առանձնանում: Առաջանում են չորս հապլոիդ կորիզներ (թ) (Bos, 1996):



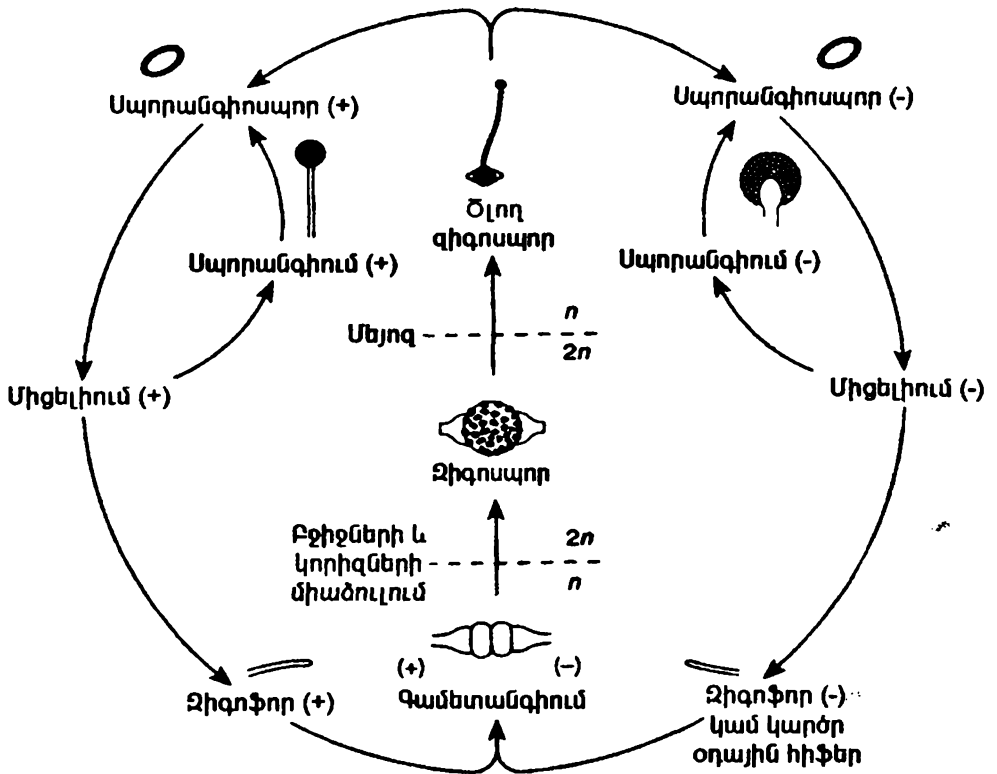
Նկ. 4. Պարասեքսուալ ցիկլ սնկերի մոտ (ըստ Burnett, 1976):



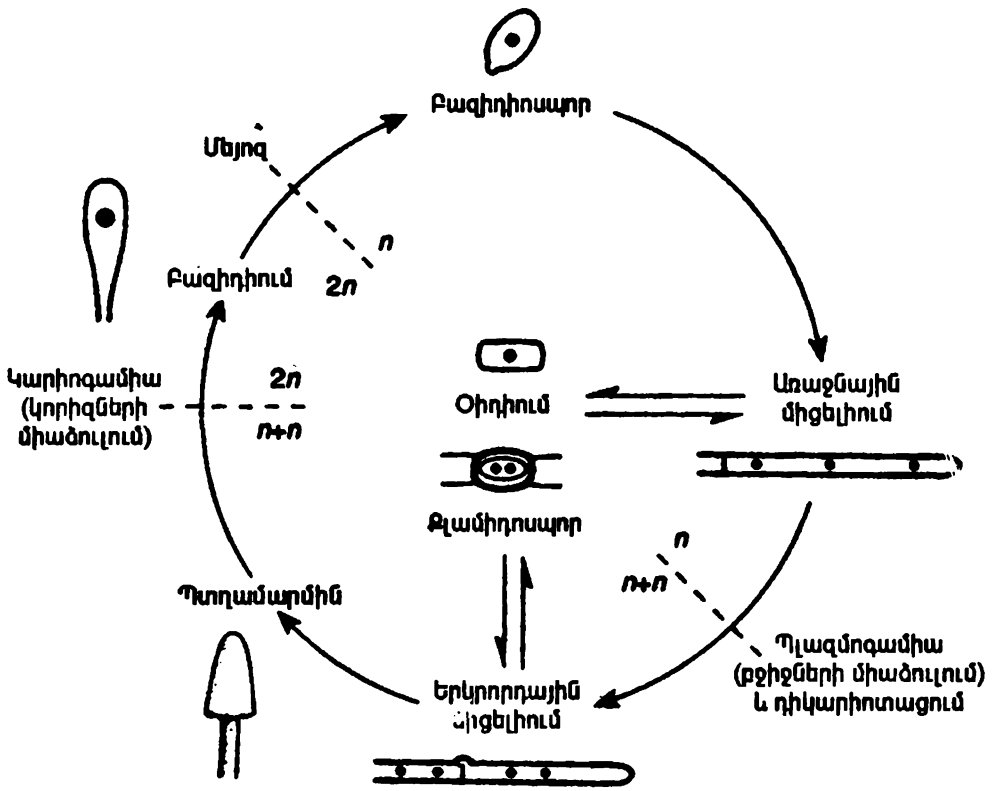
Նկ. 5. Սնկերի կենսացիկլի հինգ հիմնական տիպերը. անսեռ (1); հապլոիդ (2); հապլոիդ-դիկարիոնային (3); հապլոիդ-դիպլոիդ (4); դիպլոիդ (5): Յուրաքանչյուր շրջանն, ըստ ժամացույցի սլաքի ուղղության, ներկայացնում է կենսացիկլը. մեյոզ (M); հապլոիդ (—); դիկարիոնային (≡) և դիպլոիդ (■) փուլեր (ըստ Burnett, 1976):



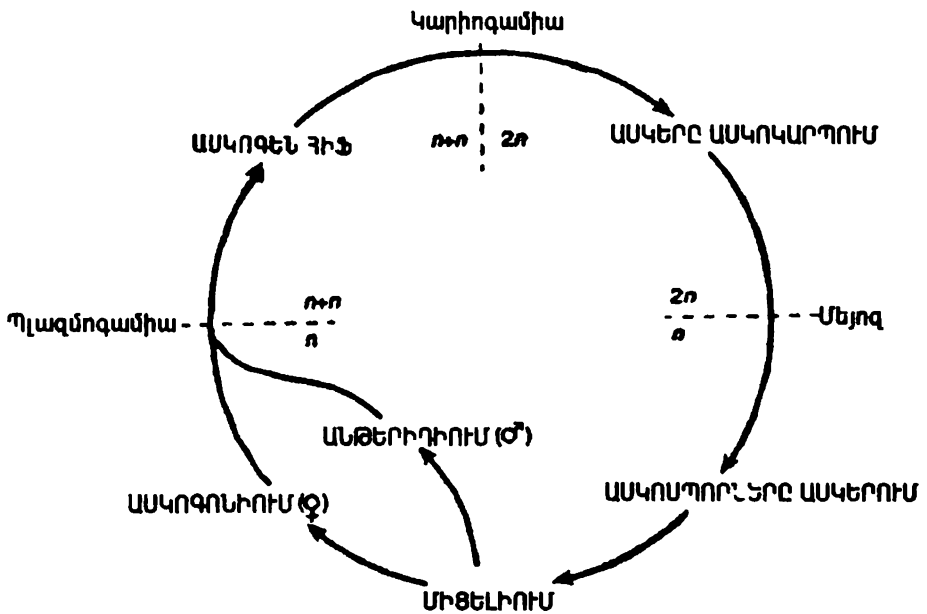
Նկ. 6. Պլազմոդիալ լորձնաբորբոսի՝ *Dictyostelium discoideum*-ի (Myxomycetes, Protozoa) հապլոիդ կենսացիկլը (ըստ Carile et al., 2001):



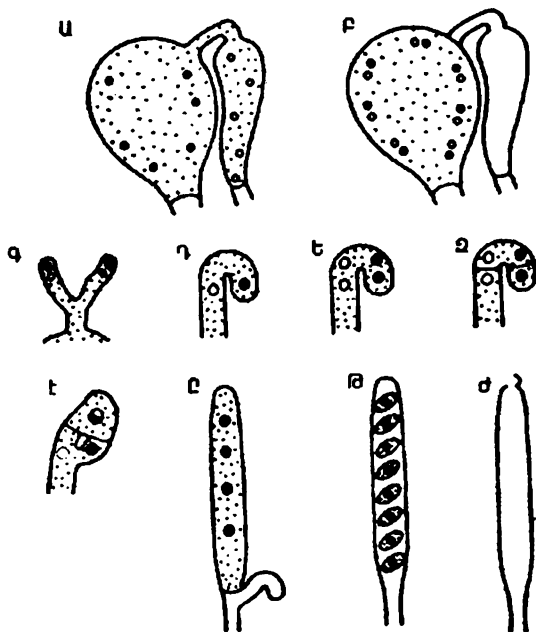
Նկ. 7. Հասպլոիդ կենսացիկլը *Mucor mucedo*-ի մոտ (Zygomycetes) (ըստ Carlile et al., 2001):



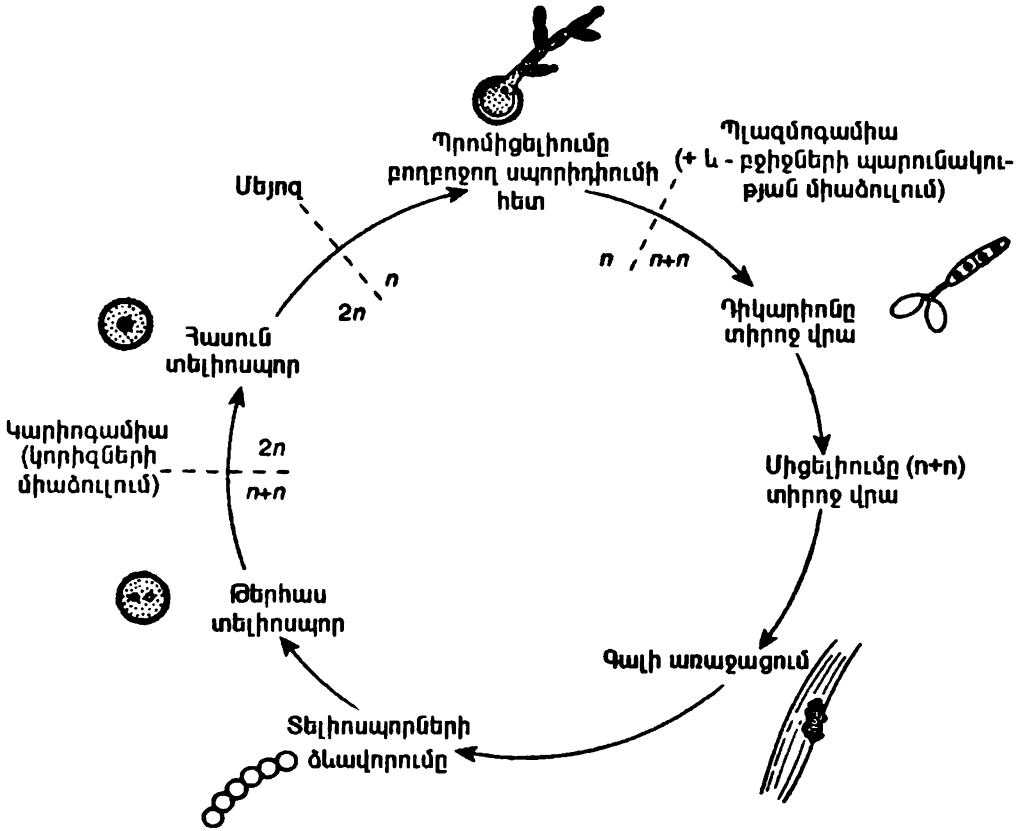
Նկ. 8. Հապոիդ-դիկարիոնային կենսացիկլը *Coprinus chereus*-ի մոտ (Holobasidiomycetes) (ըստ Carille et al., 2001):



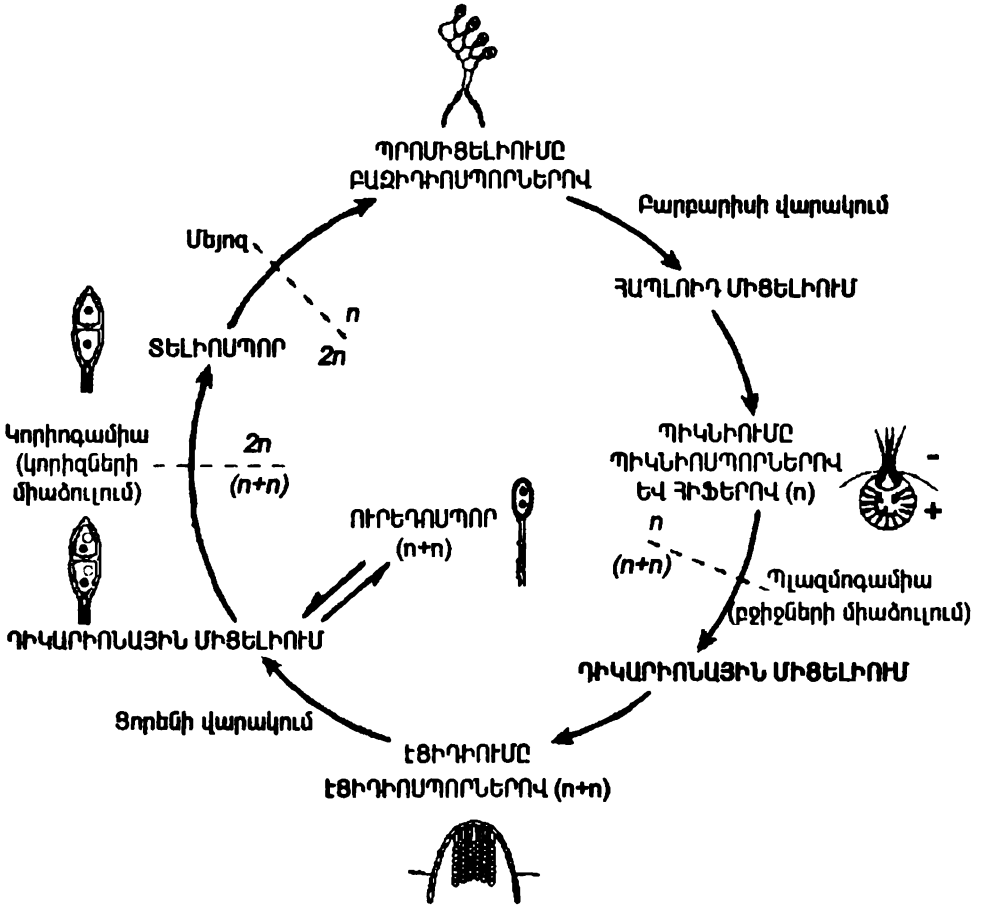
Նկ. 9. Հապլոիդ-դիկարիոմային կենսացիկլը պայուսակավոր սնկերի մոտ (Ascomycetes) (ըստ Carlile et al., 2001):



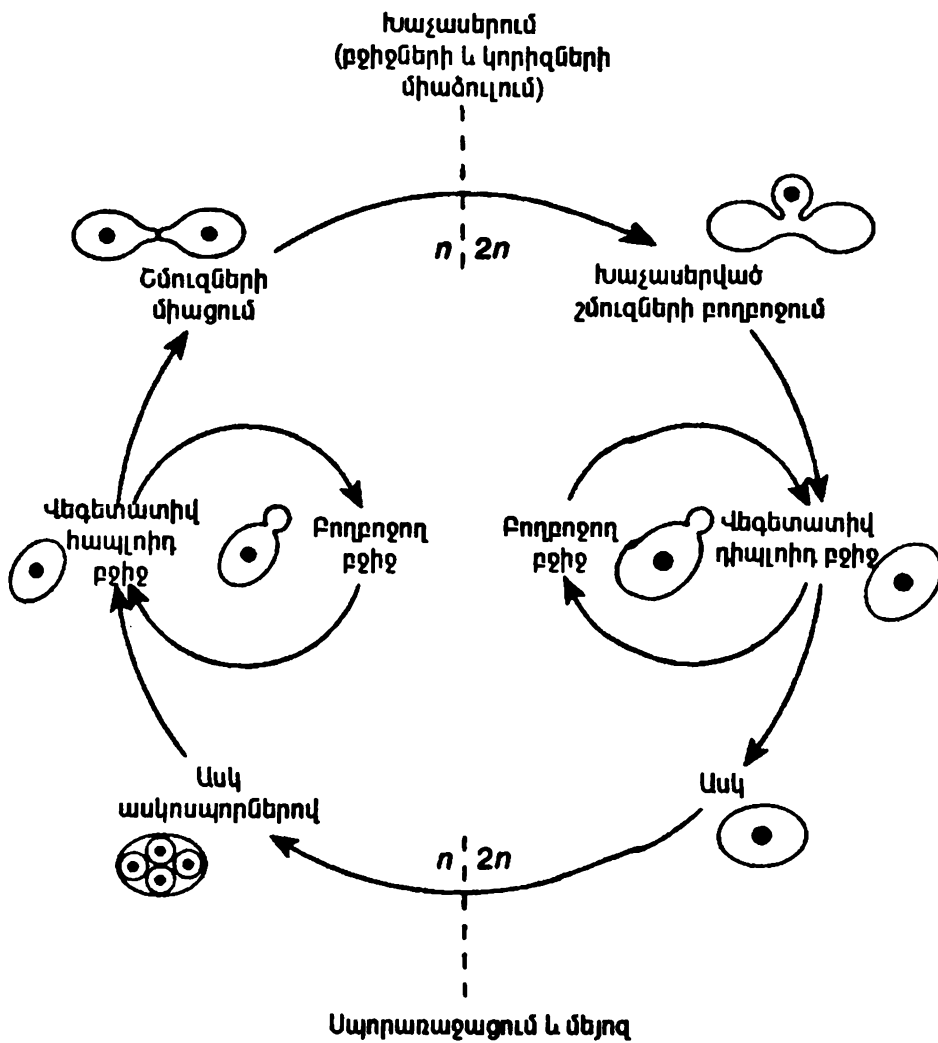
Նկ. 9 (շարունկություն). Ասկոգոնիումը ծուլվում է անթերիդիումի պարունակության հետ տրիխոգինի միջոցով (Ա); պլազմոգամիա և դիկարիոնների առաջացում (Բ); ասկոգեն հիֆի զարգացումը ասկոգոնիումից (Գ, Զ); կարիոգամիա ծայրային բջջում (Է); հապլոիդ կորիզների առաջացում (Ը); հասուն ասկը հապլոիդ ասկոսպորներով (Թ); սպորներից ազատված ասկ (Ժ):



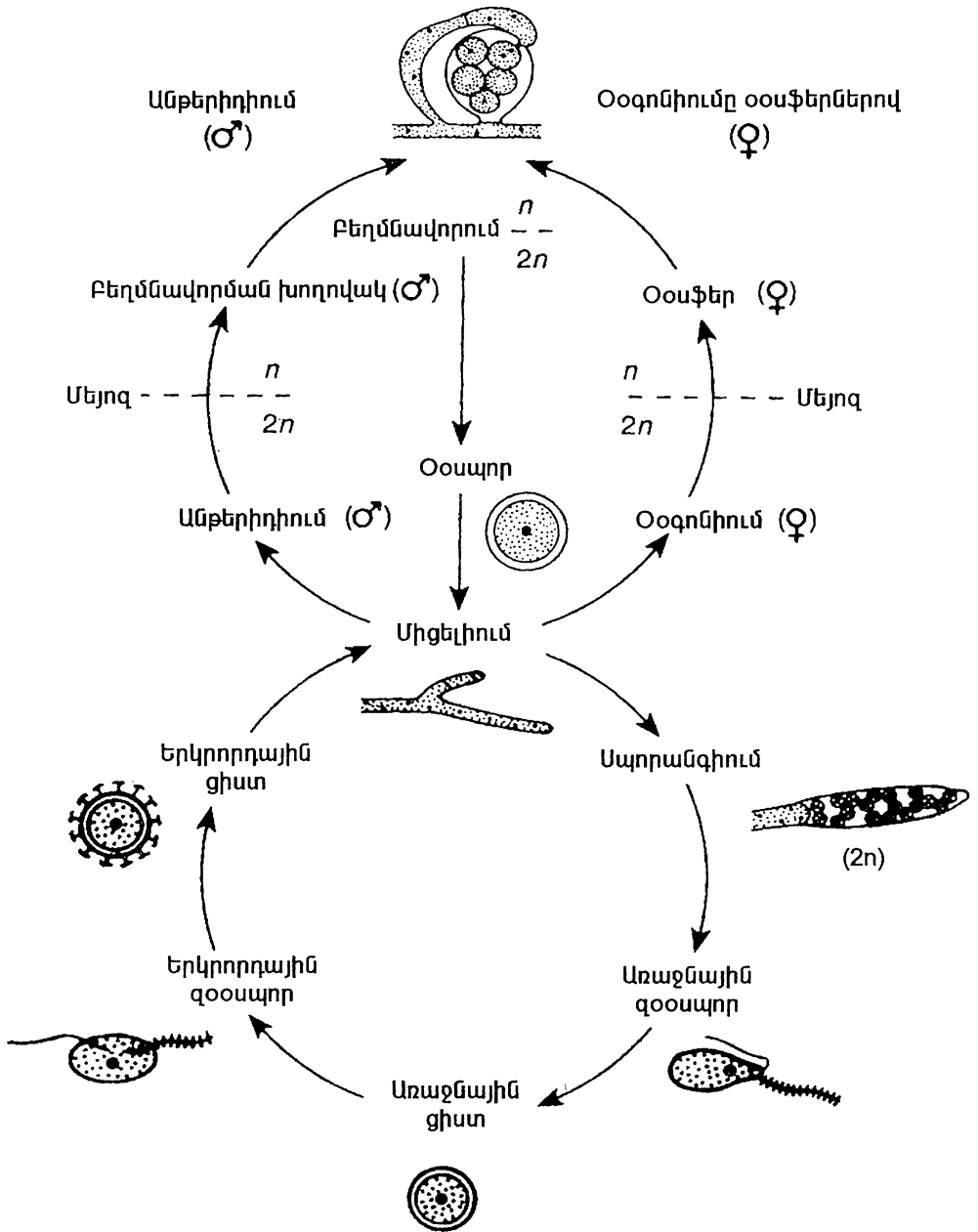
Նկ. 10. Հապոդիդ-դիկարիոնային կենսացիկլը *Ustilago maydis*-ի մոտ (Basidiomycetes, Ustilaginales) (ըստ Carile et al., 2001):



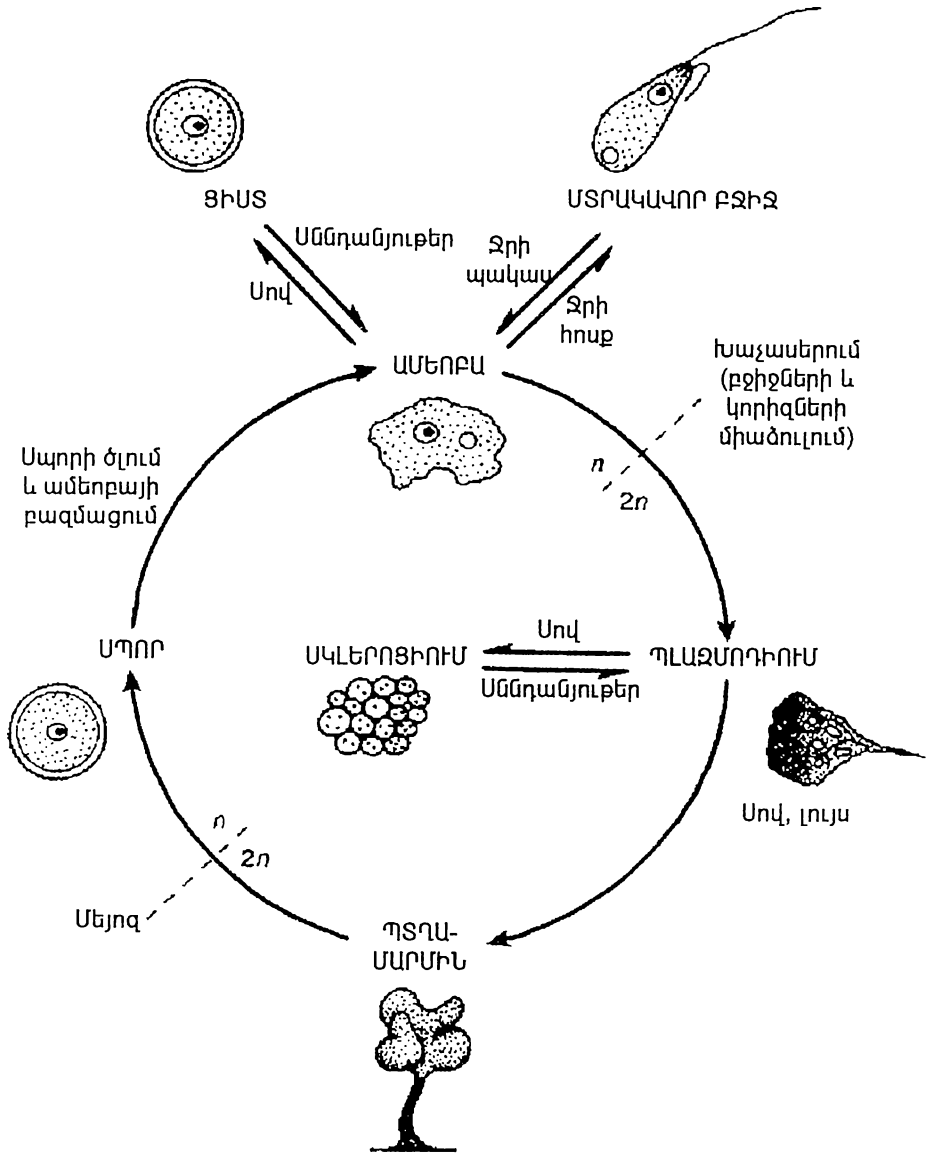
Նկ. 11. Հապլոիդ-դիկարիոմային կենսաճիկը *Puccinia graminis*-ի մոտ (Basidiomycetes, Uredinales) (ըստ Carille et al., 2001):



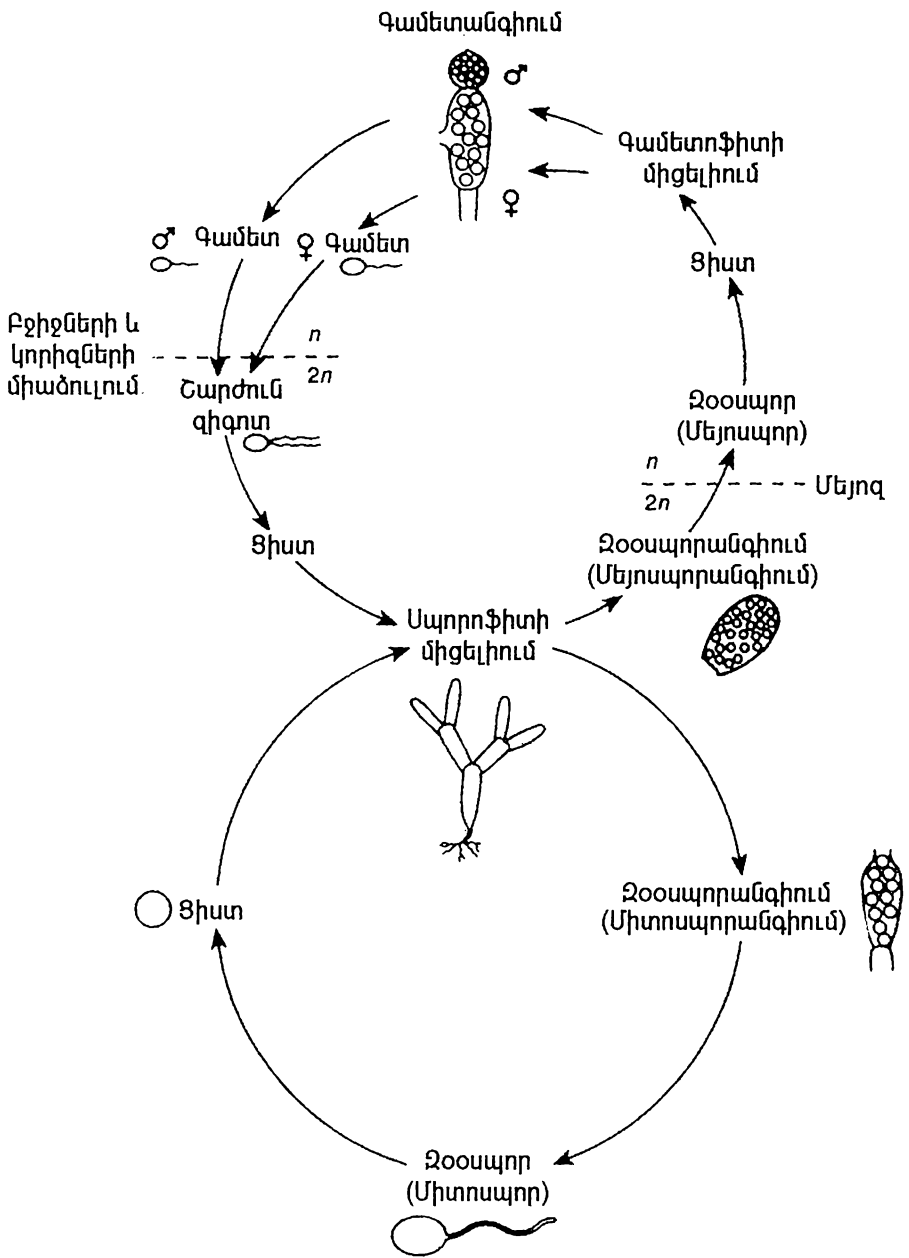
Նկ. 12. Հապլոիդ-դիպլոիդ կենսացիկլը *Saccharomyces cerevisiae*-ի մոտ (Hemiascomycetes) (ըստ Carille et al., 2001):



Նկ. 13. Հապլոիդ-դիպլոիդ կենսացիկլը *Saprolegnia ferax*-ի մոտ (Oomycetes) (ըստ Carille et al., 2001):



Նկ. 14. Հապլոիդ-դիպլոիդ կենսացիկլը *Physarum polycephalum*-ի մոտ (Myxomycetes) (ըստ Carlile et al., 2001):

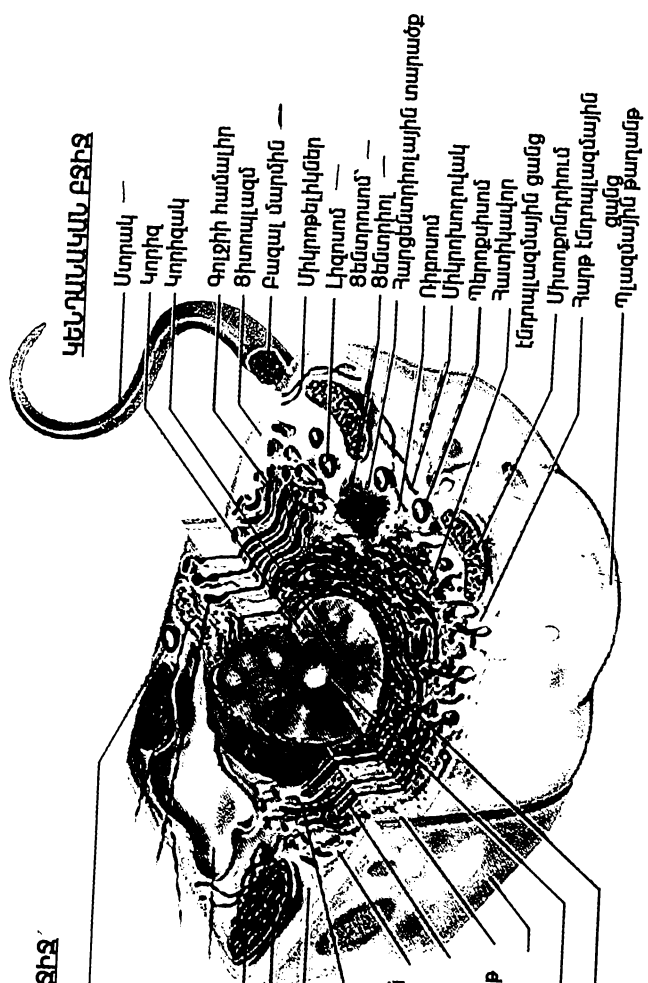


Նկ. 15. Հապլոիդ-դիպլոիդ կենսացիկլը *Allomyces macrogynus*-ի մոտ (Chytridiomycetes) (ըստ Carlile et al., 2001):

21. 12. 2001

ԲՈՒՄԱՎԱԿԱՆ ԲՅՈՒՑ

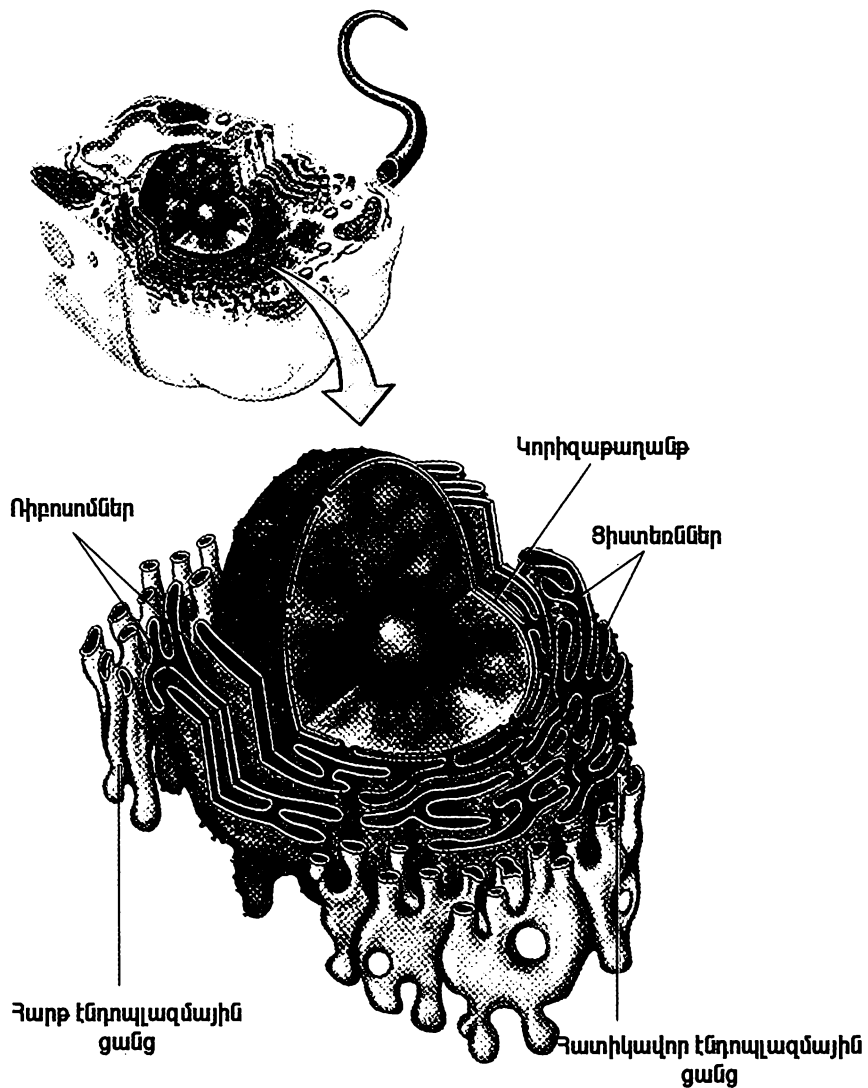
- Պերոքսիտում
- Միտոքոնդրիում
- Գուլջի համալիր
- Միկրոթելիկներ
- փակուտ
- Միկրոխոլովակ
- ֆլորուպատ
- Ցիտոպլազմ
- Ռիբոսոմ
- Հարթ էնդոպլազմային
- ցանց
- Հատիկավոր էնդոպլազմային
- ցանց
- Պլազմային թաղանթ
- Բջջապատ
- Կորիզակ
- Կորիզ



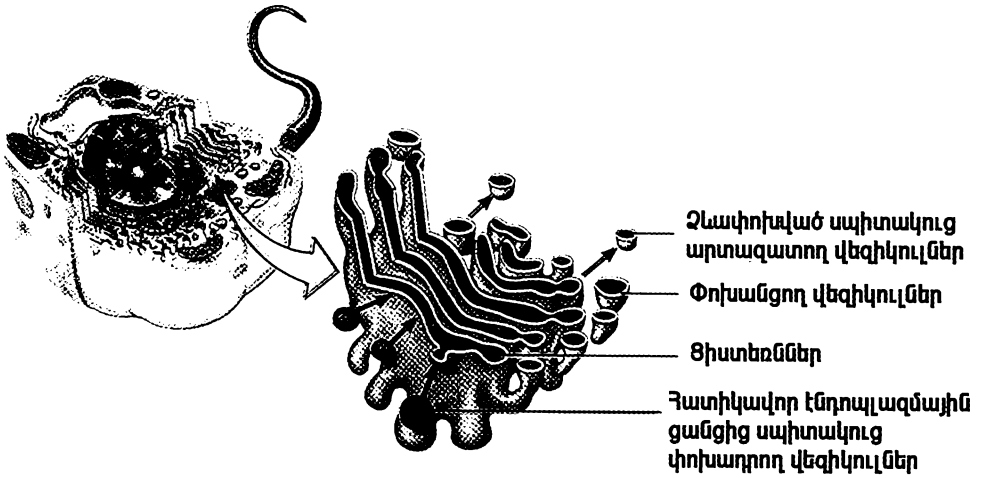
ԿԵՆՏՐԱԿԱՆ ԲՅՈՒՑ

- Ստրակ
- Կորիզ
- Կորիզակ
- Գուլջի համալիր
- Ցիտոպլազմ
- Բազալ մարմին
- Միկրոթելիկներ
- Լիզոսոմ
- Ցենտրոսոմ
- Ցենտրիոլ
- Հարցնմտրիոլային տարածք
- Ռիբոսոմ
- Միկրոխոլովակ
- Պերոքսիտում
- Հատիկավոր
- էնդոպլազմային ցանց
- Միտոքոնդրիում
- Հարթ էնդոպլազմային
- ցանց
- Պլազմային թաղանթ

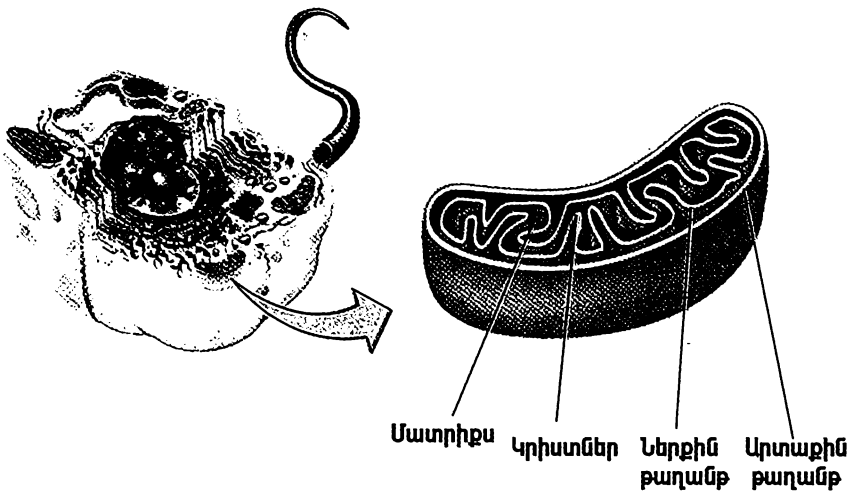
Նկ. 16. Էուկարիոտ բջջի կառուցվածքը (ըստ Tortora et al., 2001):



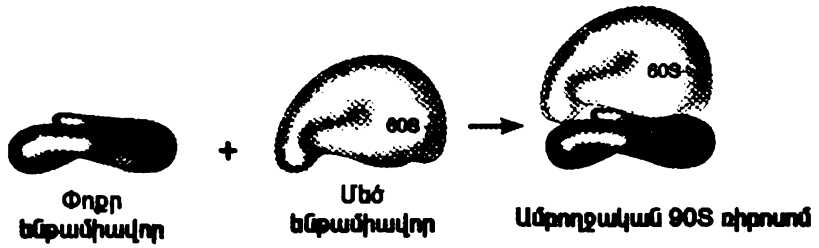
Նկ. 17. Ֆատիկավոր և հարթ էնդոպլազմային ցանց
(ըստ Tortora et al., 2001):



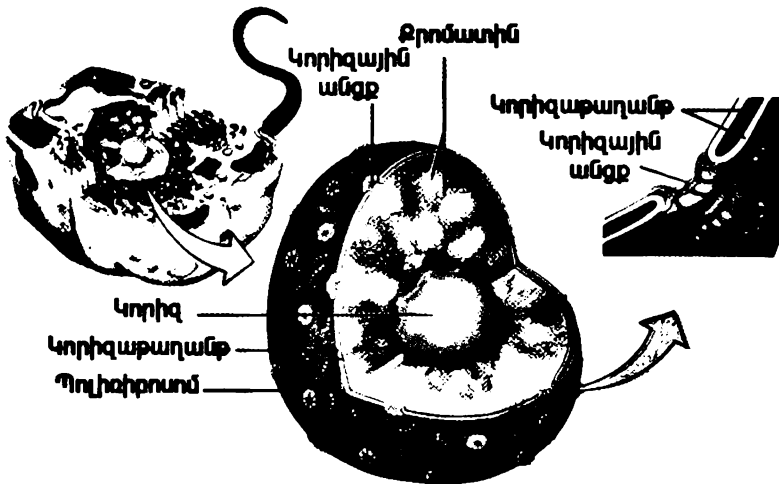
Նկ. 18. Գուլջիի համալիր (ըստ Tortora et al., 2001):



Նկ. 19. Էուկարիոտ բջջի միտոքոնդրիումի կառուցվածքը (ըստ Tortora et al., 2001):



Նկ. 20. Էուկարիոտ բջջի ռիբոսոմի կառուցվածքը (ըստ Tortora et al., 2001):



Նկ. 21. Էուկարիոտ բջջի կորիզի կառուցվածքը (ըստ Tortora et al., 2001):

ԲԱԴԱԼՅԱՆ ՍՈՒՍԱՆՆԱ ՄԻՔԱՅԵԼԻ

ՄՆԿԵՐԻ

**ԲԶԶԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ԳԵՆԵՏԻԿԱՅԻ
ՆԵՐԱԾՈՒԹՅՈՒՆ**

ՈՒՍՈՒՄՆԱԿԱՆ ԶԵՌՆԱՐԿ

**Հրատ. խմբագիր՝ Լ. Գ. ՄԱՆՈՒԿՅԱՆ
Տեխ. խմբագիր՝ Վ. Զ. ԲԴՈՅԱՆ**

Ստորագրված է տպագրության 20.05.05 թ.: Չափսը՝ 70x100 1/16:

Թուղթը՝ օֆսեթ: Տպագրությունը՝ օֆսեթ: Հրատ. 6.2 մամուլ,
տպագր. 4.25 մամուլ+20 էջ ներդիր, պայմ. 5.53 մամուլ:

Տպաքանակ՝ 200: Պատվեր՝ 37:

Սուսաննա Միքայելի ԲԱԴԱԼՅԱՆ

Կենսաբանական գիտությունների դոկտոր



Ծնվել է Երևանում: 1975 թ. ոսկե մեդալով ավարտել է միջնակարգ դպրոցը և ընդունվել ԵՊՀ Կենսաբանության ֆակուլտետ: 1980 թ. համալսարանն ավարտելուց հետո՝ զործուղվել է Մոսկվայի Լոմոնոսովի անվ. պետհամալսարան: 1984 թ. աշխատում է ԵՊՀ Կենսաբանության ֆակուլտետում: 1993 թ. գիտական թեմայի ղեկավար է, գլխավոր գիտաշխատող, իսկ 1999 թ.՝ դոցենտ: 1988 թ. պաշտպանել է «Կեղծ կոճղասնկի կարգաբանությունը, կենսաէկոլոգիան և ֆիզիոլոգիական ակտիվությունը» թեկնածուական, իսկ 1998 թ.՝ «Բազիդիալ մակրոմիցետների կենսաբանական առանձնահատկությունները» դոկտորական թեզերը: Դետագոտությունների հիմնական

բնագավառն է մակրոմիցետների կենսաբանական, մասնավորապես՝ զենետիկական առանձնահատկությունների ուսումնասիրությունը և կենսատեխնոլոգիայում նրանց ներդրման հեռանկարների բացահայտումը: Գիտական աշխատանքներ է իրականացրել Գերմանիայի Ռեզենսբուրգի (1992 թ.), Գյոթինգենի (2002 թ.), Ֆրանսիայի Մոնպելյե-1 (1993-1997 թթ.), Բելգիայի Լյովենի (2003 թ.), Իտալիայի Բոլոնիայի (2002 թ.) և այլ համալսարաններում: Դամագործակցում է Թեմեսիի և Դյուսիսային Կարոլինայի գյուղատնտեսության և տեխնոլոգիաների (ԱՄՆ), Բոլոնիայի, Գյոթինգենի և Յենայի համալսարանների, Փարիզի Բնության պատմության ազգային թանգարանի և այլ գիտական կենտրոնների հետ: Արժանացել է Գերմանական ակադեմիական փոխանակման ծառայության՝ DAAD-ի կրթաթոշակի (1993 թ., 2002 թ.), ԳԿՖԱԴ-ի (2004 թ.) և այլ դրամաշնորհների: 2003 թ. ՆԱՏՕ-ի «Անվտանգություն գիտության միջոցով» գիտական ծրագրերի ղեկարտամենտի Ռեինտեգրման, իսկ 2004 թ. Գերմանական դեսպանատան և DAAD-ի կողմից Սարքավորումների ձեռքբերման դրամաշնորհային ծրագրերի ղեկավարն է: Բազմիցս մասնակցել է միջազգային գիտաժողովների: Զեկուցումներով հանդես է եկել Կանադայում (1999 թ.), Մեծ Բրիտանիայում (2000 թ.), Իտալիայում (2001 թ.), Գերմանիայում (2002 թ.), Նորվեգիայում (2002 թ.), Ճապոնիայում (2004 թ.), ԱՄՆ-ում (2004 թ.), Գոլանդիայում (2004 թ.) և այլն: 2001 թ. եղել է Կիևում կայացած Միջազգային կոնֆերանսի Գիտական կոմիտեի անդամ: Ռուսաստանի Բնական գիտությունների ակադեմիայի (2002 թ.), Բրիտանական Սնկաբանների միության (2004 թ.) և Ամերիկյան Սնկաբանների միության (2005 թ.) անդամ է:

Դեղինակ է մենագրության, 2 մասնագիտական ձեռնարկների և 116 գիտական հրապարակումների, որոնց գերակշռող մասը տպագրված է արտասահմանում: