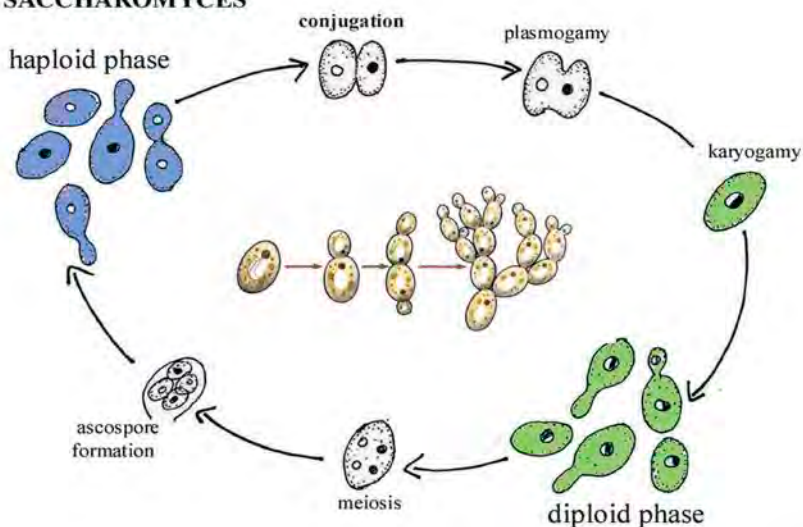


X.Q.Qənbərov., M.M.Cəfərov.,
S.İ.Hüseynova., S.M. Əbdülhəmidova

MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN BİOLOGİYASI

SACCHAROMYCES



**X.Q.Qənbərov, M.M.Cəfərov, S.İ.Hüseynova,
S.M.Əbdülhəmidova**

MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN BİOLOGİYASI

Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirinin 08.12.2015 – ci il tarixli 1108 nömrəli əmri və Bakı Dövlət Universitetinin TMŞ – nin yanında Tədris vəsaitlərinə nəşr hüququnun (qrif) verilməsi üzrə daimi fəaliyyət göstərən Komissiyanın 20.06.2016 – ci il tarixli 12 sayılı və 04.07.2016 – cı il tarixli 13 sayılı iclasının qərarları ilə təsdiq edilmişdir.

Bakı – 2016

Elmi redaktor: Azərbaycan MEA – nın Mikrobiologiya
İnstitutunun laboratoriya mğdiri, b. ğ. f. d., dos.
İ.Ə.Əliyev

Rəyçilər: Azərbaycan MEA – nın Mikrobiologiya İnstitutunun
laboratoriya mğdiri, b. ğ. e. d., prof. N.M.İsmayılov

Azərbaycan MEA – nın Mikrobiologiya İnstitutunun
laboratoriya mğdiri, b.ğ.e. d., dos. F. X. Qəhrəmanova

**Xudaverdi Qənbər oğlu Qənbərov., Mirmusa Miriş oğlu
Cəfərov., Sənəm İsmayıl qızı Hüseynova., Samira Məzahir qızı
Əbdulhəmidova.**

Maya göbələklərinin biologiyası. Dərslik. Bakı -- 2016, 234s.

Maya göbələklərinin biologiyası adlı dərslik ali təhsilin
Magistr pilləsi ğzğn tərrib edilmişdir. Burada maya
gübələklərinin quruluşu, kimyəvi tərkibi, sistematikas, təsnifatı,
identifikasiyası, zoxalması, ekologiyası, qidalanması,
metabolizmi, kulturalar kolleksiyasında saxlanma metodları,
sənayedə tətbiqi və insanda xəstəlik türədən nğmayəndələri üz
əksini tapmışdır.

Drslik ali məktəb tələbələri, mğəllimləri və maya göbələyi
ğzerində tədqiqat aparan doktorantlar ğzğn faydalı vəsaitdir.

GİRİŞ

Maya gübələklərindən bəhs edən elm zimologiya (latın dilindən zimos – maya, loqos – elm) adlanır. Bu elmin metodologiyasını mğəyyənləşdirmək gğzn hər şeydən əvvəl, tədqiqat obyektini kimi maya gübələklərinin biologiyası hər tərəfli üyrənilməlidir. Qeyd etmək lazımdır ki, bu gğnkğ informasiya bolluğunda bu qrup mikroorqanizmlərin canlılar aləmində yeri və sərhədləri dəqiqləşdirilməli və mğəyyən mğbahisəli məqamlara aydınlıq gətirilməlidir. Maya gübələkləri *Mycota* aləminə daxil olub, geniş spektirli praktiki əhəmiyyətə malik fizioloji xğsusiyyətləri ilə xarakterizə olunurlar. Belə ki, maya gübələklərindən zürəkbişirmə sənayesində və şərəbzılığın mğxtəlif sahələrində istifadə olunması tarixi ənənələrə malikdir.

Bu orqanizmlərin gübələklərə aid olması onların ilkin elmi təsviri zamanı aydın olmuşdur. Maya gübələklərinin birhğceyrəvi quruluşa malik olması onları xarici gürngğşcə iri ülzğlg bakteriyalarla daha zox oxşadır. Bu orqanizmlər hğceyrələrinin ultra quruluşuna və qeyri – cinsi və cinsi zoxalma yollarına gürə gübələklərə aid edirlər. Onların spirtli qıcqırma türətmə qabiliyyətinə malik olma xğsusiyyəti insanları həmişə cəlb etmişdir.

Gübələklərin uzun mğddət bitkilər aləminə daxil edilməsinə baxmayaraq, həm kif gübələkləri, həm də maya gübələkləri mikrobiologiyanın əsas obyektləri kimi tədqiq edilmişdir və maya gübələkləri Lui Paster, A.Kleiner, Q.A.Nadson kimi karifey mikrobioloqların fundamental tədqiqatlarının əsas obyektinə zevrilmişdir. Qeyd etmək lazımdır ki, maya gübələkləri sporogenez zamanı askosporlar əmələ gətirirlər.

Maya gübələkləri arasında clə haploid birhğceyrəli orqanizmlər müşahidə olunur ki, onlar mikroskopik meyvə cisini əmələ gətirirlər. Maya gübələklərinin bu aspektdə üyrənilməsi onların miseliumlu gübələklərə oxşar olduğunu

güstərir və təsnifat baxımından gübələklərin ümumi sisteminə uyğun olduğunu sübut edir.

Maya gübələklərinin qıcqırma prosesində oynadığı əvəzedilməz rolunu nəzərə alaraq onların zürəkbişirmə sənayesində, qida məhsullarının istehsalında və dərman preparatlarının alınmasında yeni tətbiq yolları araşdırılır. Bu orqanizmlər bir sıra qiymətli maddələrin məsələn, polisaxaridlərin, enzimlərin, koenzimlərin, mikotoksinlərin, vitaminlərin, üzvi turşuların, karatinoidlərin və bir sıra digər birləşmələrin sintezi üçün zox əhəmiyyətlidir. Gen mühəndisliyi yolu ilə insulin, interferon və heteroloji zülalların biotexnoloji istehsalında maya gübələkləri əsas obyekt kimi istifadə olunur.

Təbii ekosistemlərdə maya gübələklərinin rolu tamamilə fərqlidir. Onlar əsasən bitkilərin səthində zişansız komensal kimi fəaliyyət güstəirlər. Bununla belə onların insanlar üçün patogen nümayəndələri də vardır. Onların bəziləri dəridə, bədən boşlugunda kandidoz xəstəliyini törədirlər. Bəziləri isə insan orqanizmində kriptokokkuz deyilən sinir sistemi xəstəliyinin təhlükəli törədiciləridir. Maya gübələkləri təbiətdə əsasən saprotrof həyat tərzi sürür, bitkilərin fillosferində və cansız bitki qalıqlarında rast gəlinir. Buradan da onlar torpağa keçə bilirlər. Yuxarıda deyilənlərdən sürəngür ki, maya gübələklərinin ekoloji funksiyalarının başa düşülməsi üçün hər bir növün həyat siklinin tam üyrənilməsi vacibdir. Xüsusi funksiyalı «torpaq» maya gübələkləri tapılmışdır ki, bunlar torpaq strukturunun əmələ gəlməsində mühüm rol oynayrlar.

Maya gübələklərinin üyrənilməsi xüsusi bir elmi sahəyə zəvrilmiş və bu sahə zimologiya adlanır. Zimologiya – maya gübələklərinin həyat fəaliyyəti, morfologiyası, sitologiyası, zoxalma şsulları, həyat sikli, fiziologiyası, biokimyası, ekologiyası, coğrafiyası, taksonomiyası və tətbiq sahələrindən bəhs edən bir elim sahəsi olub böyük gələcəyə malikdir.

I FƏSİL

MAYA GÖBƏLƏYİ HÜCEYRƏSİNİN QURULUŞU VƏ KİMYƏVİ TƏRKİBİ

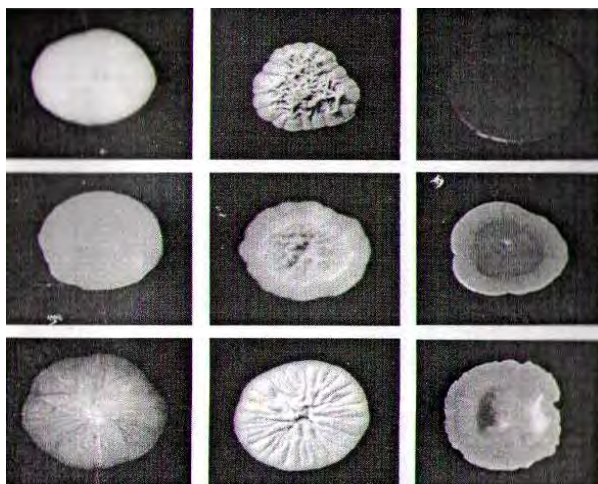
1.1. Maya göbələklərinin morfolojiyası

Maya göbələklərinin morfolojiyasının xarakteristikası zamanı adətən makro – və mikromorfoloji əlamətlər ayırd edilir. Birincisi vizual olaraq, ikincisi isə mikroskopun küməyilə üyrənilir. Makromorfolojiyaya kultural əlamətlər daxildir. Bu əlamətlər kulturaların duru və bərk qidalı mğhitlərdə böyügməsi ilə xarakterizə olunur. Makromorfoloji xəsusyyətlər dəyişkəndir və qidalı mğhitin tərkibindən, becərmə şəraitindən zox asılıdır. Ona görə də becərməyə təsir göstərən amillər maya göbələklərin sistematikasında məhdudlaşdırıcı mənə kəsb edir. Buna baxmayaraq maya göbələklərinin bir zox nüvləri zəp aqarlı mğhətdə böygmə xarakterinə görə fərqlənirlər, bəziləri qıqant koloniyalar şəklində böygyərlər (şək. 1). Bu da onların praktik olaraq tez identifikasiya olunmasına imkan verir.

Bərk qidalı mğhitlərdə bitən maya göbələyi kulturaları koloniyalar əmələ gətirirlər. Bu koloniyalar konsistensiyasına görə ən zox pastaşəkili, həmzinin selikli, zəp aqarlı mğhitdə bəzən də sınaq şüşəsinin dibinə axan yapışqanlı, üzlğ, ovulan dəri şəklində olurlar. Selikli inkişaf bir zox anamorf bazidiomisetli *Gyptococcus*, *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* cinslərindən olan maya göbələkləri ğzğn xarakterikdir. Qeyd olunan maya göbələkləri hğceyrəxarici polisaxaridlərin aktiv produsentləri hesab olunurlar. Eyni zamanda askomisetli *Lipomyces* cinsindən olan maya göbələkləri də ekzopolisaxaridləri aktiv sintez edə bilirlər.

Əksər askomisetli maya göbələklərinin koloniyaları pastaşəkili və quru olub, zəp aqarlı mğhitdə sınaq şüşəsinin dibinə axmır. Həm birhğceyrəli, həm də miselium əmələ gətirən mayayabənzər göbələklər ğzğn kənarı tğkcğklğ koloniyalar xarakterikdir ki, bu da işıqda adi güzlə aydın ğürğnğr.

Bir zox maya gübələklərində cavan koloniyalar ağ, yaşlaşdıqca zox vaxt krem rəngli və ya yüngül qəhvəyi rəngli olur. Bəzi askosporlu maya gübələklərində, məsələn, *Nadsonia* və ya *Lipomyces* cinslərinin nüvlərində koloniyalar zox spor əmələ gətirən zaman tündləşir və şokolad rəngli olur. Bir zoxlarında koloniyaları müxtəlif rənglərə boyayan pigmentlər əmələ gəlir. Karotinoid pigmentlərin əmələ gəlməsi koloniyalara qırmızı, zəhrayı, narıncı və ya sarı rənglər verir ki, bu da *Rhodotorula*, *Sporobolomyces*, *Cystofilobasidium* cinsindən olan bazidiomisetli maya gübələkləri üçün xarakterikdir. Askomisetlərə aid olan *Metschnikovia pulcherrima* nüvə qidalı mühitə diffuz edən qırmızı – albalı rəngli pigment (pulxerrimin) əmələ gətirir. “Qara maya gübələkləri” adlananlar melaninə bənzər pigmentlərin hesabına qara rəngli koloniyalar əmələ gətirirlər.



Şəkil 1. Səmənilə – aqar qidalı mühitində müxtəlif növ maya gübələklərinin qıqant koloniyaları

Duru qidalı mühitlərdə inkişaf zamanı maya gübələkləri bulanıqlıq, zükəntə və qidalı mühitə səthində nazik pərdə

əmələ gətirirlər. Sonuncu halda sınaq şüşəsinin divarında həlqə əmələ gəlir.

Maya gübələklərinin mikromorfoloji əlamətlərinə onların forması, ülzğsğ, eləcə də qeyri – cinsi və ya vegetativ zoxalma zamanı əmələ gətirdikləri strukturlar daxildir. *Saccharomyces cerevisiae* nüvğnğn hğceyrələri yumru, yumurtaşəkilli və ya ellipsformalı olur. Ülzğsğ: eninə 2,5 – 10 mkm, uzununa isə 4,5 – 20 mkm - ə qədər zadır.

Hğceyrələrinin bülğnməsi zamanı tumurcuqların yaranması maya gübələyi populyasiyasının spesifik xğsusiyətlərindən hesab olunur. Belə ki, qız hğceyrəsi kizik tumurcuq şəklində əmələ gəlir və bir hğceyrə sikli ərzində büyyğğr. Büyyğmə, ana hğceyrə ülzğsğnə zatana qədər davam edir. Büyyğmə əsasən tumurcuqların formalaşması zamanı baş verir. Nəticədə tumurcuq ayrılan zaman yetkin hğceyrə boyda olur.

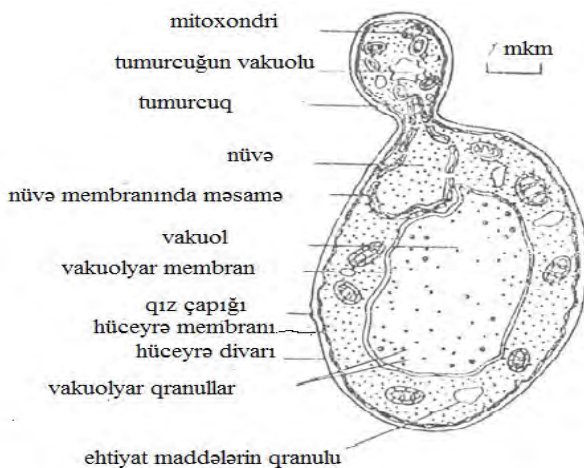
Hğceyrələr bülğnmə prosesindən sonra ayrıla bilir, lakin zox vaxt ayrılmazdan əvvəl bülğnmənin yeni sikli başlayır. Bunun nəticəsində də bir – birinə mexaniki olaraq yapışmış hğceyrə qrupları əmələ gəlir. Yeni hğceyrənin ana hğceyrədən ayrılmasından sonra onların birləşdiyi yerdə izlər qalır ki, ana hğceyrədə bu izlərə qız zapıqları deyilir. Lakin, qız hğceyrədə isə bu izlər doğum zapığı adlanır.

Bu zapıqlar adi mikroskopda gürğnmğğr, lakin onları flğoresent rəngləyicilərlə rənglədikdən sonra flğoresent mikroskopun küməyilə gürmək mğmkğndğğr. Qız və doğum zapıqları həmzinin skanedici elektron mikroskopu altında da yaxşı gürğnğğr. *Shccaromyces cerevisiae* – nın hğceyrə divarının eyni yerində hez vaxt ikinci tumurcuq əmələ gəlmir. Beləliklə, hər dəfə tumurcuq ana hğceyrənin divarında ayrıldıqdan sonra yeni qız zapığı qoyur. Bu zapıqların sayını hesablamaqla, həmin hğceyrənin nezdə dəfə tumurcuq əmələ gətirməsini mğəyyən etmək olur. Buna əsasən hğceyrənin yaşını da mğəyyən etmək olar. Qeyid etmək lazımdır ki, hər hansı bir maya gübələyi populyasiyasının 50% - i son bülğnmə aktı zamanı əmələ gələn

hüceyrələrdən ibarət olur. Ona görə də belə hüceyrələrin səthində yalnız bir doğum zapığı mövcud olur və bir dənə də olsun qız zapığı müşahidə olunmur. Qalan 50% hüceyrələrdən, 25% - i bir qız zapığına, 12,5% - i iki, 12,5% - i isə ikidən zox qız zapıqlarına malik ola bilər. Bəzi şamlarda hüceyrələr duru qidalı mğhətdə zoxalma zamanı bir – birinə yapışib yığıntılar əmələ gətirirlər. Bu yığıntılar qabın dibinə zükğr. Flokulyasiya adlanan bu hadisə pivə istehsalında vacib əhəmiyyət kəsb edir.

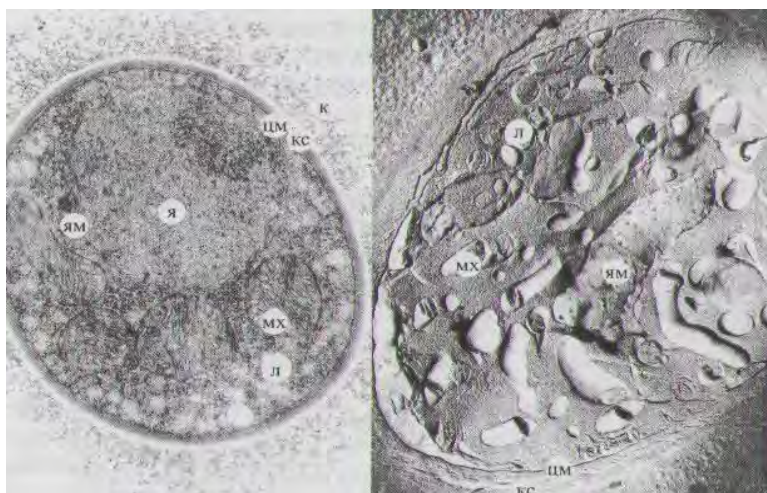
1.2. Maya gübələyi hüceyrəsinin quruluşu

Maya gübələklərinin hüceyrəsi (şək. 2) eukariot hüceyrələrə aid olan bətgən əsas strukturlara malikdir və gübələklərə xas olan bətgən xüsusiyyətləri üzəndə əks etdirir. Hüceyrələr həm bitki, həm də heyvani hüceyrələrin bəzi xüsusiyyətlərinə malikdir. Belə ki, bunlar bitkilərdə olduğu kimi rigid hüceyrə divarına malikdirlər. Lakin, onların hüceyrəsində xloroplastlar yoxdur və heyvanlarda olduğu kimi qlikogen toplanır, metabolizm məhsulu kimi sidik züvhəri əmələ gəlir.



Şəkil 2. Tipik maya gübələyi hüceyrəsinin kəsiyində onun əsas komponentləri və onların yerləşməsi

Adi mikroskopda rənglənməmiş həcyrələrdə demək olar ki, onların strukturuna aid hez nə ayırd etmək olmur. Lakin spesifik rəngləyicilər istifadə etməklə mğəyyən məlumatlar əldə etmək olur. Elektron mikroskopun yaranması ilə maya gübələyi həcyrəsinin strukturu aydınlaşdırıldı. Tipik maya gübələyi həcyrəsinin xarakterik gürgnğşü şək. 3 – də göstərilmişdir. Buradan gürgnğr ki, həcyrə qalın divarla əhatə olumuşdur. İçərisində həcyrənin orqanelləri ayırd edilir: plazmollema, nğvə, mitoxondrilər, endoplazmatik retikulum, vakuollar, qabarcıqlar və granulalar.



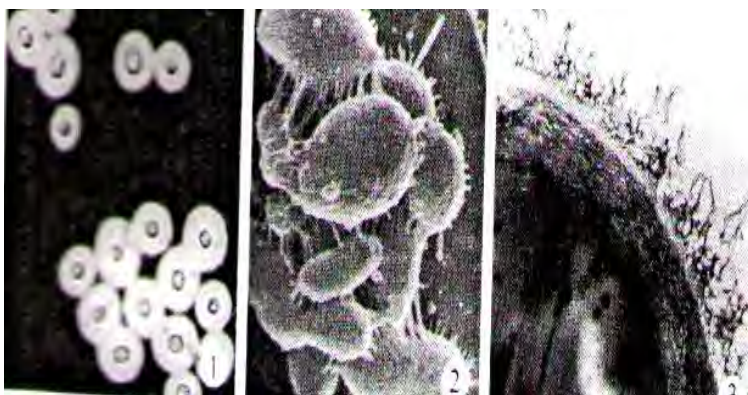
Şəkil 3. Elektron mikroskopunda maya gübələyi həcyrəsinin quruluşu : цм – (sitoplazmatik membra), кс – (həcyrə divarı), к – (kapsula), я – (nğvə), ям – (nğvə membranı), мх (mitoxondrilər), л – (lipidlər)

İkiqat membranlı nğvə, mitoxondrilər, endoplazmatik retikulum kimi strukturlar həcyrə siklinin bğtğn mərhələlərində maya gübələyi həcyrələrinin hamısında rast gəlinir. Bğtüvlğkdə isə həcyrənin yaşıdan, xarici şəraitdən, ontogenezin

mərhələlərindən asılı olaraq həcyrənin ultrastruktur siklində və ayrı – ayrı orqanellərin quruluşunda zox az fərqlər müşahidə olunur. Qeyd etmək lazımdır ki, bu gübələklərin sitologiyasına dair bir zox məlumatlar *Saccharomyces cerevisiae* və askomisetlərə aid olan digər nüvlərin üyrənilməsi zamanı əldə olunmuşdur. Digər nüvlərdə sitoloji quruluşun detalları bir qədər fərqli xüsusiyyətlərlə xarakterizə olunur.

1.2.1. Kapsula

Maya gübələyinin bir zox nüvləri həcyrə divarı ətrafında (xaricdə) selik şəklində polisaxarid qatı əmələ gətirirlər ki, buna kapsula deyilir. Şəffaf kapsulanı işıq mikroskopu altında preparatın rənglənməsindən sonra gürmək olur. Bu halda kapsula tğnd fonda həcyrə ətrafında azıq rəngli haşiyə şəklində gürgnğr. Elektron mikroskopu gğzğn preparatların hazırlanması zamanı kapsula quruyur və deformasiyaya məruz qalır (şək. 4). Kapsula əsasən bərk qidalı mğğğtğn səthində əmələ gəlir və qalınlığı həcyrənin diametrindən 2 – 3 dəfə zox olur.



Şəkil. 4. Mğxtəlif mikroskoplama gğsulu ilə alınmış maya gübələyi kapsulasının gğrğnğşğ: 1 – işıq mikroskopunda, rənglənmış preparat; 2 – skanedici elektron mikroskopunda; 3 – transmission elektron mikroskopunda

Kapsulanın ülzğsğ həm maya gübələyi hğceyrəsinin ülzğsğndən və həm də yaşadığı mğhit şəraitindən asılıdır.

Hğceyrəxarici polisaxaridlər gübələyin nüvğndən asılı olaraq mğxtəlif olur və aşağıdakı qruplara aid edilir:

1. Fosfomannanlar – *Pichia* cinsindən olan bəzi askomisetli maya gübələklərində sintez olunur və hğceyrə divarının səthində nazik qat əmələ gətirir. Bu birləşmələr oliqosaxarid zəncirlərə malikdir və α (1 – 3) mannozadan təşkil olunmuşdur. Bunlar isə üz aralarında fosfoefir əlaqələri ilə birləşirlər.

2. α – Qlğkanlar – Mayayabənzər *Aureobasidium pullulans* gübələyi tərəfindən sintez olunur. Bu, maltotrioz blokların üz aralarında α (1 – 6) qlikozid əlaqəsi ilə birləşməsindən əmələ gələn polimerdir.

3. β – Mannanlar – *Rhodotorula* və *Sporobolomyces* cinslərindən olan piqmentli maya gübələklərində rast gəlinir. Onlar β (1 – 3) və β (1 – 4) əlaqələri ilə nüvbələşən dğzxtəli mannoza polimerlərindən ibarətdir.

4. Heteropolisaxaridlər – *Cryptococcus* cinsli bazidiomiset affinitetinə daxil olan natamam gübələklər və həmzinin də askosporlu *Lipomyces* cinsindən olan maya gübələklər ğzn xarakterikdir. Kriptokokkların və lipomycetlərin heteropolisaxaridləri üz tərkib və quruluşuna görə zox mğxtəlifdir. Adətən onlar şaxələnmiş struktura malikdir və qlğkuron turşusunun qalığndan, qalaktoza, qlğkoza, mannoza, ksiloza, fukozadan ibarət olur. Bəzi nüvlərin kapsula polisaxaridinin tərkibinə uron turşuları da daxildir.

Kapsulanın funksiyası zox şaxəlidir. Kapsula hğceyrənin bərk substratın səthinə birləşməsinə kümək edir, xğsusi hğceyrə arası mğhit yaradır və hğceyrənin susuzlaşmasının qarşısını alır. Kapsulanın hğceyrənin qidalanmasında rolu böyğkdğr. Bir tərəfdən, hğceyrə üz kapsulasında olan polisaxaridləri ehtiyat qida mənbəyi kimi istifadə edir, digər tərəfdən, kapsulanın polisaxarid seliyi hğceyrə tərəfindən istifadə olunan qidalı maddələrin adsorbsiyasını həyata keçirir. Təbii mğhitlərdə kapsula maya

gübələyi ilə birgə fəaliyyət göstərən bakteriyaların akkumulyasiyasında da mğhgm rol oynayır.

1.2.2. Hüceyrə divarı

Maya gübələyi hğceyrəsi rigid strukturlu – hğceyrə divarı ilə əhatə olunur ki, bu da protoplastı osmotik dağılmadan qoruyur və hğceyrəyə mğəyyən forma verir. Hğceyrə divarı gübələyin quru zəkisinin 10 – 30 % - ni təşkil edir. Uzun mğddətli zəif böygmə zamanı onun miqdarı artır, sğrətli böyümədə isə – azalır. Onun qalınlığı 25 nm – ə qədər olur. Hğceyrə divarı əsasən polisaxaridlərdən təşkil olunub və digər maddələr, məsələn, zğlallar, lipidlər və digər maddələr zox azlığı təşkil edirlər. Askomisetli maya gübələklərinin hğceyrə divarlarının hidrolizatlarında 3 monosaxarid gştğnlğk təşkil edir: D – qlğkoza, D – mannoza və N – asetilqlğkozamin. Bunlardan da hğceyrə divarının əsas polimerləri olan – β qlğkan, α – mannan və xitin əmələ gəlir. Mğxtəlif maya gübələklərinin hidrolizatlarında digər monosaxaridlərə də rast gəlinir; Məsələn, askomisetli maya gübələklərində D – qalaktoza və D – qlğkoza, bazidiomisetli maya gübələklərində isə L – fruktoza və L – ksiloza müvcud olar.

Bğtğn maya gübələklərində hğceyrə divarının quruluşu hələ tam üyrənilməmişdir. *Saccharomyces cerevisiae* maya gübələyinin hğceyrə divarının quruluşu nisbətən tam üyrənilmişdir. Hğceyrə divarının əsas struktur komponenti - onun rigitliyini təmin edən β – qlğkan polisaxarididir. O, sitoplazmatik membranın ətrafında mikrofibrilyar şəbəkə yaradır. Struktur mannanoproteidlər zğlallarla kompleksdə xarici amorf qat əmələ gətirirlər. Bu iki qat yğksək tərkibli zğlallara malik aralıq qatla ayrılmışdır. Mannan zəncirlərinə adətən zğlaldakı asparagin qalıqları və ya serin qalıqları birləşir. Mannan hğceyrə tərəfindən ehtiyat karbon mənbəyi kimi də istifadə oluna bilər. Ona görə onun miqdarı mğəyyən qədər böygmə şəraitindən asılı olaraq dəyişir.

Elektron mikroskopunda hğceyrə kəsiklərinin analizi göstərir ki, askomisetli maya gübələklərinin hğceyrə divarı daxili

azıq qata, xaricdən isə nazik tğnd rəngli bərk qata malikdir ki, bu da qlğkan və mannan karkaslara uyğundur. Bazidiomisetli maya gübələklərində hğceyrə divarı əsas etibarilə mğxtəlif tip qlğkanlardan ibarətdir və kəsikdə nazik lamellyar strukturun tğnd və azıq rəngli qatlarının ardıcıl dəyişməməsi gürgnğr (şək. 5). Bu xğsusiyət natamam maya gübələklərində affinitetin mğəyyənləşməsi zamanı taksonomik mənə kəsb edir.

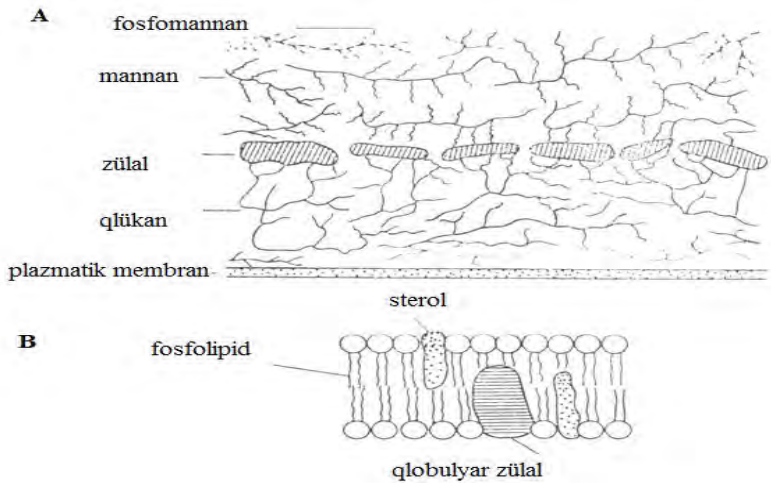
Askomisetli maya gübələklərində hğceyrə divarının qlğkan birləşmələri tənək ilbizinin hğceyrə şirəsinin təsiri altında həll olur. İlbizin hepatopankreatik sekresiyası 30 – dan zox mğxtəlif enzimlərə malikdir və tədqiqat məqsədilə maya gübələklərinin hğceyrə divarının parzalanmasında və protoplastların alınmasında istifadə olunur. Bazidiomisetli maya gübələklərində belə işlənmə zamanı protoplastlar əmələ gəlmir.

Hğceyrə divarının litik enzimlərlə işlənməsi zamanı qız hğceyrələrinin ayrılması göstərir ki, xitin, qız zapığının ətrafında halqa əmələ gətirir.

Zğlal, hğceyrə divarının quru zəkisinin 10% - ni təşkil edir. Bu zğlalin bir hissəsi hğceyrə divarında olan enzimlərdir. Maya gübələklərində belə enzimlərin bir neçəsinin, o cğmlədən invertaza, turş fosfataza, lipaza, həmçinin də qlğkanaza və mannazanın mövcudluğu sğbut olunmuşdur. Sonuncu iki enzim ola bilər ki, tumurcuqların formalaşmasına səbəb olur, hğceyrə divarının yumşalmasında iştirak edir. Bu enzimlərin bəziləri (məsələn, invertaza) mannoproteinlərdən ibarətdir və molekulun əsas hissəsi kimi 50% - ə qədər mannandan ibarətdir. Hğceyrə divarının digər zğlallarının zoxu mannanla asossiasiya olunmuş və hğceyrə divarında enzimatik deyil, struktur funksiya yerinə yetirir. Hğceyrə divarının quruluşu hələlik, tam olaraq aydınlaşdırılmayıb, lakin mğasir nəzəriyyəyə güərə ğzqatlı struktur modelinə daha zox ğstğnlğk verilir. Müvcud nəzəriyyəyə əsasən daxili qlğkan qatı, xarici mannan qatından, tərkibində yğksək miqdarda zğlal olan aralıq qatla ayrılır (şək. 6A).



Şəkil 5. Elektron mikroskopu altında maya gübələklərin həcyrə divarı: 1 – Askomisetlərin; 2 – Bazidiomisetlərin



Şəkil 6. A – maya gübələyi həcyrə divarının strukturunun sxematik təsviri; buradan gürgnğr ki, qlğkan və mannan mğxtəlif qatlarda yerləşmişdir; B – fosfolipid membranının sxematik təsviri, buna misal olaraq plazmolemma göstərilmişdir

1.2.3. Hüceyrə membranı

Hüceyrə membranı (sitoplazmatik membran və ya plazmolemma) sitoplazmanı əhatə edir, keziriciliyin baryeri rolunu oynayır və maddələrin hüceyrəyə və hüceyrədən xaricə nəqlini tənzimləyir. Bundan başqa membranın tərkibinə hüceyrə divarının biosintezində iştirak edən enzimlər də daxildir.

Elektron mikroskopu vasitəsilə hüceyrə membranının gözə qatlı struktura malik olduğu göstərilmişdir. Membran 2 qatlı fosfolipidlərdən və zəğlal molekullarından ibarətdir. Başqa süzlə, membranın quruluşu bəğğn hüceyrə membranlarının ğmumi prinsiplərinə uyğundur. Lakin, kimyəvi tərkibinə ğürə fərqlənənlər var.

Saccharomyces cerevisiae ğübələyində membranın tərkibi əsasən fosfolipidləridən, o cəğmlədən fosfatidilxolin (lesitin), fosfatidiletanolamin və fosfatidilserindən təşkil olunmuşdur. Maya ğübələklərinin membranının tərkibinə hənzinin steroid təbiətli lipidlər – erqosterol, zimosterol və başqaları daxildir. Zəğlallar əsasən maddələrin transmembran ütgəğlməsində iştirak edən enzimlərlə təmsil olunublar. Ğürğndəğyğ kimi membran 90% lipidlərdən təşkil olunmuşdur.

Sitoplazmatik membranın funksyası mğxtəlifdir: hüceyrə divarının biosintezinin tənzimlənməsi, hüceyrəyə ğzvi maddələrin və ionların nəqli, ifrazat məhsullarının və metobolitlərin hüceyrədən xaric olması.

Adətən plazmolemmaanın səthi hamar olur, lakin hüceyrənin büyğməsinin mğəyyən mərhələlərində onun ğzərində zıxıntılara rast ğəlmək olur. Plazmolemmaanın kimyəvi tərkibinin üyrənilməsi ğzğn, onu elə ğsulla ayırmaq lazımdır ki, bu zaman membranı digər hüceyrə komponentlərindən, hənzinin digər membranlardan sərbəst şəkildə almağa imkan versin. Bu ğsullardan biri protoplastların alınma ğsuldur. Protoplastlar, *Helix pomatia* ilbizinin həzm şirəsindən əldə edilən litik enzimlərin küməyilə hüceyrə divarının parzalanmasından alınır. Əğər protoplastları şəkərlərin izotonik məhlulunda saxlasaq, protoplastlar intakt olaraq qalır, lakin bir qədər durulaşdırılmış

mğhitə yerləşdirildikdə asanlıqla parzalanırlar. Plazmolemma da daxil olmaqla mğxtəlif orqanoidləri, partlamış protoplast preparatlarını ultrasentrafuqalaşdırma yolu ilə ayırmaq olur. Digər ğsul isə, ğceyrənin mexaniki yolla parzalanmasından və ğceyrə tərkibinin ğceyrə divarı fraqmentlərindən ayrılmasından ibarətdir. Plazmolemma ğceyrə divarına birləşmiş şəkildə qalır və ğceyrə divarının litik enzimlərlə işlənməsi zamanı ondan ayrılır.

Plazmolemma təxminən eyni miqdarda lipidlərdən, zğlallardan və bir qədər də karbohidratlardan ibarətdir. Lipidlər əsas etibarilə mono – və triqliseridlərdən qliserofosfatidlərdən və sterol birləşmələrindən (erqosterol və zimosteroldan) ibarətdir. Plazmolemma zğlallarının təbiəti daha az üyrənilmişdir. Lakin onların tərkibinə şəkər və amin turşularının mənimsənilməsində iştirak edən enzimlər daxildir. Fosfolipidin hər bir molekulu iki sahədən: suyu dəf edən hidrofob və suyu üzğnə zəkən hidrofil hissədən ibarətdir. Bu sahələr elə lokalizasiya olunmuşdur ki, molekulun hidrofil hissələri membranın xarici tərəfində, hidrofob hissələri isə daxili tərəfində yerləşir.

Saccharomyces serevisiae ğceyrələri anaerob şəraitdə doymamış yağ turşuları və sterolları sintez etmək qabiliyyətindən məhrum olurlar. Ona ğürə də onların anaerob şəraitdə becərilməsi zamanı mğhitə bu maddələri daxil etmək lazım gəlir. Qidalı mğhitə əlavə olunan yağ turşuları və sterollar plazmolemmanın kimyəvi tərkibinin formalaşmasına təsir ğüstərir. Membranın lipid tərkibinin dəyişilməsi ğceyrənin osmotik xassəsində, temperatura həssaslığında, ğceyrə tərəfindən həll olmuş maddələrin udulmasında əsaslı dəyişikliklər yaradır.

1.2.4. Nüvə

Maya ğübələri ğceyrəsində bülğnmə fazaları arasında həmişə yalnız bir nğvə olur. Nğvə adətən vakuolla tumurcuq arasında yerləşir və onu xğsusi rənglənmədən sonra faza – kontrastlı mikroskopda ğürmək olur. Maya ğübələri ğceyrəsinin ultranazik kəsiklərinə elektron mikroskopunda baxdıqda nğvə

bu və ya digər dərəcədə yumru orqanoid şəklində gürğng. Nğvə membranında yumru oyuqlar şəklində məsamələr var ki, bunlar da sadəcə oyuq olmayıb, nğvə məsamələrinin kompleksi hesab olunurlar. Nğvə məsamələrinin əsas funksiyası ribosom subvahidlərini sitoplazmaya nəql etməkdir. Nğvə qlafı zox funksiyalı olub, əsas etibarilə baryer rolunu oynayır.

Nğvənin tərkibi, başqa süzlə nğvə matriksi adlanır və mğrəkkəb komponentli struktura malikdir. Nğvənin əsas funksional vahidləri olan DNT molekulları, hğceyrədə əsas genetik informasiyanın daşıyıcısıdır. DNT, nğvənin əsas komponenti olan xromatinin əsas hissəsini təşkil edir. Xromatin xromosomun interfazada tam dekondensasiyası zamanı diffuz vəziyyətdə yerləşə bilir. Kondensasiya olunmuş vəziyyətdə nğvənin bülğnməsi zamanı DNT kompaktlaşır və sıx xromosom əmələ gətirir. Mğxtəlif nüv maya gübələyi hğceyrələrinin nğvəsində xromosomların sayı 2 – dən (*Candida utilis*) 16 – ə qədər (*Saccharomyces cerivisiae*) dəyişə bilir. Elektron mikroskopunda nğvə matriksində digər komponentlərdən olan nğvəciklər və mğxtəlif qranulalar gürğng. Lakin, bunlar xğsusi orqanoidlər hesab olunmur və ayrı – ayrı xromosom lokuslarının aktivlik məhsullarıdır. Nğvəciyə – ribosomal RNT – nin sintez sahəsi kimi baxılır.

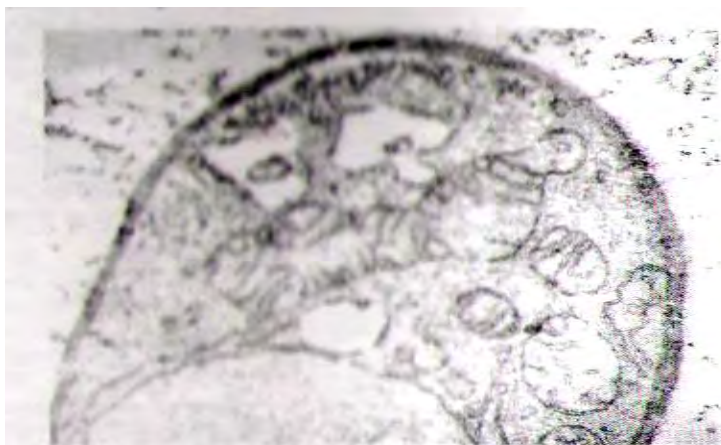
Nğvənin əsas funksiyası irsi materialın böyğk hissəsinin replikasiyası və saxlanmasıdır. Nğvədə nuklein turşularının sintezinə nəzarət yerinə yetirilir. Bundan başqa o, nukleolemmada yeni membranların formalaşmasına və bülğnməyə nəzarəti yerinə yetirir. Cinsi proses zamanı diploidləşmiş nğvə meiotik bülğnməyə keçir və cinsi spora haploid nğvələr daxil olur. Mğxtəlif nüv maya gübələklərinin vegetativ hğceyrələri cinsi siklin inkişaf xğsusiyyətindən asılı olaraq haploid və ya diploid ola bilirlər.

Maya gübələyi hğceyrəsinin tumurcuqlanma yolu ilə zoxalması zamanı nğvə adətən ana hğceyrə ilə tumurcuq arasında yerləşir. Bu zaman onun nğvə membranının bğtövlğyğ pozulmadan mitotik bülğnməsi baş verir. Bülğnmədə mərkəzi disk

adlanan sahə iştirak edir ki, bu da ikiləşir və sentriolların funksiyasını yerinə yetirir, nəticədə nəvədaxili iylər aparatını təşkil edir.

1.2.5. Mitoxondri

Aerob şəraitdə becərilən maya gübələyi hüceyrəsində mitoxondrilər elektron mikroskopu altında daha yaxşı görünür. Onlar sferik və ya zubuq şəkilli strukturlar kimi ikili membranla əhatə olunurlar (şək. 7). Bu membranlar oxşar deyil və daxili membran qırıqları (kristlər) əmələ gətirirlər. Kristlər oksidləşdirici fosforlaşmanın enzimləri ilə bilavasitə əlaqəlidir. Mitoxondrinin matriksində gəz karbonsu turşular siklinin enzimləri yerləşir. Mitoxondrinin əsas funksiyası – tənəffüs prosesində ATF sintez etməkdən ibarətdir.



Şəkil 7. Maya gübələyi hüceyrələrində mitoxondrilər

Mitoxondrilərdə xüsusi mitoxondrial DNT (m – DNT), zəhlal sintezinin bətlən aparatı, o cəmlədən matriks RNT və 70 S ribosomlar (sitoplazmada olan 80 S ribosomlardan fərqli) yerləşir. Maya gübələklərinin m – DNT – si hüceyrənin 5 – 20 – ni % təşkil edir və mitoxondrial matriksin bəzi enzimlərini

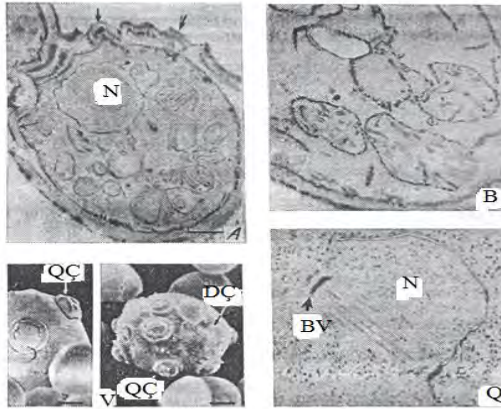
kodlaşdırır. Məsələn, sitoxrom – C – oksidazanı, ATF – aza kompleksi enzimlərini, RNT prosesinin enzimlərini güstərmək olar. Mitoxondrial matriksin digər enzimləri ona sitoplazmadan daxil olur və nəgə DNT – si ilə kodlaşdırılır. Mutasiya nəticəsində m – DNT – nin bir hissəsini və ya bəgtüv itirən hğceyrələr (petite mutantlar) bərk qidalı mğhitlərdə zox kizik (petite) koloniyalar əmələ gətirirlər. Belə ki, onların böygməsi tənəffəsgn deyil, yalnız qlikolizin hesabına baş verir.

Bir maya hğceyrəsində mitoxondrilərin sayı şəraitdən və böygmənin mğxtəlif mərhələlərindən asılı olaraq 1 – 20 arasında dəyişilir. Bir qayda olaraq hğceyrədə böyğk mitoxondrilərin sayı bir və ya iki ola bilir. Digər mitoxondrilər xırda və budaqlanmış formaya malik olur. Hğceyrənin ultranazik kəsiklərinin rekonstruksiyası göstərir ki, bəzi hallarda (tumurcuqlanmanın hazırlıq mərhələsində) hğceyrə yalnız bir dartılmış və gğclğ budaqlanmış mitoxondriyə malikdir (şək. 8). Mitoxondrilər üz – üzgnğ əmələ gətirmə qabiliyyətinə malikdirlər və hez vaxt de novo əmələ gəlmirlər.

Mitoxondri strukturunun üyrənilməsi nəticəsində mitoxondrial enzimlərin membran və membranın matriksi arasında paylanması mğəyyən edilmişdir. Ğzkarboksilli turşular siklinin enzimlərinin zox hissəsi mitoxondrinin matriksində yerləşir. Bununla bərabər, oksidləşdirici fosforlaşma və elektronların nəqlində iştirak edən enzimlər mitoxondrinin daxili membranında və həminin kristlərdə lokalizə olunurlar.

Əvvəllər hesab olunurdu ki, anaerob şəraitdə və ya katabolit repressiya şəraitində böyğyən maya gübələklərində mitoxondri yoxdur. Belə hğceyrələrdə nə mitoxondrilərin üzgnğ, nə də onlarla assosiasiya olunan bir zox enzimləri aşkar etmək mğmkğn olmamışdır. Lakin son vaxtlar dondurulmuş nğmunələr ğsulunu tətbiq etməklə məlum oldu ki, mitoxondrilərin tapılmamasına səbəb hğceyrələrin qeyri adekvat fiksə olunması olmuşdur. Lipidlər olmayan qidalı mğhitdə anaerob şəraitdə yetişdirilən hğceyrələr zox sadə mitoxondrilərə malik olurlar. Bu mitoxondrilər ikili xarici membrandan ibarət olub, kristlərə malik

deyil. Beləliklə, məlum olur ki, həcyrələrin anaerob şəraitdən aerob şəraitə küzğrğlməsi zamanı mitoxondrinin strukturunun dəyişilməsi baş verir.



Şəkil 8. Maya gübələyi həcyrəsinin elektron mikroskopunda gürğnən Ultrastrukturları: A – gğzərində qız zapıqları olan tumurcuqlanan həcyrələrin kəsiyi (oxlarla gğstərilmışdir); Nğvə (N) və büyyğən həcyrə arakəsməsi; B – zərində mitoxondrilər gürğnən aerob həcyrənin kəsiyi; V – skanedici elektron mikroskopunun küməyilə alınan maya həcyrələrinin mikro şəkilləri, burada da qız (QZ) və doğum zapıqları (DZ) gğstərilmışdir; Q – nğvənin bülğnmə mərhələlərində həcyrənin kəsiyi; mikro borucuqlu iylərin tğrəmələri (BV) gürğnğr

1.2.6. Endoplazmatik şəbəkə (və ya endoplazmatik retikulum)

Maya gübələyi həcyrəsinin daxilində membranlar sistemi vardır ki, həcyrə daxili sahəni bğlmələrə ayırır. Bu, endoplazmatik retikulum və ya endoplazmatik şəbəkə adlanır. Bu membranların bir hissəsi, digər orqanizmlərdə olduğı kimi ribosomlarla bağılıdır. Lakin endoplazmatik retikulum digər bir

hissəsi həcceyrədə başqa funksiyalar daşıya bilər. Endoplazmatik retikulumla digər orqanoid arasında əlaqə məlum deyil. Endoplazmatik retikulum həminin həcceyrədə qovucquqların əmələ gəlməsində iştirak edir. Tərkibində enzimlər olan bu qovucquq vezikula adlanır. Vezikullar vasitəsilə enzimlər həcceyrənin mğxtəlif sahələrinə məsələn, tumurcuğ əmələ gələn nəhiyyəyə zətdırılır. Endoplazmatik şəbəkə plazmolemma ilə mitoxondri membranı arasında əlaqə yaradır. Endoplazmatik retikulum bir hissəsi hamar səthə malikdir (hamar EPR), digərləri isə ribosomlarla ürtəlgə olub nahamar səthə malikdir.

1.2.7. Holci aparatı və lizosomlar

Maya gübələklərində əsl Holci aparatının olması məlum deyildir. Lakin maya gübələyi həcceyrələrində paralel yerləşən membran dəstləri (diskləri) aşkar olunmuşdur ki, bunlara **diktiosomlar** deyilir. Bu diktiosomlar Holci aparatının funksiyasını yerinə yetirirlər. Periferik sahələrdə bu disklər genişlənir və qabarcıqlarla və ya ulduz şəkilli faqosomlarla əhatə olunur. Bunlar ekskretor və sekretor funksiyalar yerinə yetirir, yeni membranların əmələ gəlməsində və böyüyən həcceyrələrin divarının formalaşmasında iştirak edirlər. Holci aparatı xğsusi vezikulyar strukturların – **lizosomların** formalaşmasının mənbəyi hesab olunur. Lizosomlar hidrolitik enzimlərə malik zox kizik ülzəlgə vakuollardır. Bunlar həcceyrənin yad maddələrdən və həcceyrənin zədələnməmiş subvahidlərinin komponentlərindən azad olunmasında bilvasitə iştirak edirlər. Lizosomların parzalanması zamanı azad olan enzimlər həcceyrənin tam lizisinə gətirib zıxara bilər. Buna gürə də onlara obrazlı şəkildə «üzlərini məhv edən torbalar» adı verilmişdir.

1.2.8. Digər sitoplazmatik strukturlar

Faza – kontrastlı mikroskopda maya gübələyi həcceyrələrində azıq, dairəvi formalı şəffaf strukturlar gürəngər. Bunlar **vakuollardır**. Adətən həcceyrədə 1 – 3 vakuol olur. Hər bir vakuol birqatlı memranla əhatə olunub və tərkibində mğxtəlif

enzimlər, polifosfatlar, lipidlər, metabolizmin kizik molekullu məhsulları (məsələn, amin turşular), metal ionları olur. Vakuollarda adətən zoxlu miqdarda kalium ionları toplanmış olur. Bəzən vakuolun izərisində broun hərəkətli danələr (qranulalar) rast gəlinir ki, bunlara “rəqs edən” danələr (qranulalar) deyilir. Bu metaxromatik qranulalara **valyutin** də deyilir. Onların tərkibində zğlal və lipidlərlə ürtğlmüş polimerləşmiş şəkildə fosfat qalıqları olur. Deməli, valyutin hğceyrədə polifosfat ehtiyatıdır. Yetkin hğceyrələrdə vakuol büyük olur. Tumurcuğun əmələ gəlməsi başlayan zaman vakuol daha xırda vakuollara bölünğr və bunlar ana hğceyrə ilə tumurcuq arasında bölüşdğrğlğr. Gələcəkdə bu xırda vakuollar yenidən qarışır, ana və qız hğceyrələrdə bir – iri vakuol əmələ gəlir.

Vakuolun funksiyası hələ dəqiq aydınlaşdırılmayıb. Vakuollar zğlların və nuklein turşularının sintezi və ya parzalanması prosesi zamanı ayrılan bəzi ehtiyat maddələrin və enzimlərin saxlanması gğzn depo (rezervnar) funksiyasını yerinə yetirirlər. Eyni zamanda vakuollar turqor təzyiqinin tənzimlənməsində iştirak edirlər. Vakuolun daxilinə maddələr 4 yolla nəql olunurlar pinositoz, ribosomal sintez prosesində nəql, passiv və aktiv diffuziya.

1.2.9. Sitoplazma

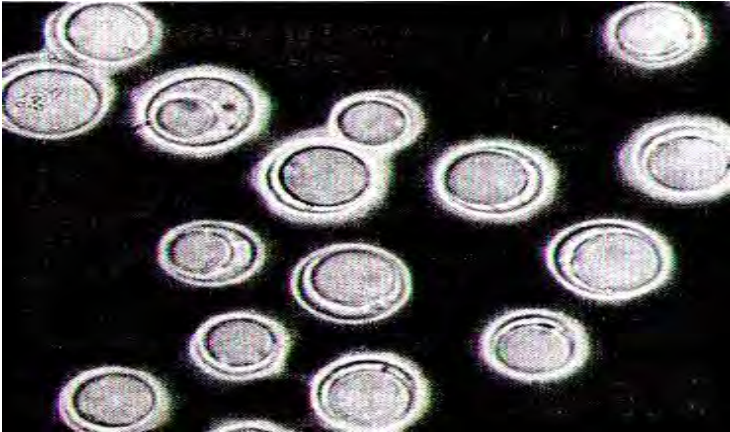
Sitoplazmanın əsas maddəsi – matriks adlanır və onun tərkibində hğceyrənin bğtğn orqanoidləri yerləşir. Matriksin tərkibində zoxlu miqdarda ribosom, polifosfatlar, ehtiyat karbohidratlar – qlikogen və treqaloza, bir zox enzimlər və siklik DNT vardır. Ribosomal RNT ribonuklein turşularının gğmumi miqdarının 85 % - ni təşkil edir. Bunların da miqdarı DNT – nin qatılığından 50 – 100 dəfə artıqdır və maya gübələyi hğceyrəsinin quru kğtləsinin 12 % - ni təşkil edir.

Sitoplazmatik matriksdə gğclğ polimerləşmiş valyutin danələri şəkildə polifosfatlara rast gəlinir. Bu, mğxtəlif metabolizm proseslərində istifadə olunan energetik materialın ehtiyatıdır.

Qlikogen maya gübələyi hğceyrəsinin əsas ehtiyat polisaxarididir və ultranazik kəsiklərdə diametri 40 nm olan xırda sferik danələrdən (qranulardan) ibarətdir. Bu danələr hğceyrələrin lyğqol məhlulu ilə işlənməsindən sonra tğnd – qonur rəngə boyanır. Qlikogen α – qlğkozadan əmələ gəlmiş zoxşaxəli polimerdir.

Hğceyrənin digər ehtiyat karbohidratı olan treqaloza membranla əhatə olunmuş xırda vezikulalarda (treqalozosomlarda) yerləşir. Bu da onu treqalaza enzimi vasitəsilə gedə bilən hidrolizdən qoruyur. Sitoplazmada treqalazadan başqa digər enzimlər də müvcuddur: maltaza, sellobiaza, laktaza, alkoholdehidrogenaza, qlikolitik yolun və pentozofosfat skilin bğtğn enzimləri.

Sitoplazmada lipid danələrinə də rast gəlinir. Bunlar endoplazmatik retikulumda sintez olunub ehtiyat qida maddəsi kimi toplanır (şək. 9).



Şəkil 9. *Lipomyces starkeyi* hğceyrələrində lipidlər

Lipidlər, fosfatlar və zğlallar birləşdikdə fosfolipid və fosfolipoproteid danələri əmələ gətirirlər. İşıq mikroskopunda hğceyrədəki lipidlər yumru və parlaq, «yağ damcıları» şəklində

gürğngrlər. Həceyrədə belə damcılar bir neçə sayda və ya bir iri qlobula şəklində toplanır. Bu qlobullar *Cryptococcus terricola* və *Lipomyces starkeyi* nüvlərində həceyrənin böyük bir hissəsini tutur.

1.3. Maya gübələyi hüceyrəsinin kimyəvi tərkibi

Maya gübələyinin həceyrə divarı amorf matriksdən ibarətdir. Matriks plastik geldən və mikrofibrildən təşkil olunub ki, bunlar da onun mühkəm (riqid) skeletini əmələ gətirir. Həceyrə divarının amorf matriksini qaynatma yolu ilə xlorid turşusu məhlulunda həll etmək olar. Qlğkandan təşkil olunmuş fibrillər, həll olmuş turşularda qaynadılma zamanı hidroqlğkana zevrilir ki, bunu da qələvilərdə həll etmək mğmkğndğr. Mikrofibrillər həceyrə divarında mğxtəlif vəziyyətlərdə olurlar. Onlar divarın səthinə paralel olaraq bğtğn istiqamətlərdə keçən şəbəkə əmələ gətirirlər. Silindrik formalı həceyrələrdə mikrofibrillər borulu şəbəkə yaradır ki, burada da onlar həceyrənin eninə mğnasibətində 90^0 – dən az olan bucaq əmələ gətirirlər.

Həceyrə divarının xloroformlu rəngləyici ilə spesifik rənglənmədən istifadə etməklə, aydınlaşdırılmışdır ki, nəinki həceyrə divarı, həmçinin onun səthində əmələ gələn zıxıntılar, septalar da fluoroxromlaşır. Rənglənmənin bu ğsulu zox incə strukturları aşkar etməyə imkan yaradır. Həceyrə divarının arxitektionik xğsusiyyətlərini nəzərə alaraq maya gübələyi həceyrələrinin dürd tipini mğəyyən etmək mğmkğn olmuşdur. Lakin tətqiq olunan maya gübələklərinin hamısında olan zapıqlar huceyrə divarının arxitektionikasına zox təsir edir.

Birinci tipə tumurcuqlanan maya gübələklərini aid edirlər. Bunlarda tumurcuqlanma zamanı iki nüv zapıq əmələ gəlir: rüşeym və ana zapığı. Zapıqda iki quruluş elementi ayırd edilir: zapığın kənarı və digər struktura malik olan tıxac.

İkinci tipə həceyrə divarında zoxsaylı zapıqlar müvcud olan maya gübələkləri aiddir. Bunlar da qız huceyrələrinin

ayrılması zamanı əmələ gəlir. Zapıqlar halqalardan ibarətdir ki, bunlar da zapıq kənarı ilə bitir.

Çzğncu tipə hğceyrə divarında struktur dəyişikliklərə malik olan maya gübələkləri aiddir. Bunlar da bülğnmə zamanı baş verir və hğceyrənin bğtğn səthinə toxunur. Bu hğceyrələrin divarında bir qayda olaraq 1 – 3 sayda zapıq əmələ gəlir.

Dürdğncğ tip, hğceyrə divarının arxitektonikasına güərə fərqlənir və silindrik formada olan maya gübələklərində müşahidə olunur. Bunlarda huceyrə divarının bğtğn səthi bülğnmə prosesində iştirak edir və qğtblərdə bir nezə qatdan ibarət zapıqlar müvcud olur.

Maya gübələyi hğceyrə divarının quruluşu haqqında bir nezə hipotez müvcuddur. Hğceyrə divarının kimyəvi tərkibi aşağıdakı kimidir: mannan (31%), qlğkan (29%), zğlal (13%), lipidlər (8-9%), qlğkozamin (1-3%). Sonuncunun bir qismi hğceyrə divarında olan xitin tərkibinə daxildir. Hğceyrənin mannan birləşmələri əsas zəncirdə mannozanın 1,6 – rabitələri ilə birləşmiş qalıqlarına malikdir ki, bunlar da $\alpha - 1,3$ və $\alpha - 1,2$ rabitələri ilə birləşmişdir. Mərkəzi zəncirdə qlğkan qlğkoza qalıqlarına $\beta - 1,6$ rabitələri ilə uzun yan zəncirlərdə isə $\beta - 1,3$ rabitələri ilə birləşmişdir. Zğlallar bğtğn amin turşu dəstinə malikdir. Hğceyrə divarının tərkibinə daxil olan heksozamin qlikoproteidlərin komponenti hesab olunur və bu aminosaxaridin təxminən 1/10 hissəsi xitin formasında olur. Lipidlərin miqdarı hğceyrənin becərilmə şəraitindən və kulturanın yaşından asılı olaraq dəyişir.

Belə hesab edilir ki, maya gübələklərinin hğceyrə divarının xarici qatı bir – biri ilə 1,6 fosfodiefir rabitələri ilə birləşmiş mannan molekulundan ibarətdir. Mannan qatı hğceyrənin səthində yerləşənə qədər qlğkonaza enzimi intakt hğceyrəyə təsir etmir. Mannan qatı bilavasitə zğlal qatına yapışır. Zğlal molekulaları isə hğceyrə divarında disulfid rabitələri ilə birləşmişdir. Bu da onların yğksək davamlılığını təmin edir və hğceyrə divarında bir sıra mannoproteid enzimlərini (invertaza, turş fosfataza) saxlamağa imkan yaradır. Bilavasitə membranla

toxunan hğceyrə divarının son qatı qlğkan qat hesab olunur ki, bu da yuxarıda adı zəkilən zğlal molekulaları ilə sıx əlaqəlidir.

Sonrakı tədqiqatlar *Saccharomyces cerevisiae* gözəndə aparılmışdır. Aşkar olunmuşdur ki, invertaza bu gübələyin intakt hğceyrələrindən tiol reagentlərlə və ya ultrasəsle işlənmə zamanı ayrılı bilir. Bu müşahidələr əsasında hesab olunur ki, invertaza hğceyrə divarı ilə kovalent rabitə vasitəsilə birləşməyib. Maya gübələklərinin bundan əvvəlki hğceyrə divarının quruluş modeli də elə buna əsaslanır.

Mğəyyənləşdirilmişdir ki, invertaza hğceyrə divarının mannan – zğlal molekulalarından ibarət olan qatını asanlıqla kezir. Bu molekulalar da bir – birinə yalnız fosfodiefir əlaqələri ilə, həmçinin disulfid əlaqələrlə də birləşirlər. Beləliklə disulfid əlaqələri parzalayan tiol reagentləri invertazanın hğceyrə divarından zıxmasına səbəb olur.

Məlumdur ki, proteaza və β – qlğkanaza maya gübələklərinin hğceyrə divarını təmamilə həll edirlər. Həmçinin göstərilmişdir ki, hğceyrə divarının lizisi xğsusi litikaza enziminin iştirakı ilə də baş verir. Bu zaman endoqlğkonaza və proteaza aktivliyi müşahidə olunur. Proteazanın təsirini bir sıra tiol reagentləri ilə əvəz etmək olur. Bu nəticələr, zğlallar hğceyrə divarında disulfid əlaqələrlə saxlanılır və endogen qlğkonazaların daxil olmasına qarşı mğdafiə qatı yaradır kimi fərziyyələri təsdiqləməyə imkan yaradır. Əldə olunan bu nəticələr həmçinin onu göstərir ki, invertaza hğceyrə divarının yuxarı qatlarında yerləşir. Lakin onun bir hissəsi qlğkan qatının altında da yerləşə bilir. Belə ki, invertaza aktivliyinə malik enzimlərin mğəyyən miqdarı yalnız endoqlğkanaza və proteazanın birlikdə təsiri zamanı ayrılır.

Maya gübələyi hğceyrə divarının quruluşunun yeni sxemi 1980 – ci ildə təklif olunmuşdur (şək. 6). Bu sxem skanedici elektron mikroskopun nəticələrinə və hğceyrələrin sitrat buferlə və helikaza enzimi ilə işlənməsi zamanı əldə olunan faktlara əsaslanır. Belə ki, hğceyrə divarlarının sitrat buferlə ekstraksiyası zamanı əldə olunan hidrolizatlarda yalnız mannoza olduğu gözənlir.

belə fərz edilir ki, hıceyrələrin xarici qatı mannandan ibarətdir və bunun da molekulu fosfodiefir əlaqələri ilə birləşmişdir. Xarici qatın mannan – protein kompleksi SH qrupuna malikdir. Bu modelə əsasən, qlıkan yalnız daxili qatda deyil, həm də mannan molekulları ilə ardıcıl olaraq əvəzlənir. Hıceyrə divarının daha dərin qatı qlıkan-xitin kompleksindən ibarətdir.

Yuxarıda baxılan hıceyrə divarının quruluş modeli bu strukturun zoxlu məsamələrə malik olmasını nəzərə almır. Halbuki həmin bu məsamələr makromolekulların və o cımlədən də enzimlərin nəql olmasına səbəb olur. Hal – hazırda hıceyrə divarının səthində məsamələrin olması tam aydınlaşdırılmayıb.

Hıceyrə divarının məsamələrinin ülzıgsıgnı üyrənilməsi ızzıgn molekullarının ülzıgsı mıxtəlif olan polietilenqlikoldan, metilamfoterin B efirindən, həmzinin mikonazoldan istifadə olunur. Son iki birləşmənin molekul zəkisi 938 və 479 – a uyğun gəlir və onlar hıceyrə divarlarının məsamələrinin ülzıgsıgnı yaxşı markerləri kimi xidmət güstərə bilirlər. Bu birləşmələrdən istifadə edərək, *Candida albicans* gübələyinin hıceyrə divarında məsamələrin miqdarı və ülzıgsıgnı mıxtəlifliyi aşkar olunmasa da, bunlar hıceyrələrin stasionar fazada xarici faktorlara qarşı davamlılığını izah edə bilir.

Yuxarıda güstərilən məlumatlar məsamələrin əmələ gəlməsinin zox labil proses olduıu haqqında olan fərziyyələri inkar etmir. Bundan başqa, məsamələrin ülzıqlərində olan dəyişiklikləri, yuxarıda adı zəkilən ınullarla həmişə mııyyəyən etmək mımkıgn olmur.

II FƏSİL

MAYA GÜBƏLƏKLƏRİNİN SİSTEMATİKASI

2.1. Maya gübələklərinin sistematikasına giriş

Maya gübələklərinin sistematikası uzun müddət miseliumlu gübələklərin sistematikasıdan asılı olmayaraq inkişaf etmişdir. Maya gübələklərinin miseliumlu gübələklərdən əsas fərqi onların identifikasiyası və klassifikasiyası üçün fizioloji və biokimyəvi əlamətlərdən geniş tətbiq edilməsi olmuşdur. XX əsrin ortalarına qədər bəzi təkhəccyrəli gübələklərə, kifayət qədər xüsusiləşmiş taksonomik qrup olan askomisetlər kimi baxılırdı. Bu nöqteyi nəzər rus alimi V.Q.Kudryavsev tərəfindən dəstəklənmişdir. O, sərbəst *Unicellomyces* sırasına təklif etmişdir. Yapon mikoloqu İsao Banno heterotalik qırmızı *Rhodotula glutinis* maya gübələyinin zoxalmasının cinsi siklini induksiya edə bilmişdir. Bununla o, maya gübələklərinin sistematikasında böyük dəyişiklik yaratdı. Onun tərəfindən müşahidə olunan həyat sikli bu maya gübələklərinin heterobazidiomisetlərə aid olduğunu göstərdi. Sonralar məlum oldu ki, maya gübələkləri arasında tamam müxtəlif taksonomik qrupun həm askomiset həm də bazidiomiset nəmayəndələri vardır. Bundan sonra maya gübələklərinin sistematikasında böyük diqqət askomiset və bazidiomiset nüvləri ayıra (fərqləndirə) bilən əlamətlərin axtarışına yönəlmişdir. Beləliklə, maya gübələklərinin sistematikasında biokimyəvi və sitoloji xüsusiyyətlərdən aktiv istifadə edilməyə başlandı.

Bioloji müxtəlifliyin üyrənilməsinin məqsir mərhələsi filogenetik sistematikanın intensiv inkişafı ilə xarakterizə olunur və orqanizmlərin tarixi inkişafının (təkamüllü) konkret yollarının rekonstruksiyasına istiqamətlənmişdir. Mikrobiologiyada filogenetik sistematika XX əsrin sonunda gəclə inkişaf etməyə başladı. Bu da rRNT – nin konservativ nukleotidlər ardıcılığının müqayisəli üyrənilməsi ilə əlaqədar olmuşdur. Maya gübələklərində bu cür sistematika əsas etibarilə rDNT – nin 600 nukleotid cığından ibarət olan 2 sahəsinin üyrənilməsinə

əsaslanır. Belə hesab olunur ki, bu sahələrin konservativliyi (sabitliyi) nəticəsində onların arasında müvcud olan fərq onların təkamülcə oxşarlığı dərəcəsini göstərir. Buna görə də maya gübələklərinin filogenetik klassifikasiyasının qurulmasında rDNT – nin nükleotidlər ardıcılığının sekvensiyası əsas metod kimi istifadə olunur.

Hal – hazırda bəzi maya gübələyi nəmayəndələrində rRNT – nin nükleotidlər ardıcılığı müəyyən edilmiş və internet şəbəkəsi ilə əldə oluna bilən kompüter bankına yerləşdirilmişdir. Bu, ribosomal genlərin təkamülü əks etdirən filogenetik ağacın qurulmasına imkan yaratdı.

r RNT – nin nükleotidlər ardıcılığının oxşarlığı əsasında maya gübələklərinin qruplaşdırılması bir zox hallarda fenotipik xüsusiyyətlərə görə qruplaşma ilə üst – üstə düşür. Maya gübələklərinin klassifikasiyasında istifadə olunan bir zox ənənəvi əlamətlər (vegetativ zoxalması, askosporların forması, şəkərlərin assimilyasiyası və qıqırtma qabiliyyəti) filogenetik qohumluğun müəyyən olunması üçün yararsız hesab olunur. rRNT (DNT) – nin sekvensiyası hal – hazırda yeni növ maya gübələklərinin aşkar olunması üçün vacib hesab olunur.

Vacib məsələdən biri maya gübələklərinin ümumi gübələklər sisteminə tutduğu yerdir. Bunlar, mərkəb quruluşu malik olan asko – və bazidiomisetlərin primitiv əjdadları hesab olunurmu? Bu sualın cavabı molekulyar filogenetik sistematikanın inkişafı nəticəsində məlum oldu. Hal –hazırda maya gübələklərinin polifiletik mənşəyə malik olması hesab olunur. Onların askomisetli və bazidiomisetli gübələklər arasında asılı olmadan əmələ gəlməsi qəbul olunur. Bazidiomisetli maya gübələklərinin aşkar olunmasından sonra, zoolojiyada maya gübələkləri haqqında taksonomik tərkibi olmayan təmiz morfoloji və ya ekomorfoloji gübələklər qrupu (həyati forma) kimi təsəvvür yarandı. Eyni zamanda maya gübələkləri yalnız bəzi gübələklərin filogenetik qruplarında rast gəlinir. Bunlar əsasən miseliumlu formada müvcuddur. Məsələn, askomisetlərə aid olan *Endomyces*, *Blastobotrys* bazidiomisetlərə aid olan *Tilletiopsis*,

Trichosporonoides cinsli gübələklərdə tumurcuqlanan təkhğceyrələr yoxdur. Tək hğceyrəli assimilyativ mərhələlərinin olmamasına baxmayaraq filogenetik cəhətdən əsl təkhğceyrəli maya gübələklərinə yaxın olduqları gəzən onlar maya gübələklərin təyinedicisinə daxil edilmişlər. Ona gürdə filogenetik sistematika nüqtəyi nəzərindən maya gübələyi anlayışını bğtövlğkdə yalnız təkhğceyrəli həyati formaya malik olan gübələklərə aid etmək dğzğən deyil.

Maya gübələklərinin sistematikas, gübələklərin gəmumi sistemində onların yerinin axtarış, aktiv olaraq davam etdirilir və bu sahədə stabil təsəvvirlər hələ də formalaşmayıb. Buna baxmayaraq zimoloqlar saxaromisetlərin ilkin təsvirlərindən maya gübələklərinin mğxtəlifliyinin öyrənilməsi istiqamətində zox büygk yol keçmişlər. Bu yolun əsas mərhələləri holland zimoloji məktəbin təyinedicilərində əks olunmuşdur.

2.2. Maya gübələklərində növ konsepsiyası

Növ anlayış, biologiyanın mğrəkkəb anlayışlardan biridir. Mikroorqanizmlərə, xğsusən də gübələklərə aid növ konsepsiyasının hazırlanması zox zətin məsələdir. Bu zətinlik onların pleomorfizmi, həyat siklinin mğrəkkəbliyi, stabil natamam formalarının olması, populyasiyada fərdin hğdudlarının qeyri – mğəyyənliyi ilə bağlıdır.

Biologiyada “növ” termini mğxtəlif mənələrdə işlənir. Bir tərəfdən, növ, klassifikasiyanın ən kizik vahidi kimi baxılır. Bunu biz mğəyyən taksonomik xğsusiyyətlərin (əlamətlərin) küməyi ilə tanıya bilirik. Mya gübələklərinin taksonomiyasında istifadə olunan bu cğr əlamətlər həmişə artır, bu da daha zox “kizik” cinsləri ayırmağa imkan yaradır. Nəticədə məlum maya gübələyi nüvlərinin sayı son illərdə bir qədər yalnız təbiətdə yeni formaların aşkar olunması hesabına deyil, həm də artıq məlum heterogen nüvlərin parzalanması hesabına da artmışdır. Nüvlər arasında sərhədlərin təyini sistematikin təcrəbəsi və intuisiyası əsasında aparılır. Buna nüvğn tipoloji konsepsiyası deyilir. Əgər bu, sistematiklər arasında razılığ əsasında aparılırsa buna

nominalistik konsepsiya deyilir. Sonuncu halda nüv –abstrakt məvhumdur və nüvğn sərhədləri şamlar arasındakı oxşarlıq səviyyəsindən irəli gələn utilitar təsəvvürlərdən qurulur.

Bununla yanaşı, biologiyada nüv haqqında başqa bir təsəvvür də mövcuddur. Bu təsəvvüərə görə nüv – bəttüv, davamlı və kifayət qədər heterogen sistemdir. Bu halda əsas diqqət nüvğn fərdləri arasındakı fərqlərə yox, ən zox diskretlik dərəcəsinə, yəni nüvlər arasında kezid formalarının olmamasına diqqət yetirilir. Bu cəğr diskretlik heyvan və bitkilərdə, yəni cinsi yolla zoxala bilən orqanizmlərdə daha zox gürgnğr. Cinsi zoxalma zamanı genlərlə mğbadilə elə bir mexanizmdən ibarətdir ki, bu mexanizm nüvğn bəttüvləyğnğ saxlayır və bu cəğr mğbadilənin olmaması isə mğxtəlifliyin diskretliyinin əmələ gəlməsinə gətirib zıxarır. Ona görə də heyvan və bitkilər gğğn nüvğn bioloji konsepsiyası uyğundur. Nüv – genetik olaraq digər nüvğn populyasiyalarından izoliasiya olunmuş və interfertilliyi (cəttləşərək zoxala bilən nəsl verən) ilə xarakterizə olunan populyasiyalar sistemidir. Mğxtəlif nüv orqanizmlər zarpazlaşa bilər, lakin bu halda əmələ gələn nəsl zoxalma qabiliyyətinə malik olmur. Bu konsepsiya cinsi zoxalmaya malik olan gübələklərə də şamil olunur. İnterfertilliyin üyrənilməsi cinsi yolla zoxala bilən maya gübələklərində nüvlərin hğdudlarının dəqiqləşdirilməsində mğhğm rol oynayır. İnterfertillik asan yoxlanılır. Heterotallik maya gübələklərinin mğxtəlif tip cəttləşməsinə malik şamlar mövcud olduğda, interfertillik asan yoxlanılır. Lakin heterotallizm, diploid mərhələdə vegetativ zoxalma, askda sporların aqlyutinasiası maya gübələyi nüvləri gğğn interfertilliyin tətbiqini zətinləşdirir. Nüvğn bioloji konsepsiyasının maya gübələklərinə tətbiqi, həmdə onunla zətinləşir ki, bunlarda cinsi zoxalma mğtləq deyil və ali heyvan və bitkilərdə olduğu kimi mğxtəlifliyin formalaşmasında mğhğm rol oynamır. Deməli, nüvğn bioloji konsepsiyası qeyri – cinsi yolla zoxalan natamam maya gübələklərinə və təkamğl prosesində cinsi zoxalma mərhələsini tamamilə itirən maya gübələklərinə tətbiq oluna bilməz. Bu cəğr maya gübələklərində nüvlərin ayrılması nominalistik xarakter daşıyır.

Molekulyar – filogenetik sistematikanın inkişafı ilə əlaqədar olaraq, son zamanlar maya gübələklərində nüvənin təbiəti haqqında təsəvvürlər dəyişilmişdir. Genosistematikanın inkişafı yeni şsulların yaranmasına və tətbiq olunmasına gətirib çıxartdı. Bu metodlara ilk nüvbədə nukleotidlər ardıcılıqlarının azılması və mğqayisəsi aiddir. Bu da nüvənin identifikasiyasında obyektiv metodların yaranmasına təkan verdi. Ün plana elementar monofiletik nüvlər konsepsiyası keçdi. Başqa süzlə, nüv olaraq elə ştamlar qrupu qəbul olunur ki, bunların tərkibində filogenetik struktur tamamilə yoxdur. Bu struktur konservativ genlərin nukleotidlərinin ardıcılıqlarının analizi əsasında gəzə çıxır. Bir zox sərbəst maya gübələyi nüvləri molekulyar – genetik nütqeyi nəzərdən yenidən baxılır. Molekulyar – genetik şsulların mğrəkkəbliyi ilə əlaqədar olaraq, zoxlu sayda ştammların kətləvi təyini tələb edən tədqiqatların aparılması zamanı dğzgğn nüv identifikasiyasında problemlər yaranır. Bununla yanaşı molekulyar genetik şsullarla nüvənin təyini ilə ənənəvi (morfoloji və fizioloji) xğsusiyyətlərə əsaslanan nüvlərin təyini arasında uyğunsuzluq problemi gəzə çıxıdı. Bu problemin həlli yaxın gələcəkdə maya gübələklərin sistematikasının inkişafını mğəyyənələşdirəcəkdir.

2.3. Maya gübələklərinin sistematikasında istifadə olunan kriteriyalar

Taksonomik əhəmiyyət daşıyan yeni metod və texnologiyaların yaranması ilə bağılı olaraq maya gübələklərinin nüvənin təyin etmək gğzğn istifadə olunan əlamətlər həmişə dəyişir və yeniləşir. Son zamanlara qədər gübələklərin sistematikası əsas etibarlı ilə pıqment əmələ gətirməyə, konidi daşıyıcılarının və sporların formasına, digər morfoloji xğsusiyyətlərə əsaslanırdı. Təkhğceyrəli gübələklər miseliumlu gübələklər kimi mğrəkkəb və rəngarəng morfolojiyaya malik deyil. Buna gürə də maya gübələklərinin nüvlərinin təyini yalnız morfoloji deyil həm də fizioloji xğsusiyyətlərə əsaslanır. Bu xğsusiyyətlər mğxtəlif karbohidratların aerob assimilyasiyası və qıcırıtma qabiliyyətidir.

Bu kriteriyalar maya gübələklərinin klassifikasiyasında və identifikasiyasında hal – hazırki düvrə kimi istifadə olunur.

Üz təbiətinə görə maya gübələklərinin sistematikasında istifadə olunan əlamətləri aşağıdakılara bölmək olar.

1. Makromorfoloji (kultural) əlamətlərə mğxtəlif qidalı mğhətlərdə ştamların böygməsinin xarakteri (məsələn, duru qidalı mğhətlərdə zükəntəngən, bulanıqlığın və səthdə nazik örtüyün əmələ gəlməsi, bərk qidalı mğhətdə nəhəng koloniyaların formalaşması və onların təsviri, meyvə cisimlərinin yaranması) daxildir.

2. Mikromorfoloji əlamətlərə hğceyrənin morfologiyası (formasını və ülzəş, kanidiogenezin tipi, miseliumun quruluşu, qeyri – cinsi sporların formalaşması və cinsi zoxtalma şsulu) aiddir.

3. Sitoloji əlamətlərə hğceyrənin və hğceyrə orqanoidlərinin quruluşunun xğsusiyyətləri, məsələn, hğceyrə divarının quruluşu, miseliumdakı arakəsmələrin (septlərin) quruluşu və s. aiddir.

4. Fizioloji əlamətlərə qidalanma tipi və mğxtəlif şəraitlərdə böygmə qabiliyyəti (Bunlara qıcqırma türətmə qabiliyyəti, mğxtəlif karbon mənbələrinin aerob assimiliyaya etməsi, pH – ın mğxtəlif qiymətlərində, osmatik təzyiqdə, mğxtəlif temperaturda böygmə qabiliyyəti və mğxtəlif ingibitorlara davamlılığı) daxildir.

5. Biokimyəvi əlamətlərə hğceyrənin və onun komponentlərinin kimyəvi tərkibi, enzimlərin, spesifik metabolitlərin, hğceyrə xarici məhsulların əmələ gəlməsi, hğceyrəxarici polisaxaridlərin monosaxarid tərkibi daxildir.

6. Genetik əlamətlərə genomun xarakteristikası (Genetik əlamətlərin arsenalı, DNT – nin nukleotid tərkibi, mğxtəlif nüvlərdə DNT – nin homolojiya dərəcəsi, genomda unikal nukleotid ardıcılıqlarının, mğəyyən genlərdə nukleotid ardıcılığının təyini) aiddir.

7. Ekoloji əlamətlərə təbii yaşama yerlərində nüvənin yayılma xarakteri, müxtəlif ekoloji faktorlara rezistentliyi və həssaslığı, patogenliyi daxildir.

Bütün bu əlamətlərin özə çıxarılması özünə standart metod və qismlər hazırlanmış və müvafiq təyinedicilərdə verilmişdir.

2.4. Anamorf maya gübələklərin sistematikasının xüsusiyyətləri

Askomisetli və bazidiomisetli gübələkləri cinsi zoxalmanın xarakterinə görə: askomisetlərdə endogen sporların, bazidiomisetlərdə isə ekzogen sporların formalaşmasına görə ayırd etmək olar. Maya gübələklərin cinsi zoxalaması zamanı da analogi strukturlar əmələ gəlir. Anamorf maya gübələklərin həyat siklinə cinsi zoxalma mərhələsi olmadığı üçün onların təsnifatında müəyyən qeyri – müəyyənlik yaranır. Formal olaraq bu cür gübələkləri *Deuteromycota* adlanan şöbəyə aid edirlər. Bu gübələklər askomisetlərin və ya bazidiomisetlərin yalnız qeyri – cinsi həyat siklinə malik nəmayəndələrinə tam bənzəyirlər. Bu maya gübələklərində cinsi zoxalma müxtəlif səbəblərə görə olmaya bilər. Birincisi, bir zox maya gübələkləri heterotallıqdır və onlarda cinsi prosesi həyata keçmək üçün müxtəlif tip cütləşmə ştamları lazımdır. Bir tip cütləşməyə malik olan kulturalarda cinsi zoxalma mümkün olmur. İkincisi, cinsi proses yalnız müəyyən şəraitlərdə (məsələn, müəyyən kimyəvi amillərin olması zamanı) baş verə bilər. Bu amillər laboratoriyaya şəraitində olmaya bilər. Nəhayət, bir zox nüvlərdə cinsi zoxalma qabiliyyəti təkamül prosesində ola bilsin ki, tamamilə itib.

Morfoloji və fizioloji əlamətlərin cəmi əsasında askomisetli və bazidiomisetli maya gübələklərini anamorf vəziyyətdə fərqləndirmək mümkün deyil. Buna görə natamam maya gübələklərin bəzi böyük cinsləri sırasına askomisetlərin və bazidiomisetlərin anamorfları daxil edilmişdir. Bu, ilk nüvbədə 1923 – cü ildə tapılan *Candida* cinsinə aiddir. 1970 – ci ildə maya gübələklərinin tam təyinedicisi hazırlanmışdır. Bu təyinedicidə

Candida cinsinə 81 nüv daxil edilmişdir və o, maya gübələkləri arasında ən zox nüvə olan cinsdir.

Nüvlərin sayına görə maya gübələkləri izərisində ikinci yeri 1895 – ci ildən müvcud olan *Torulopsis* cinsi tutur. Bu gübələklər yalnız bir əlamətə görə - arakəsməli substrat miseliumu və ya psevdomiseliumu əmələ gətirə bilmədiklərinə görə *Candida* cinsli gübələklərdən fərqlənilir. Lakin təsvir olunmuş nüvlərin müxtəlifliyindən aydın olmuşdur ki, psevdomiselium əmələ gətirmə qabiliyyəti etibarsız əlamətdir. Belə ki, ştamdan və becərmə şəraitindən asılı olaraq bu əlamət dəyişə bilər. Buna görə də 1978 –ci ildə *Candida* və *Torulopsis* cislərini bir cinsdə birləşdirmək təklif olunmuşdu. Nəticədə *Candida* cinsinə 196 nüv daxil edilmişdir.

Candida cinsinə daxil olan bəzi nüvlərin cinsi zoxalması tapıldıqdan sonra bu cinsin polifiletik olduğu məlum oldu. Nəticədə *Candida* cinsinin bəzi nüvlərinin cinsi zoxalması məlum oldu və aşağıdakı anamorf – teleomorf cütlər yarandı: *Candida famata* – *Debaromyces hansenii*, *Candida pulcherrima* – *Metschnikowia pulcherrima*, *Candida robusta* – *Saccharomyces cerevisiae*. 1966 – cı ildə Yeni Zelandiyalı tədqiqatçı Dimenna *Candida* cinsinin 3 yeni nüvəni aşkar etmişdir. *Candida gelida*, *Candida nivalis*, *Candida frigida*. Bu nüvlər onun tərəfindən Antarktik torpaqlardan ayrılmışdı. Cəmi bir nezə il sonra bu maya gübələklərində cinsi mərhələ aşkar edilmiş və onların bazidili gübələklərə aid olduğu sübut edilmişdir. Beləliklə, natamam maya gübələklərini birləşdirən *Candida* cinsi həm askomiset, həm də bazidiomisetlərin anamorfalarını üzündə birləşdirir.

Candida kimi zoxnüvlə maya gübələyi cinsinin polifiletik olduğu sübut olunduqdan sonra zimologiyada askomisetlərin və bazidiomisetlərin anamorfalarını differensiasiya edə bilən əlamətlərin axtarışına başlandı. Hal – hazırda maya gübələklərinin sistematikasındakı affinitetin bu cür əlamətləri istifadə olunur (cədl. 1).

Bu əlamətlər hesabına bəzi maya gübələklərini teleomorf və ya anamorf vəziyyətindən asılı olmayaraq dəqiq 2 qrupa

askomisetli və bazidiomisetli maya gübələklərinə ayırmaq mümkündür. Demək olar ki, rRNT sekvensiya metodunun sistematikada tətbiqi natamam maya gübələklərinin affinitətinin müəyyənəlməsi problemini həll etdi.

Cədvəl 1

Askomisetli və bazidiomisetli maya gübələklərini fərqləndirən əlamətlər

Əlamətlər	Maya gübələkləri	
	Askomisetli	Bazidiomisetli
1. Karatinoidlərin sintezi	sintez etmir	bəziləri sintez edir
2. DNT-də QS-nin miqdar mol %	50 (26 – 48)	50 (44 – 70)
3. Həceyrə divarının ultrastrukturunu	qatlı	lamelyar
4. Konidiogenezin tipi	holoblastik	Enteroblastik
5. Septumlu məsamələrin strukturu	parentosomsuz, sadə septum	parentosomlu, mürəkkəb septum
6. Həceyrə divarının Ekzo-1,3 – qlükanaza ilə lizisi	protoplastlar əmələ gətirirlər	protoplastlar əmələ gətirmirlər
7. Q kofermentinin tipi	6 – 7	8 – 9
8. DNT – aza aktivliyi	var	Yoxdur
9. Lipidlərdə palmitin turşusu	zoxdur	Yoxdur
10. Həceyrə hidrolizatında olan sərəklər	qlükoza, mannoza, qlükozamin	qlükoza, qlükozamin, fruktoza
11. Koloniyanın diazogüyü ilə rənglənməsi	rənglənmir	tünd qırmızı rəngə boyanır
12. Ureaza testi	mənfi	müsbət

III FƏSİL

MAYA GÜBƏLƏKLƏRİNİN TƏSNİFATI

Bu bülmdə daha zox yayılmış maya gübələyi cinslərinin qısa xarakteristikası verilmişdir. Bunlardan bəziləri məsələn, *Saccharomyces*, *Candida*, *Cryptococcus* cinsləri artıq uzun tarixə malikdir. Son illər ərzində bu cinslərin həcmi və tərkibi mğəyyən qədər, istifadə olunan əlamətlərdən asılı olaraq, dəyişilməsinə baxmayaraq bunlar maya gübələyi sistemində üz təsdiqini tapmış ğmumi qəbul edilmiş cinslərdir. Digərləri yalnız son illər aşkar olunmuşdur ki, bunlar da bir nezə ştamların üyrənilməsinə əsaslanır və istisna deyil ki, gələcəkdə digər nüvələrlə birləşmiş şəkildə olacaq. Belə cinslərin zəif üyrənilməsinə baxmayaraq, mğasir təsəvvürlərə görə onlar mğxtəlif gübələklər olduğu hesab olunur. Maya gübələklərinin təsnifatı fəsilə və sıra səviyyəsində zox zəif işlənmişdir. Aşağıda güstərilən təsnifat 2000 – ci ilə qədər müvcud olan son məlumatlar əsasında gütgürlmüşdür.

3.1. Askomisetli maya gübələkləri

Ənənəvi olaraq bğtğn askomisetli gübələkləri 2 taksonomik sinifə bülmüşdğr: *Hemiascomycetes* (zılpaq kisəliklər) və *Euascomycetes* (əsl askomisetlər). Birincilər, meyvə cisimi əmələ gətirmir və asklar (kisələr) bilavasitə miselium ğzərində və ya tək hğceyrələr şəkildə yerləşir. Euaskomisetlər bəzi istisnalar olmaqla adətən askları xğsusi meyvə cisimlərinin izərisində və ya səthində əmələ gətirirlər. Əvvələr bğtğn askomisetli maya gübələkləri sərbəst *Endomycetalis* sırası kimi *Hemiascomycetes* sinifinə daxil edilirdi. Əsl maya gübələklərindən başqa endomisetlərə bəzi zılpaq kisəli gübələklər də aid edilmişdi. Sonralar endomisetli maya gübələklərinin fəsilələrə və cinslərə bülğnməsi hər şeydən əvvəl onların vegetativ və cinsi zoxalma tiplərinə, askosporların formasına görə aparılırdı. Məsələn, *Schizosaccharomyces* cinsinə aid olan maya gübələkləri bülğnmə yolu ilə zoxaldıqlarına görə ayrılırlar.

Hanseniaspora, *Nadsonia*, *Saccharomycodes* cinsləri geniş səthdə bipolyar tumurcuqlanma ilə sevilirlər. *Saccharomyces*, *Pichia*, *Metschnikowia*, *Meilliopsis* cinsləri şarşəkilli, papaşəkilli, iynəşəkilli, saturnşəkilli askosporlar əmələ gətirməklə xarakterizə olunurlar.

Endomisetli maya gübələklərindən başqa hemiaskomisetlərə formal olaraq *Taphrinales* sırasına aid olan gübələkləri də aid etmişlər. Bu sıranın bəzi nıgmayəndələri bitkilərin obliqat parazitləridir ki, bunlar da askları meyvə cismiciklərində deyil, sahib bitkinin kutikulası altında bərk qatda əmələ gətirirlər. Bunların bəzi nüvlərinin askosporları tumurcuqlanma qabiliyyətinə malikdir və saprotrof maya gübələyi fazasını əmələ gətirirlər. Lakin, *Taphrinales* sırasının nıgmayəndələri digər hemiaskomisetlərdən mıgəyyən qədər onunla fərqlənirlər ki, onların inkişaf siklinə dikariotik faza bazidiomisetlərdə olduıu kimi ıstınlıq təşkil edir. Fitopatogen gübələk olan *Protomyces* cinsinin nıgmayəndələri də tafrinlərə zox yaxın olub saprotrof maya gübələyi fazasını əmələ gətirmək qabiliyyətinə malikdirlər.

Euaskomisetli gübələklər arasında təkhıceyrəli formada vegetativ zoxalmaya malik olma qabiliyyəti zox az rast gəlinir. Daha zox “qara maya gübələkləri” adlanan formalar məlumdur ki, bunlarda milanoid piqmentlərin toplanması müşahidə olunur və koloniyaları qara rəngdə olur.

Taksonomik praktikaya biokimyəvi və molekulyar bioloıi ırsulların daxil edilməsi, xısusəndə son vaxtlar rRNT – nin nukleotidlər ardıcılııına gürə aparılan analizlər, askomisetli maya gübələklərin filogenetik təsnifatı haqqında təsəvvırləri mıgəyyən qədər dəyişdi. Bu tədqiqatlar askomisetlərin iki əsas filetik qrupa bülınməsini təsdiqlədi: hemiaskomisetlər və euaskomisetlər. Bununla yanaşı, mıgəyyən olunmuşdur ki, *Schizosaccharomyces* cinsinin nıgmayəndələri rRNT – nin nukleotidlər ardıcılııına gürə *Taphrinales* sırasına daha yaxındır və onlar bu yerdə maya gübələklərinin əcdadları hesab olunan qrupu əmələ gətirirlər. Bu qrup gübələklər arxiaskomisetlər

(qədim askomisetlər) adlandırılmışdır. Beləliklə, bətgün askomisetli maya gübələkləri hal – hazırkı dövrdə 3 sinifə ayrılır: *Archiascomycetes*, *Hemiascomycetes*, *Euscomycetes* (cədv. 2).

Cədvəl 2

Askomisetli maya gübələklərin təsnifatı

Siniflər	Sıralar	Fəsilələr	Cinslər
1	2	3	4
Archiascomycetes	<i>Schizosaccharomycetales</i>		<i>Schizosaccharomyces</i>
	<i>Taphrinales</i>		<i>Taphrina</i> (Anamorf – <i>Lalaria</i>)
	<i>Protomycetales</i>		<i>Protomyces</i>
Hemiascomycetes	<i>Saccharomycetales</i>	<i>Ascoideaceae</i>	<i>Ascoidea</i>
		<i>Cephaloascaceae</i>	<i>Cephaloascus</i>
		<i>Dipodascaceae</i>	<i>Dipodascus</i> <i>Galactomyces</i> <i>Sporopachydermia</i> <i>Stephanoascus</i> <i>Wickerhamiella</i> <i>Yarrowia</i> <i>Zygoascus</i>
		<i>Endomycetaceae</i>	<i>Endomyces</i>
		<i>Eremotheciaceae</i>	<i>Eremothecium</i> <i>Coccidiascus</i>
		<i>Lipomycetaceae</i>	<i>Babjevia</i> <i>Dipodascopsis</i> <i>Lipomyces</i> <i>Zygozma</i>
		<i>Metschnikowia</i> <i>ceae</i>	<i>Clavispora</i> <i>Metschnikowia</i>

1	2	3	4
		<i>Saccharomyceta ceae</i>	<i>Arxiozyma</i> <i>Citeromyces</i> <i>Cynicomyces</i> <i>Debaryomyces</i> <i>Dekkera</i> <i>Issatchenkia</i> <i>Kluyveromyces</i> <i>Lodderomyces</i> <i>Pachysolen</i> <i>Pichia(Hasenula)</i> <i>Saccharomyces</i> <i>Saturnispora</i> <i>Torulaspora</i> <i>Williopsis</i> <i>Zygosaccharomyces</i>
		<i>Saccharomycopsi daceae</i>	<i>Hanseniaspora</i> <i>Nadsonia</i> <i>Saccharomycodes</i> <i>Wickerhamia</i>
		<i>Saccharomycopsi daceae</i>	<i>Ambrosiozyma</i> <i>Saccharomycopsis</i>
Euascomycetes			<i>Oosporidium(qara maya gübələkləri)</i> <i>Anamorfi cinslər</i> <i>Aciculoconidium</i> <i>Arxula</i> <i>Blastobotrys</i> <i>Botryozyma</i> <i>Brettanomyces</i> <i>Candida</i> <i>Geotrichum</i> <i>Kloeckera</i> <i>Myxozyma</i> <i>Schizoblastosporion</i> <i>Sympodiomyces</i> <i>Trigonopsis</i>

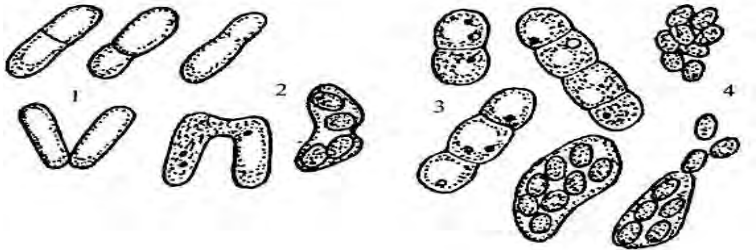
Sınıf Archiascomycetes

Archiascomysetes sinifi yapon tədqiqatçıları Nişida və Suqiyama tərəfindən 1993 – cü ildə elə qrup gübələklər üzün təklif olunmuşdur ki, bunlar həm euaskomisetlərdən həm də hemiaskomisetlərdən rRNT – nin nukleotid ardıcılığına görə kəskin fərqlənirlər. Bu sinifə *Schizosaccharomyces*, *Taphrina* və *Protomyces* cinsləri daxil edilmişdir. Bu cinsləri ribosomal genlərin oxşarlığından başqa bəzi fenotipik xüsusiyyətlər, xüsusən də inkişaf siklinə dikariotik fazanın olması birləşdirir. Bu xüsusiyyətlər daha çox tafrinlərdə və protomisetlərdə üzün biruzə verir. Ehtimal olunur ki, arxiaskomisetlər mğasir askomiset formaların əjdadlarıdır.

Sıra *Schizosaccharomycetales*

Cins *Schizosaccharomyces*

Hüceyrələri yumrudan silindrik formaya qədər dəyişir. Vegetativ zoxalma bülünmə yolu ilə gedir. Əsl hüflər formalaşma bilir ki, bunlar da artrospora zəvrilirlər. Askar kopulyasiya olunan hüceyrələrdən formalaşır. Askosporları yurru və ya ovaldır. Mğxtəlif nüvlərdə askda 4 – dən 8-ə qədər spor olur, bəzən ilkin mərhələlərdə asklardan ayrılırlar (şək. 10). Şəkərləri aktiv qıqırır. Qıqırma prosesindən sənayədə xüsusən də isti iqlimli ölkələrdə istifadə edilir.



Şəkil 10. *Schizosaccharomyces*: 1, 2 – *Schizosaccharomyces pombe*; 3, 4 – *Schizosaccharomyces actosporus*; 1 – vegetativ bülünən hüceyrələr; 2, 4 – sporlarla dolu askar

Sıralar *Taphrinales* və *Protomycetales*

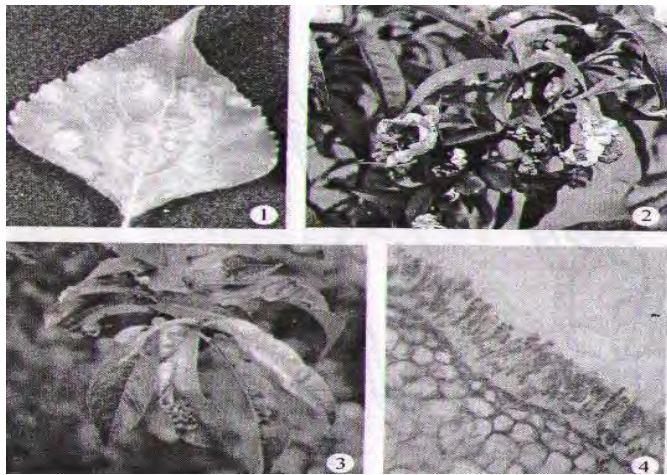
Dimorf gübələklər olub tele morf miseliumlu və anamorf maya gübələyi fazalarına malikdirlər. Miseliumlu fazada bitkilərin yğksək ixtisaslaşmış obliqat parazitləri hesab olunur. Maya gübələyi mərhələsi saprotrof olaraq qidalanır.

Cins *Taphrina*

Dikariotik arakəsməli miseliumu sahib bitkinin toxumalarında inkişaf edir. Yetkin hiqlərdə kardioqamiya baş verən iki nəvəli askogen hğceyrələr ayrılır və sonra hğceyrə uzanmağa başlayır. Bu vaxt diploid nəvə mitoz yolla bülğnğr, bir qız nəvə hğceyrənin əsasında qalır, digəri isə büyyğyən uca tərəf gedir. İki nəvə arasında arakəsmə formalaşır və yuxarıdakı hğceyrədən 8 askospor əmələ gəlir. Askılar sahib bitkinin epidermisindən yuxarıda zəpər qatı formalaşdırırlar (şək.11). Onların olması yarpaqların səthinə xarakterik mum parlaqlığı verir. Askosporlar bilavasitə askda tumurcuqlaya bilirlər. Askosporlar və ya onların tumurcuqları askda əmələ gələn uzununa kəsikdən xaricə zıxa bilirlər. Səpələnən askosporlar tumurcuqlanma yolu ilə vegetativ zoxalma qabiliyyətinə malik olurlar. Yay və payız vaxtlarında bu cğr tumurcuqlanan sporlar sahib bitkinin budaqları ğzərində mayayabənzər koloniyaları formalaşdırırlar. Bu koloniyalar bitki qabığının deşiklərində ya da zoğ pulcuqları arasında qışlayırlar. Cavan yarpaqlarda sporlar cğcərir, onları yoluxdurur və yarpaqların toxumalarında miseliumunu yenidən formalaşdırır. Nüvlərin zoxu homotallik inkişaf edir, bəziləri isə heterotallikdir. Sonuncularda dikariotik miselium yalnız hğceyrələrin bitki toxumasına konyuqasiyasından sonra inkişaf edir.

Taphrina cinsinin bəzi nüvlərinin anamorf tumurcuqlanan mərhələsi təmiz kulturalarda alınmışdır. Belə anamorflar ayrıca *Lalaria* cinsində cəmləşdirilmişdir. Laboratoriya şəraitində büyyğmə zamanı *Lalaria* cinsli nüvlər karotinoidlərin olması hesabına zəhrayı və sarımtıl koloniyalar əmələ gətirirlər.

Tumurcuqlanma holoblastikdir. Şəkərləri qıcqırtmır və hıçceyrəxarici nişastayabənzər maddələr əmələ gətirir.



Şəkil 11. *Taphrina*: 1 – mğxtəlif nüvələrlə yoluxmuş bitkilər: 1 – *T. populina* ağcaqovaq yarpağında; 2 – şaftalı yarpaqlarının buruqluğunu əmələ gətirən *T. Deformans*; 3 – gavalıda *T. Deformans*; 4 – yarpağın səthi üzərində *T. deformans* asklarının zəpər qatı

Cins *Protomyces*

Bu gübələklərin diploid miseliumlu parazit mərhələsi sahib bitkinin toxumalarında inkişaf edir. Miseliumda askogen hıçceyrələr adlanan qalın divarlı sferik strukturlar formalaşır ki, bunlarda meyoza baş verir. Əmələ gələn haploid nəvələr zoospaylı olaraq bülğnğr və asklar əmələ gətirir. Askların izərisində 50 – 200 qədər ellipsvari askasporlar olur. Askasporlar askogen hıçceyrədəki kizik dəlikdən xaric olurlar.

Askasporlar tumurcuqlama qabiliyyətinə malik olub, haploid maya gübələyi mərhələsini formalaşdırır. Əks tip cətləşməyə malik hıçceyrələr qovuşaraq diploid hala düşür. Əmələ gələn ziqotdan bitkiləri yoluxdurmaq qabiliyyətinə malik

diploid miselium inkişaf edir. Bərk qidalı mğhitlərdə böyümə zamanı karotinoid pigmentlərin hesabına narıncı, sarımtıl, zəhrayı koloniyalar əmələ gəlir. Bu maya gübələkləri şəkərləri qıcqırtmır və onlardan bəziləri nişastaya bənzər birləşmələr əmələ gətirə bilir.

Sınıf *Hemiascomycetes*

Bunlar tumurcuqlanma ilə və ya hifal böyümə ilə vegetativ zoxalan gübələklərdir. Əmələ gələn hiflər sonradan fraqmentləşir. Hiflər həmişə arakəsməlidir və hiflərin arakəsməsi mikroməsəməli, sadə və ya bazidiomisetslərdə olduğu kimi doliporlu olur. Həccyrə divarı qlğkan və mannan qatına malikdir. Cinsi proses – qametangiyaların qovuşması, somatoqamiya və pedoqamiya yolu ilə baş verir. Bazidiomisetslərdən və digər askomisetslərdən fərqli olaraq hemiaskomisetslərdə dikariotik faza yoxdur və həccyrələrin cinsi konyuqasiyasından sonra bilavasitə karioqamiya baş verir. Bu zaman diploid həccyrələr əmələ gəlir. Diploid ziqot ya bilavasitə aska zevrilir, ya da tumurcuqlanma yolu ilə və ya hiflərin bölünməsi ilə vegetativ zoxalır. Sonuncu halda meyoza daha gec baş verir. Meyvə cisimcikləri əmələ gəlmir.

Sıra *Saccharomycetales*

Hemiascomycetes sinifi *Saccharomycetales* sırası ilə təmsil olunur. Bu sərəya, *Schizosaccharomyces*, *Taphrina* və *Protomyces* cinsindən olan gübələklər mğstəsna olmaqla bğtğn askomisetsli maya gübələkləri aid edilir. Saxaromisetslərin fəsilələre ayrılması hələ zox şübhələr doğurur və istisna deyil ki, gələcəkdəki tədqiqatlar bu barədə fikri dəqiqələşdirəcək. Aşağıda göstərilən fəsilə və cinslər morfoloji və molekulyar – bioloji əlamətlərə əsaslanaraq bölünmüşdür. Bu zaman monofiletik cinslərin, məsələn, *Ambrosiozyma*, *Nadsonia*, *Dekkera*, *Lipomyces* və başqalarının mövcudluğu aşkar olunmuşdur. Bunlardan başqa yalnız mğəyyən morfoloji əlamətlər əsasında ayrılan bəzi cinslər də bu sərəya aid edilir. Molekulyar – bioloji tədqiqatlar nəticəsində bu cinslər zox sayılı qruplara bölünmüşdür. Bu

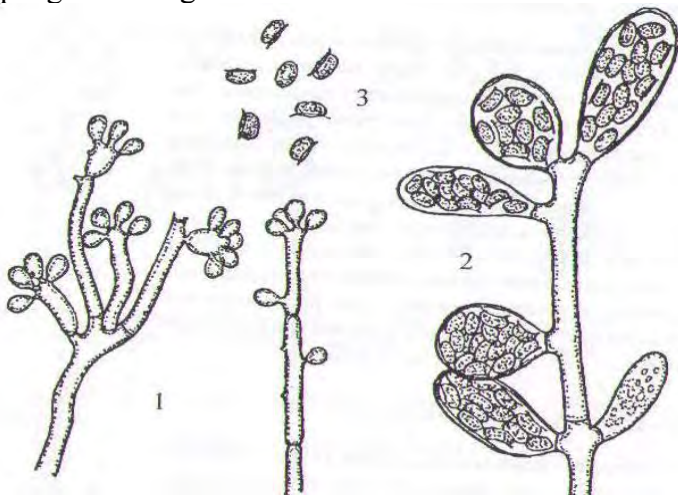
qrupların hər biri mǵxtəlif askomisetli maya gübələkləri ilə qohumluǵa malikdir.

Fəsilə *Ascoideaceae*

Bunlara *Pichia* askomiset affinetetin anamorf cinsləri (ilk nüvbədə *Candida* cinsi) daxildir.

Cins *Ascoidea*

Kənarlarında miselium inkişaf etmiş selikli və ya pastayabənzər koloniya əmələ gətirən dimorf gübələklərdir. Əsasən əsl arakəsməli blastokonidili hiflər olub, bəzən tumurcuqlananan hǵceyrələrə və psevdomiseliuma malik olur. Askılar hiflərdə lateral və ya terminal, ellipsoidal və ya dartılmış şəkildə olub, zoxlu sayda askosporlara malikdir ki, bunlar da askın təpəsindəki deşikdən xaric olurlar (şək. 12). Sporlar askdan xaric olandan sonra, kühnə askın yerində yeni ask əmələ gəlir. Askosporlar ovaldır, qarışıq halqalıdır. Şəkərləri qıvcırtmır. Ksilofaq həşəratların qazıb zıxartdıqları onun tərkibində və ağacların qabıǵında rast gəlinir.

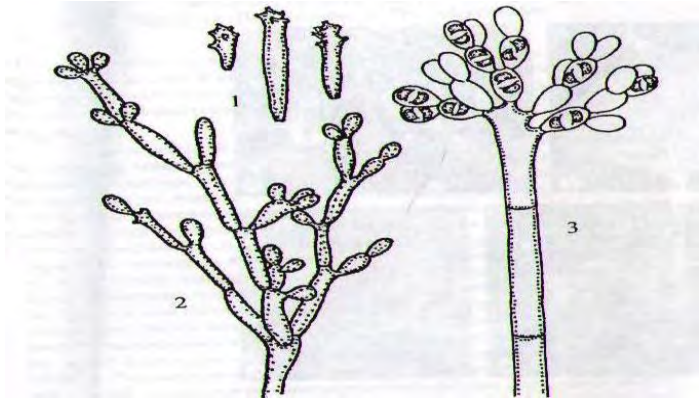


Şəkil 12. *Ascoidea*: 1 – konidi dəstləri olan hiflər; 2 – miselium üzərində asklar; 3 – askdan xaric olan askosporlar

Fəsilə *Cephaloascaceae*

Cins *Cephaloascus*

Bunlar mayayabənzər gübələklər olub əsl arakəsməli miseliumdan təşkil olunmuşdur. Lakin, tumurcuqlanan həcyrələr və psevdomiselium əmələ gələ bilər. Konidilər zıxıntılar üzərində qısa zəncir şəklində simpodial olaraq əmələ gəlir. Asklar düz, şaxələnməyən hiflərin başında sığpərgə formasında formalaşır (şək. 13). Asklar oval, nazik divarlıdır, təpə tərəfi dəşikli azılandır. Askosporlar askda dürd – dürd əmələ gəlir, papaqşəkillidir. Təbiətdə zərgəyən oduncaqda rast gəlinir və ksilofaq həşəratlarla assosiasiya olunur.



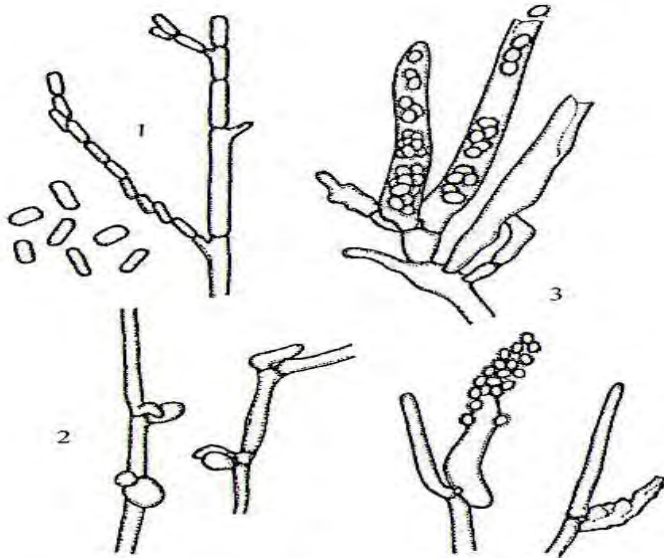
Şəkil 13. *Cephaloascus*: 1 – konidiləri saxlayan dişikli həcyrələr; 2 – psevdomiselium; 3 – üzərində asklar olan miselium

Fəsilə *Dipodascaceae*

Cins *Dipodascus*

Mayayabənzər gübələklər olub zoxlu miselium əmələ gətirir və bunlar da silindrik artrokonidilərə parzalanır. Askları iynəşəkilli, silindrik və ya ellipsoidaldır və lateral olaraq hiflərdə yerləşən qametangiyaların birləşməsindən sonra əmələ gəlir (şək.

14). Askaların ucunda dəliklər azılır. Askosporları ellipsoidal və hamar səthə malik olub, selikli qışa ilə əhatəlidir. Adətən qıvcırma türətmirlər. Anamorf mərhələləri *Geotrichum* cinsində təsniflənmiş olur.

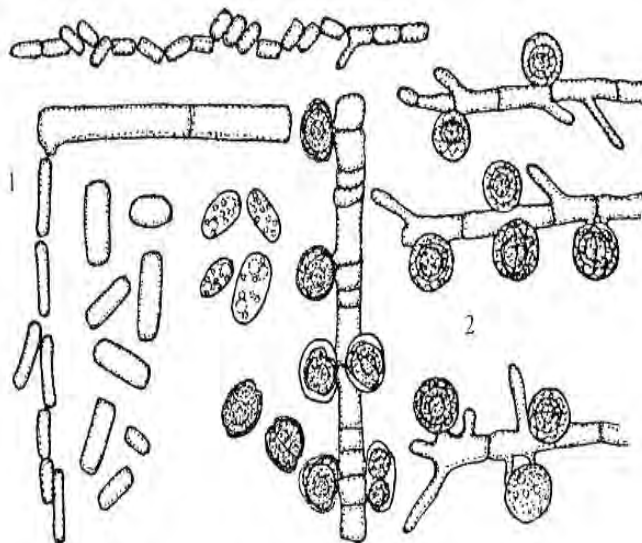


Şəkil 14. *Dipodascus* : 1 – artrokonidililərə parzalananan miselium; 2 – qametangiyaların qovuşması; 3 – askdan askosporların azad olması

Cins *Galactomyces*

Artrosporlara parzalananan əsl miseliyuma malikdir. Bunlarda tumurcuqlanma yoxdur. Cinsi proses – arakəsməli miseliyuma lateral əmələ gələn qametangiyaların kopulyasiyası yolu ilə gedir. Arakəsmənin əks tərəfində yerləşən iki qametangiyanın kopulyasiyası yerində (sahəsində) ask əmələ gəlir (şək. 15). Askalar sferikdir, 1 və ya 2 askospora malikdir, bunlar da askın divarının parzalanmasından sonra xaric olurlar. Askosporlar yumru, qəhvəyi, qalındıvarlı, ekzosporiumla

ürtğlgdğr. Qıvcırma türətmir və ya zəif türədir. Anamorf mərhələ *Geotrichum* cinsində təsnifləşdirilir.



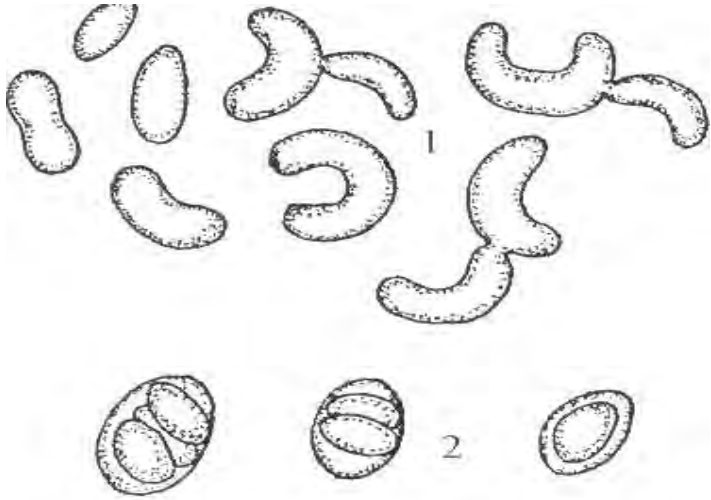
Şəkil 15. *Galactomyces*: 1 – artrokonidilərə parzalanmış miselium; 2 – gözərdə asklar olan miselium

Cins Sporopachydermia

Hüceyrələri oval və ya uzanmış, bəzən də əyilmiş formada olur (şək. 16). Vegetativ zoxalması əsl tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Miselium və ya psevdomiselium əmələ gətirmir. Bərk qidalı mühitlərdə böyüyən kulturalar kəskin xoşagəlməz qoxuya malikdir.

Askaların formalaşması hüceyrələrin konyuqasiyasından əvvəl baş verir. Ştamların zoxunda sporəmələgəlmə konyuqasiyasız gedir. Askar yumru və ya ovaldır, 1 – 4 sayda askosporlara malikdir. Askosporlar sferikdir, ellipsoidal və ya zubuqşəkilli olub adətən kip, refraktik ürtğklə ürtğlgdğr.

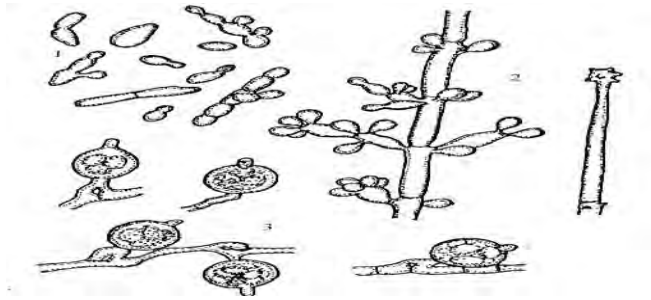
Askoporlar xaric olandan sonra birlikdə bitişik vəziyyətdə qalırlar. Qıcqırtma qabiliyyəti zəif və ya yox dərəcəsindədir.



Şəkil 16. *Sporopachidermia*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – sporlu asklar

Cins *Stephanoascus*

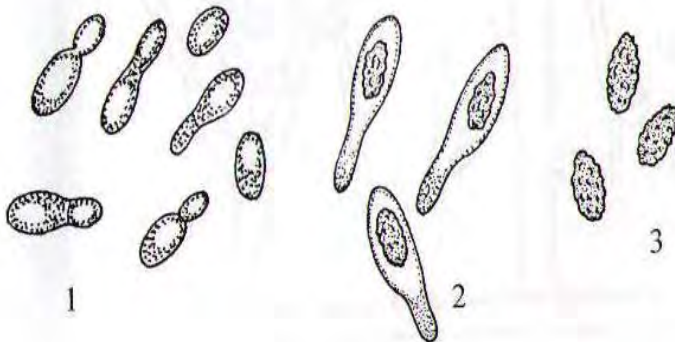
Mayayabənzər gübələklərdən olub, ayrı – ayrı hğceyrələrinin zoxtərəfli tumurcuqlanması ilə (anamorfları *Candida* cinsi kimi təsnifləşir) və ya konidilərin qısa zəncirlərinin formalaşması ilə zoxalırlar. Sonuncu halda konidilər hiflər üzərində salxım şəklində toplanmış olur. Bunların anamorf cinsi *Blastobotrys* kimi təsnif olunur. Cinsi proses – qametangiyaların kapulyasiyası ilə baş verir. Kapulyasiya hiflər üzərində interkalyar hğceyrələrdə və ya qonşu hiflərin lateral zıxıntılarında əmələ gəlir. Asklar qalın hğceyrə divarına malik olub, yumrudur, 2 – 4 askospora malikdir (şək. 17). Askın yuxarı hissəsində steril hğceyrələr yerləşir. Askosporlar formaca yarlardan basıq papaqşəkilli və ya slemşəkillidir. Şəkərləri qıcqırda bilirlər.



Şəkil 17. *Stephanoascus*: 1 – tumurcuqlanan həcyrələr; 2 – blastokonidili miselilum; 3 – miseliumda asklar

Cins *Wickerhamiella*

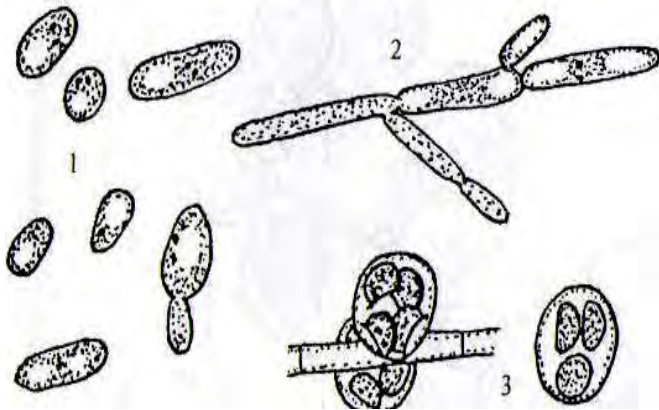
Həcyrələri xırda, yumru və ya elipsoidal olub, vegetativ zoxalması dar və ya geniş səthdə tumurcuqlanma yolu ilə baş verir. Miselium və ya psevdomiselium əmələ gətirmir. Homotallikdir. Asklar iki asılı olmayan həcyrələrin konyuqasiyası nəticəsində əmələ gəlir. Askda oval, kələ - kütğr səthli bir askospor olur (şək. 18). Askosporlar askın yuxarı hissəsində əmələ gələn deşikdən xaric olur və bundan sonra asklar bğzüşür. Şəkərləri qıcqırtmır.



Şəkil 18. *Wickerhamiella*: 1 – vegetativ həcyrələr; 2 – bir sporlu asklar; 3 – askosporlar

Cins *Yarrowia*

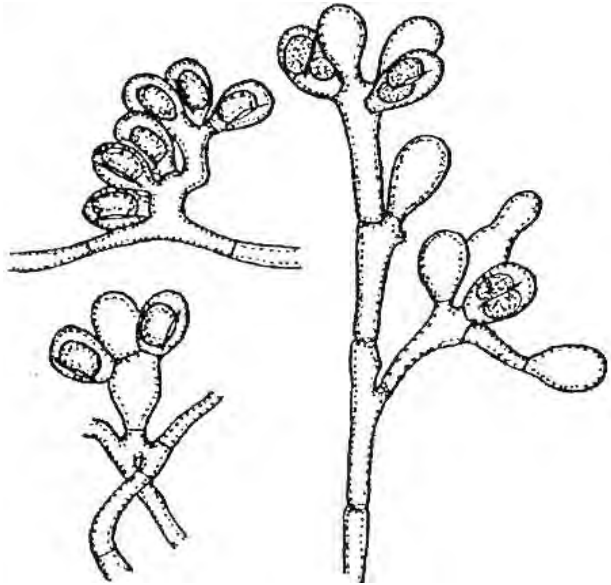
H ceyr ləri yumru, ellipsoidal v  ya uzanmıř formadadır. Qeyri – cinsi yolla zoxalması dar s thd  zox t r fli tumurcuqlanma yolu il  gedir. Pseudomiselium v   sl miselium  m l  g tirir. Bunlar da b z n artrosporlara parzalanır. Asklar konyuqativ deyil, hifl rin diploid h ceyr lərindən  m l  g lir (ř k. 19). Askın qılaflı tez h ll olur. Askda 1 – 4 sayda askospor olur. Onlar morfologiyasına g r  řarř killi, yarımşferik v  ya papařř killi olur. ř k rl ri qıcqırtmır. Cins bir *Y.lipolytica* n vğ il  t msil olunur. Bu n v lipolitik v  proteolitik enziml rin produsenti kimi tanınır.



ř kil 19. *Yarrowia lipolytica*: 1 – tumurcuqlanan h ceyr lər; 2 – pseudomiselium; 3– askosporlarla dolu asklar

Cins *Zygoascus*

H ceyr ləri yumru, yumurtas killi, silindirikdir, tumurcuqlanma zoxt r flidir, dar s thd  bař verir. Pseudomiselium v  blastosporlu  sl miselium  m l  g tirir. Asklar hif h ceyr l rinin qovuřmasından  m l  g lir. Asklar yumurtavari sferik, uzun mğrlğ olub, 1 – 4 sayda papařř killi askosporlara malikdir. ř k rl ri qıcqırtmır (ř k. 20).

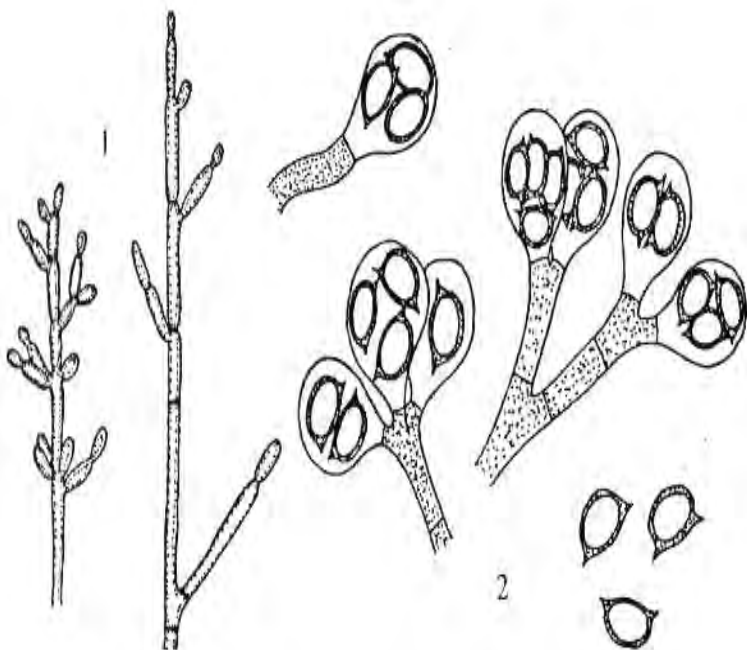


Şəkil 20. *Zgoascus*: sporlu asklar

Fəsilə *Endomycetaceae*

Cins *Endomyces*

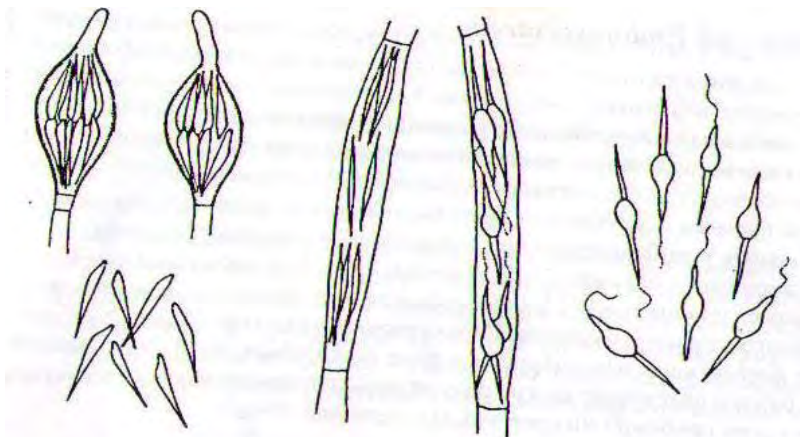
Bunlarda əsl miselium yaxşı inkişaf edir və asanlıqla artrospora parzalanır. Miseliumda həmçinin qısa zəncirlər şəklində konidilər formalaşa bilər. Bəzən xlamidosporlar əmələ gəlir. Tumurcuqlanan hıçeyrələr yoxdur. Cinsi proses hiflərin qametangial uclarının kopulyasiyası hesabına baş verir. Askılar yumru, oval və ya sancaqvari olub nazik divarlıdır və 2 – 12 askospora malikdir. Yuxarı ucunda dəlik vardır. Askosporlar ellipsoidal, bir tərəfdən yastılaşmış və ya sləmşəkillidir. Digər gübələklərdə parazitlik edir. Asporogen formaları *Geotrichum* cinsinə aid edilir. *Endomyces* cinsinə zox yaxın olan *Helicogonium*, *Myriogonium*, *Phialoascus*, *Trichomonascus* – kimi mikoparazitar nadir gübələk cinsləri də mövcuddur (şək. 21).



Şəkil 21. *Endomyces*: 1 – psevdomiselium və miselium; 2 – sporlu askosporlar

Fəsilə *Eremotheciaceae* Cins *Eremothecium*

Eremothecium maya gübələyi həcyrələri iri, oval və ya silindirik olub zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə zoxalırlar. Bəzi nüvlərin tumurcuqlanan həcyrələri yoxdur. Nadir hallarda arakəsməli əsl miselium və ya blastokonidili miselium əmələ gətirir. Asklar uzunsov vegetativ həcyrələrdən əmələ gəlir. Bəzi hallarda miseliumun həcyrələri konyuqasiyaya uğramadan asklar əmələ gətirir, yetişdikdən sonra parzalanır və sporlar xaric olur. Askda 8 – 32 sayda askosporlar ola bilər. Formaca iysəkili, iynəşəkili, qamzışəkili zıxıntılı olur. Bəzi nüvlər eninə arakəsmələrə malik olub, mərkəz hissəsi şişmiş vəziyyətdə olur (sə. 22).



Şəkil 22. *Eremothecium*: müxtəlif növlərdə xaric olan askosporlar və asklar

Əsasən bitkilərdə parazitlik edirlər. *Eremothecium* cinsinin ilk növləri *Ashbya*, *Holleya*, *Nematospora* cinslərinə daxil edilmişdi. r – RNT – nin nukleotid ardıcılığının oxşarlığına görə bu cinslər *Eremothecium* cinsinə birləşdirilmişdir (şəkil.22).

Cins *Coccidiascus*

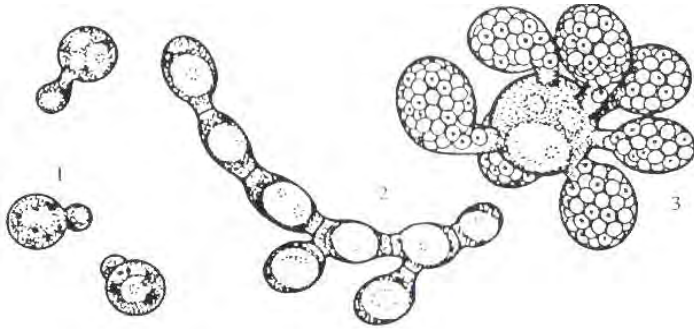
Droziyofillərin bağırsağının epitel hüceyrələrində yaşayan hüceyrədaxili parazit gübələklərdir. Hüceyrələri sferik və ya ovaldır, tumurcuqlanma ilə zoxalır. Miselium və ya psevdomiselium əmələ gətirmirlər. Vegetativ hüceyrələri uzanmış bananşəkilli qalın divarlı izərisində 8 spor olan asklara zəvrilirlər. Askosporlar iyşəkilli, yanlardan bir qədər sıxılmış şəkildə olurlar və qidalı mühətlərdə bitmirlər.

Fəsilə *Lipomycetaceae*

Bu fəsilənin xarakterik xüsusiyyəti – torbaşəkilli askların olmasıdır ki, bunlar da bir hüceyrənin iki tumurcuğunun qovuşması nəticəsində əmələ gəlir. Şəkləri qıvcırtmır.

Cins *Babjevia*

Kulturalar yavaş böyüyəndir və böyümənin vizual əlamətləri bərk qidalı mühitlərdə otaq temperaturunda yalnız 5 – 7 gündən sonra nəzərə zərpfir. Təzə ayrılmış kulturalarda cavan hğceyrələr mğxtəlif qəribə zıxıntılara malikdir. Dövri əkilmə zamanı hğceyrələrin morfologiyası tez dəyişir. 10 gğnlğk kulturalarda hğceyrələr yumru və ya ovaldır, tumurcuqlanma hərtərəflidir, geniş əsaslıdır. Hğceyrələrin zoxu primitiv psevdomiselium zəncirlərində birləşmiş olur. Kühnə kulturalarda zoxlu sayda tumurcuqlara malik olan (15 – 20) iri hğceyrələrə rast gəlinir. Kapsula əmələ gətirmirlər. Asklar torbaşəkilli olub bir hğceyrədə 2 və daha zox sayda əmələ gələ bilər. Askda sporların sayı 4 – dən 30 – a qədər və daha zox sayda ola bilər. Sporlar yumru, qeyri – hamar, büküşlg səthə malikdir. Bu cinsə bir növ – *B. anomala* daxildir (şək. 23). Əvvəllər növ *Lipomyces anomalus* kimi təsvir edilmişdir. Sərbəst cins kimi rRNT – nin nukleotid ardıcılıqlarının fərqi əsasında ayrılmışdır.

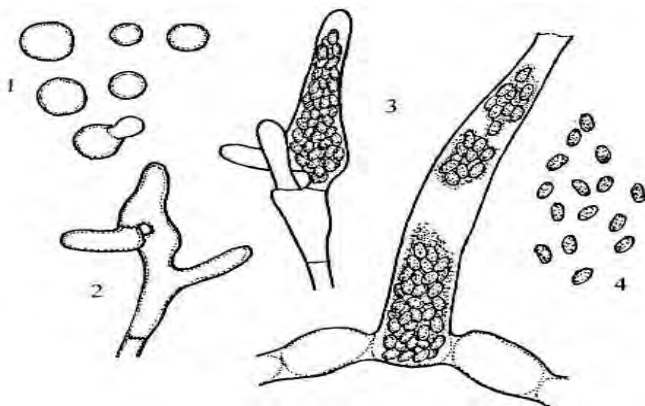


Şəkil 23. *Babjevia anomala* (*Lipomyces anomalus*): 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – primitiv psevdomiselium; 3 – askosporlu asklar

Cins *Dipodascopsis*

Dimorf gübələklər olub, yaxşı inkişaf etmiş miselium əmələ gətirir, artrokonidlərə parzalanmır. Tumurcuqlanan hğceyrələr zox olmayıb, zox vaxt asklarda olan askosporndan

əmələ gəlir. Askdan zıxan sporlar qalın divarlı olur və cəçərək hiflər əmələ gətirir. Hiflər zoxqatlı həcyrə divarına malik olub zoxlu miqdarda seliklə örtüldür. Asklar hiflərdə lateral olaraq qametangilərin qovuşmasından sonar əmələ gəlirlər. Asklar iynəşəkilli və ya silindrik olub, təpə hissədə olan dəlikdən azılırlar. Askın içində 32 – 128 askospor əmələ gəlir. Askosporlar ellipsoidal şəkildə və ya paxla şəkilli olub hamar səthli, selikli örtüklə örtülmüşlər (şək. 24).

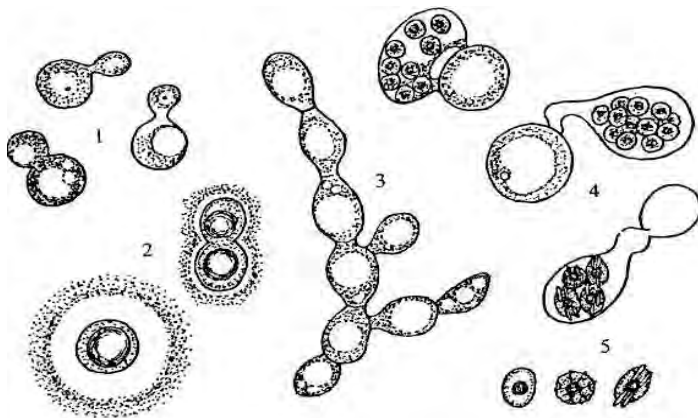


Şəkil 24. *Dipodascopsis*: 1 – birhəcyrəli mərhələ; 2 – qametangilərin qovuşması; 3 – sporlu asklar; 4- sərbəst askosporlar

Cins *Lipomyces*

Həcyrələri iri (8 – 10 mkm) və yumrudur. Yaşlı kulturalarda həcyrələr demək olar ki, tamamilə böyük yağ damcısı ilə dolu olur. Adətən yaxşı gürgən kapsulalara malikdirlər. Zoxalma hərtərəfli tumurcuqlanma yolu ilədir. Zox vaxt ana həcyrə eyni zamanda bir neçə tumurcuq əmələ gətirir. Primitiv pseudomiseliu formalaşdırır. Həcyrələr arasında septalar var. Bərk qidalı mühitlərdə selikli böyüyürlər. Asklar torbəşəkillidir və müxtəlif şullarla əmələ gəlirlər (şək. 25).

Bunlar iki tumurcuq h  ceyr  sinin   z aralarında v   ya c  c  rti   m  l   g  tir  n s  rb  st h  ceyr   il   kopulyasiyası n  tic  sində   m  l   g  lirl  r. *L.tetrasporus* n  v  nd   h  mi    askda 4 spor olur. Onlar oval olub i    mikroskopunda yax  ı g  r  n  n k  nd  l  n struktura malikdirl  r.



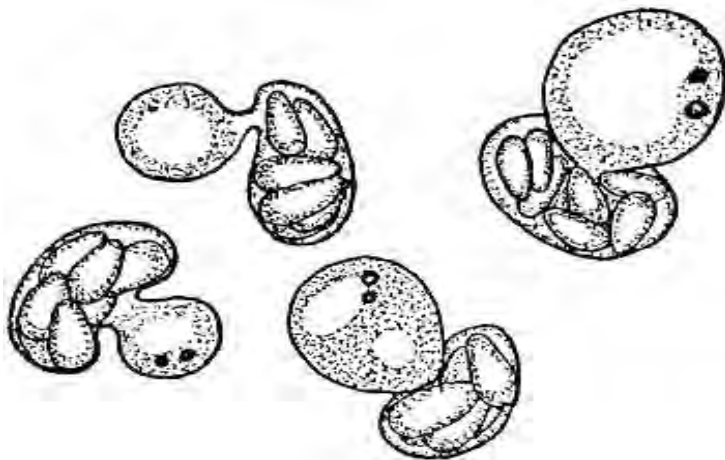
  kil 25. *Lipomyces*: 1 – tumurcuqlanan h  ceyr  l  r; 2 – kapsulalı h  ceyr  l  r; 3 –primitiv psevdomiseli  m; 4 – torba  killi asklar; 5 – m   xt  lif n  v askosporlar

Dig  r n  vl  rd   askda sporların miqdarı sabit olmayıb 30 – a q  d  r ola bilir. Sporlar formasına g  r   yumrudur, bir q  d  r ovaldır, hamar v   ya b  k      s  th   malikdir. B  t  n n  vl  r qı  qırma t  r  tmirl  r v   adi qidalı m     tl  rd   yax  ı bitirl  r. Bunlar yalnız torpaqdan ayrılır v   praktiki olaraq dig  r ya  ama yerl  rində rast g  linmirl  r v   torpa  ın avtoxton sakinl  r  nd  n hesab olunurlar. Onların h  yat sikli yalnız torpaqda ke  zir. M   xt  lif n  vl  r m  hdud areallara malik olub yalnız m    yy  n tip torpaqlarda yayılırlar.

Cins Zygozoma

H  ceyr  l  ri yumru v   ya ovaldır, kapsula   m  l   g  tirirl  r, koloniyaları seliklidir. Vegetativ zoxalma h  rt  r  fli

tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Lakin, bəzən plazmodesmalı septlərin əmələ gəlməsi aşkar olunur. Pseudomiselium və ya əsl miselium əmələ gətirmirlər. Askıları torbaşəkillidir, həcyrələrin xüsusi zıxıntılardan və ya bilavasitə həcyrələrdən formalaşırlar (şək. 26). Askosporlar allantoidlidir, hamardır, kəhraba rənglidir. Askılar tez parzalanır, xaric olmuş spoxlar aqlyutinasiyaya ugrayaraq salxımlar (dəstlər) əmələ gətirirlər. Şəkləri qıçqırtmırlar.



Şəkil 26. *Zygozoma*: Spoxlarla dolu torbaşəkilli askılar

Fəsilə *Metschnikowiaceae*

Cins *Clavispora*

Qeyri – cinsi zoxalması tumurcuqlanma yolu ilədir. Həcyrələri yumurtasəkilli, ellipsoidal və ya uzunsovdur. Bunlarda pseudomiselium formalaşa bildiyi halda, əsl miselium yoxdur. Sporogenez prosesi haploid həcyrələrin konyuqasiyasından əvvəl baş verir. Askosporlar sancaqsəkillidir, adətən lipid damcılı olur, askıda 1 – 2 bəzən 3 və ya 4 ədəd olur (şək. 27). Elektron mikroskopunda zəkilmiş spoxların səthi ziyilli

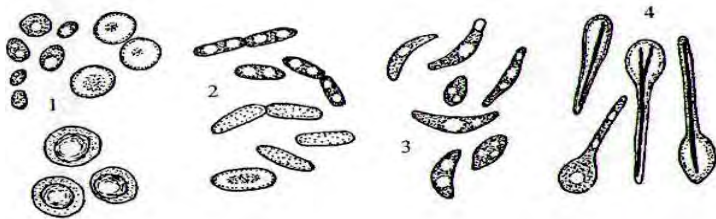
gürğnğr. Sporlar askdan asanlıqla xaric olur. Qıcqırma türədə bilirlər.



Şəkil 27. *Clavispora*: 1 – hğceyrələr; 2 – hğceyrələrin konyuqasiyası; 3 – askosporluask; 4 – askdan xaric olunuş askosporlar

Cins *Metschnikowia*

Hğceyrələr yumru, oval, ellipşəkilli, silindrik, oraqvaridir. Kulturalarda zox vaxt iri xlamidospora bənzər hğceyrələr formalaşır. Askar sancaqvari və ya pazşəkilli olub xlamidosporlardan əmələ gəlirlər. Askosporlar iynəşəkillidir, bir və ya iki iti ucla bitirlər. Askda 1 – 2 ədəd spor olur (şək. 28). *M. pulcherrima* nüvğ pulxerrimin adlanan qırmızı piqment əmələ gətirir, bu da asanlıqla mğhitə diffuziya olunur. Nüvlərin bir hissəsi suda yayılmışdır ki, burada onlar su onurğasızlarında parazitlik edirlər. Digər nüvlər fillosferin, zizək nektarının tipik nğmayəndələridir. Tozlanmada iştirak edən həşəratlar bu gübələklərin yayılmasında iştirak edirlər.



Şəkil 28. *Metschnikowia*: 1 – mğxtəlif formalı hğceyrələr; 1 - *M. Pulcherrima*; 2 – *M.reukaufii*; 3 – *M.lunata*; 4 – iynəşəkilli askosporlar olan asklar

Fəsilə *Saccharomycetaceae*

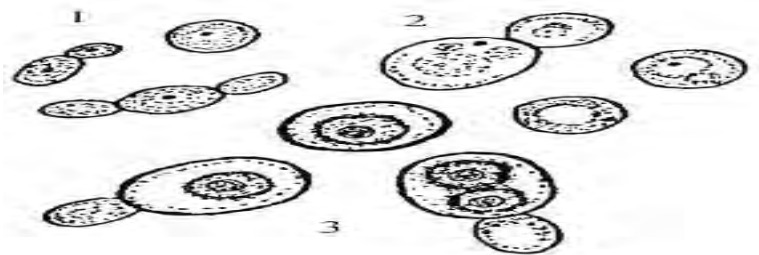
Bu tipik maya gübələklərini üzgəndə əks etdirən *Saccharomycetales* sırasının əsas fəsiləsidir. Bu fəsilənin əksər nüvləri aktiv spirtli qıçqırma türədə bilirlər. Kulturada adətən tək həcyrələr gəstənləşmə təşkil edir. Bunlar əsl hərtərəfli tumurcuqlanma ilə zoxalırlar. Əksəriyyəti miselium əmələ gətirmək qabiliyyətinə malik deyil. Təbiətdə bu maya gübələklərinə adətən, tərkibində yüksək miqdarda sadə şəkərlər olan substratlarda rast gəlinir.

Cins *Arxiozyma*

Həcyrələri yumru, oval və ya bir qədər uzunsov olub, vegetativ zoxalması hərtərəfli tumurcuqlanma ilə baş verir. Miselium əmələ gətirmirlər. Həcyrələr konyuqasiyasız 1 və ya 2 sferik askosporlara malik asklara transformasiya olunurlar. Askosporların səthi həcyrə divarının xarici qatından əmələ gələn ziyillərə (zıxıntılara) malikdir. Aktiv qıçqırma türədirlər. Bu cinsin bir növü – *A. telluris* məlumdur. Torpaqda, otyeyən heyvanların bağırsaq traktında və ifrazatında aşkar olunur.

Cins *Citeromyces*

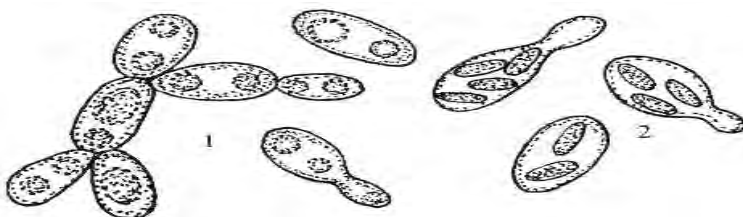
Həcyrələri sferik və ya ellipsoidal formalarda olur. Vegetativ zoxalması zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Miselium və ya psevdomiselium əmələ gətirmir və heterotallikdir. Təbii substratlardan həm diploid, həm də haploid şamlar ayrılabilir. Birincilərdə vegetativ həcyrələr bir və ya iki ədəd ziyilli askosporlara malik qalındıvarlı aska zəvrilirlər. Haploid şamlarda isə spor əmələ gəlmə əks tipli həcyrələrin konyuqasiyasından əvvəl baş verir. Konyuqasiyadan əvvəl həcyrələrin aqlətinasiyası baş verir. Haploid kulturalar bir cinsli diploidlərə zəvrilə bilər. Şəkərləri aktiv qıçqırırlar. Şəkərin miqdarı zox olan substratlarda daha zox rast gəlinir. Cinsin yalnız bir növü məlumdur – *C. matritensis* (şək. 29).



Şəkil 29. *Citeromyces*: 1 və 2 – haploid və diploid tumurcuqlanan hücərələr; 3 – askosporlu asklar

Cins *Cyniclomyces*

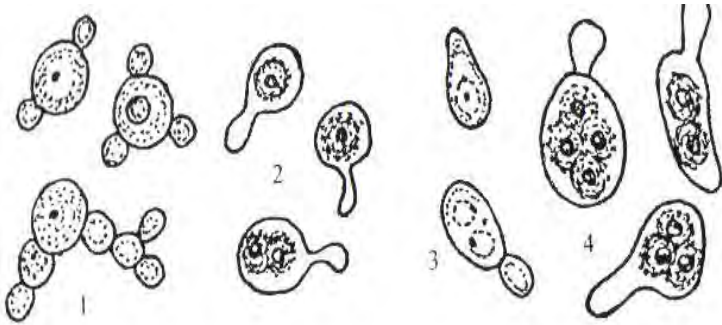
Hücərələri iri (20 mkm – ə qədər), oval və silindrikdir. Tumurcuqlanma geniş əsasda gedir və polyardır. Pseudomiselium əmələ gətirir (şək. 30). Vegetativ hücərələr konyuqasiyadan əvvəl 1 – 4 ədəd iri uzunsov – oval askosporlu asklara zəvrilirlər. Askosporlar bilavasitə vegetativ hücərələrə zəvrilir ki, bu zaman xarici qatdan (ekzosporiumdan) azad olurlar və əvvəlcədən üz aralarında konyuqasya edirlər. Şəkərləri zəif qıcqırdırlar. Yalnız 30 – 40°C temperatur intervalında böyüğürlər. Yüksək şəkər tərkibli, amin turşuları, B qrupu vitaminləri və CO₂ olan qidalı mğhitdə yaxşı böyüğürlər. Otaq temperaturunda kulturalar tez məhv olur. Dovşanların bağırsaq traktında yaşayırlar. Cinsin yalnız bir nüvə *C. guttulatus* məlumdur.



Şəkil 30. *Cyniclomyces*: 1 – vegetativ hücərələr; 2 – askosporlu asklar

Cins *Debaryomyces*

Həceyrələri yumru və ovaldır. Vegetativ zoxalması hərtərəfli – tumurcuqlanma ilə gedir. Miselium adətən olmur, bəzən primitiv psevdomiselium əmələ gətirir. Askarlar həceyrə və onun tumurcuğu (pedoqamıya) arasında gedən konyuqasiya nəticəsində əmələ gəlir (şək. 31). Tumurcuq 1 – 4 ədəd yumru və ya oval şəkilli askosporlara malik aska zəvrilir. Bəzi nüvlərdə spollar ekvatorial həlqəyə malikdir.



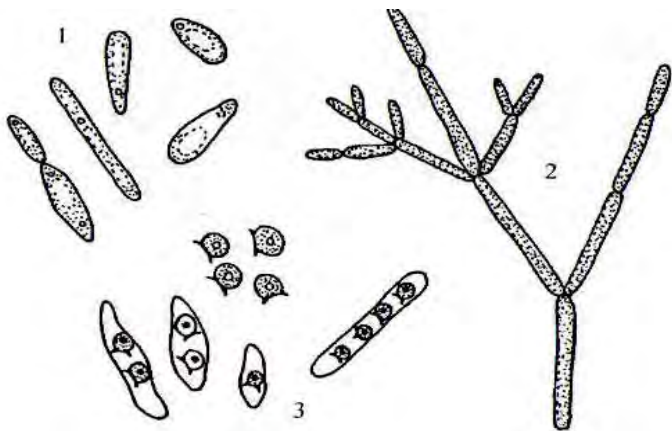
Şəkil 31. *Debaryomyces*: 1 və 2 - *D. hansenii*; 3 və 4 - *D. vanrijae*; 1 və 3 – tumurcuqlanmış həceyrələr; 2 və 4 – pedoqam kopulyasiyadan sonra əmələ gələn askosporlu askarlar

Ekvatorial həlqəyə malik olan spolları olan nüvlər, əvəllər sərbəst olan *Schwanniomyces* cinsinə aid edilmişdi. Askosporlar adətən uzun müddət askdan xaric olmur. Şəkərləri qıcqırtmır və ya zəif qıcqırdırlar.

Cins *Dekkera*

Tumurcuqlanan həceyrələri yumru, oval, uzunsov, zox vaxt bir qətdən sivriləşmiş olur. Tumurcuqlanma zoxtərəflidir, dar əsasda baş verir. Psevdomiselium, bəzən isə şaxələnmiş arakəsməsiz miselium əmələ gətirirlər. Askarlar bilavasitə vegetativ həceyrələrdən konyuqasiya getmədən əmələ gəlir. Askda 1 – 4 ədəd askospor əmələ gəlir (şək. 32). Askosporlar şlyapaşəkillidir

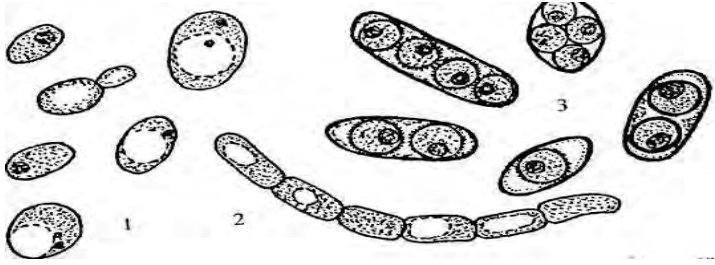
və askdan xaric olandan sonra bir – birinə yapışırlar. Qlğkoza olan mğhitdə büyümə zamanı kulturaya xarakterik qoxu verən sirkəturşusu əmələ gətirir. Qidalı mğhitlərdə zəif büyüyürlər və zoxlu miqdarda sirkə turşusunun toplanması nəticəsində tez məhv olurlar. Şəkərləri qıcqırdırlar və aerasiya zamanı qıcqırma azalmır. Kultura zox vaxt qıcqırma məhsullarında aşkar olunur. Asporogen formaları *Brettanomyces* cinsində təsnifləşdirilir.



Şəkil 32. *Dekkera*: 1 – həcyrələr; 2 – psevdomiselium; 3 – askosporlu asklar

Cins *Issatchenkia*

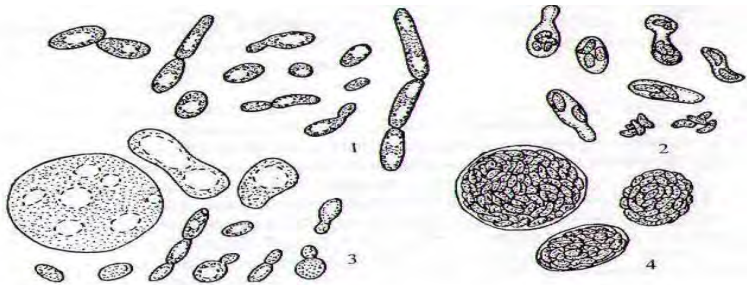
Həcyrələri yumru, oval və uzunsovdur. Dar əsasda zoxtərəfli tumurcuqlanma gedir. Askar diploid həcyrələrdən (aziqotik) və ya bilavasitə haploid həcyrələrin konyuqasiyasından sonra formalaşır. Askda 1 – 4 ədəd yumru sporlar əmələ gəlir və bunlar ziyilli səthə malik qalın həcyrə divarına malik olurlar. Qlğkozanı qıcqırdırlar və maye qidalı mğhitlərdə büyümə zamanı yaxşı gürgnən təbəqə (plyonka) əmələ gətirirlər (şək.33).



Şəkil 33. *Issatchenkia*: 1 – tumurcuqlanan həcyrələr; 2 – psevdomiseliyum; 3 – sporlu asklar

Cins *Kluyveromyces*

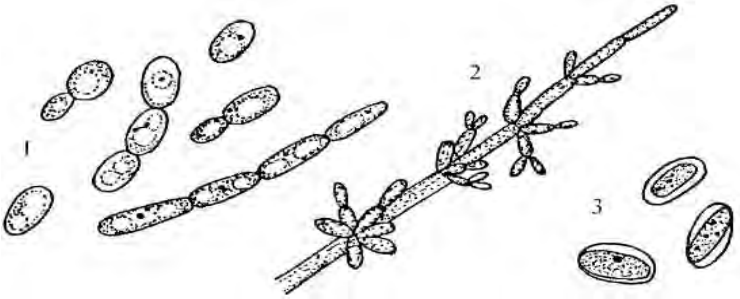
Həcyrələri yumurtavari, ellipsoidal, silindrik və uzunsovdur. Vegetativ zoxalması dar əsasda zox tərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Psevdomiseliyum formalaşa bilər, lakin əsl miseliyum əmələ gətirmirlər. Askar bilavasitə vegetativ həcyrələrdən ya da onların konyuqasiyasından sonra formalaşır. Askosporlar hamar, paxlavari, tumurcuqşəkilli, zubuqşəkilli, ellipsoidal və ya sferikdir. Adətən askda 1 – 4 ədəd, bəzi nüvlərdə isə 70 - ə qədər spor olur (şək. 34). Askar tez partlayır, xaric olmuş askosporlar adətən bir – birinə yapışırlar. Şəkərləri qıcqırdırlar.



Şəkil 34. *Kluyveromyces*: 1, 2 – *K.marxianus*; 1 – həcyrələr; 2 – dürd sporlu asklar; 3, 4 – *K.polysporu*; 3 – həcyrələr; 4 – polisporlu asklar

Cins *Lodderomyces*

Hğceyrələri yumru, yumurtaşəkilli və ya uzunsovdur. Vegetativ zoxalması dar əsasda zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Əsl miselium yoxdur, lakin psevdomiselium formalaşa bilər. Homotallikdir. Askılar konyuqativ deyil, bilavasitə vegetativ hğceyrələrdən əmələ gəlir (şək. 35). Askda bir, nadir halda iki ellipsoidal və ya silindrik, bəzən birqədər əyilmiş askosporlar var ki, bunlar da uzun müddət askdan xaric olmur. Şəkərləri zəif qıvcırdırlar.

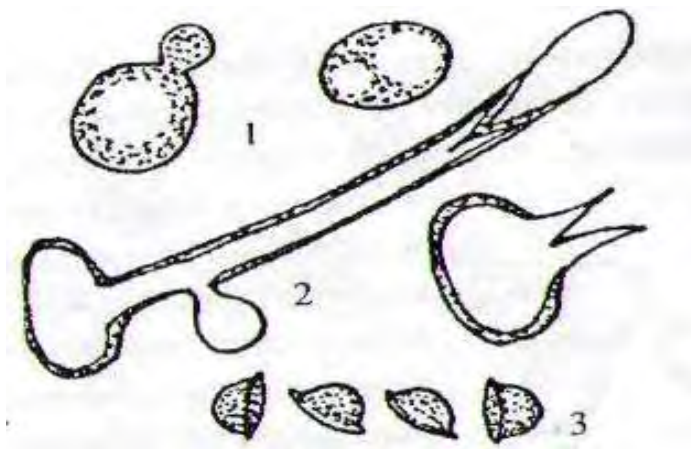


Şəkil 35. *Lodderomyces elongisporus*: 1 – vegetativ hğceyrələr; 2 – psevdomiselium; 3 – bir askosporlu asklar

Cins *Pachysolen*

Hğceyrələri oval, yumru, bəzən apikulyantlıdır. Tumurcuqlanma dar əsasda zoxtərəflidir. Psevdomiselium rudimentaldır və ya yoxdur və əsl miselium əmələ gətirmirlər. Askılar zox xarakterik formaya malikdirlər. Bu formaya görə cinsin nğmayəndələrini asanlıqla ayırd etmək olur. Spor əmələ gəlmə zamanı hğceyrə uzun borulu, zıxıntı əmələ gətirir ki, bunun da sonluğunda, 4 spor yerləşir. Sonluğun divarı nazik olur və sporların yetişməsi zamanı asanlıqla partlayır (şək. 36). Hğceyrənin qalan hissəsi yaşlandıqca qalın divarlı olur. Sporları formaca yarımsferik, şlyapaşəkillidir. Hğceyrələr homotallikdir. Askıların əmələ gəlməsi konyuqasiyadan əvvəl baş verir və yetkin

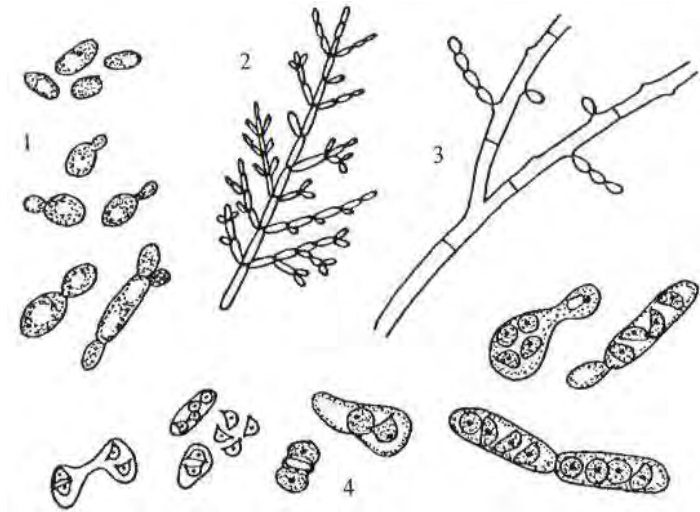
asklarda adətən yandan bitişmiş kizik konyuqant hğceyrələr olur. Qlğkozanı qıcqırtmaqla yanaşı ksilozanı da aktiv qıcqırtmaq qabiliyyəti nğmayış etdirirlər. Cinsin yalnız bir nüvğ *P. tannophilus* məlumdur. Oduncaq hidrolizatlarından etil spirtin alınmasında istifadə olunur.



Şəkil 36. *Pachysolen tannophilus*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – borulu zıxıntılı ask; 3 – askosporlar

Cins *Pichia*

Hğceyrələr dairəvi formadan ovala qədər, bəzən də zox uzunsov olur. Zoxalmasa zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Bir zox nüvlər primitiv və ya mğrəkkəb blastosporlu miselium əmələ gətirirlər. Əsl miseliuma az rast gəlinir. Nüvlər homo – və heterotallikdir. Asklar bilavasitə tək hğceyrələrdən əmələ gəlir. Eyni zamanda asklar həm miseliumun, həm də psevdomiseliumun hğceyrələrindən formalaşa bilər. Lakin bu zaman onlar şişmiş və ya iynəşəkilli olub askoforlarda yerləşirlər (şək. 37). Askosporlar şlyapaşəkilli yarımsferik və ya halqalı sferik olur. Şəkərləri qıcqırda bilir. Zoxnüvlğ cins olub 100 – ə qədər nüvğ var ki, bunlar da filogenetik cəhətdən heterogendir.

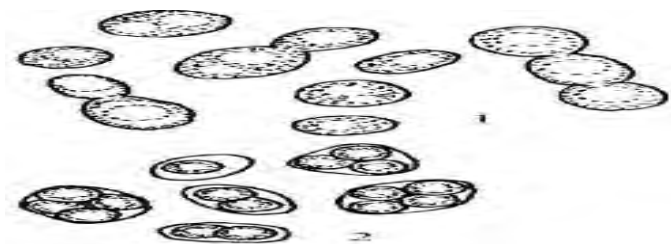


Şəkil 37. *Pichia*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – psevdomiselium; 3 – əsl blastokonidili miselium; 4 – mğxtəlif nüvlərdə sporlu asklar

Cins *Saccharomyces*

Hğceyrələr yumru və ya oval bəzən uzunsov halda olur. Zoxalması zoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Primitiv psevdomiselium formalaşa bilər, lakin əsl miselium əmələ gətirmir. Diploidləşmə iki haploid hğceyrənin qovuşması (holoqamiya) nəticəsində gedir. Diploid hğceyrələr vegetativ zoxalmaya məruz qalırlar. Asklar əsasən vegetativ diploid hğceyrələrdən əmələ gəlir. Asklar dairəvi və ya oval olub, sporların yetişməsi zamanı partlayır. Askosporlar dairəvi, rəngsiz, hamar olub, askda 1 – 4 ədəd olur (şək. 38). Bğtğn nüvləri aktiv olaraq şəkərləri qıcqırdırlar. Bu cinsə aid maya gübələyi nüvləri qədim zamanlarda fərdi şərəbzılıqda geniş yayılmışdı və hazırda qıcqırma sənayesinin mğxtəlif sahələrində geniş istifadə olunur. Onların sistematikasına da bir nezə dəfə dəyişiklik edilmişdir. Əsas nüvlərdən biri olan – *S. cerevisiae* –

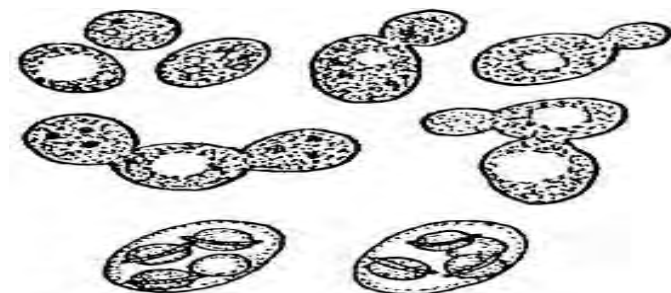
nin onlarca sinonimləri məlumdur ki, onlara sərbəst nüvlər kimi yox, nüvənin türəmələri (irqlər) kimi baxılır.



Şəkil 38. *Saccharomyces cerevisiae*: 1 – tumurcuqlanan həcyrələr; 2 – askosporlu asklar

Cins *Saturnispora*

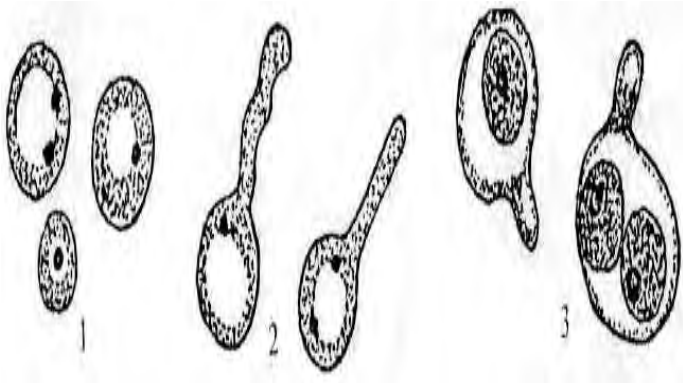
Həcyrələr dairəvi, oval və ya bəzən zəif dartılmış formada olurlar. Vegetativ zoxalması zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Əsl miselium yoxdur, lakin psevdomiseliumun formalaşması mümkündür. Askar bilavasitə həcyrələrdən və ya ana həcyrə ilə tumurcuq arasında gedən konyuqasiya (pedoqamiya) nəticəsində əmələ gəlir (şək. 39). Askarlarda 1 – 4, bəzən də 8 ədəd askospor formalaşır. Sporları sferik və ya ekvatorial həlqəlidir. Qığkozanı qıcqırdırlar.



Şəkil 39. *Saturnispora*: 1 – tumurcuqlanan həcyrələr; 2 – sporlu askla

Cins *Torulaspora*

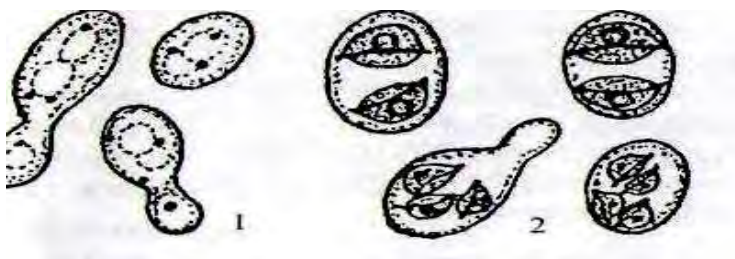
Hğceyrələri dairəvi və ya qısa oval formalıdır. Tumurcuqlanma dar əsasda zox tərəflidir. Cavan kulturalarda bir hğceyrədə eyni zamanda 10 - a qədər və daha zox tumurcuq əmələ gəlir. Pseudomiselium də ola bilər. Asklar bilavasitə hğceyrələrdən formalaşır və ya ana hğceyrə ilə tumurcuq arasındakı konyuqasiyadan sonra əmələ gəlir. Hğceyrələr adətən zıxıntılara malik olur. Bu zıxıntılar konyuqasiya borucuqlarına oxşayır. Asklar dairəvi və ya ovaldır, 1 – 4 sferik askospora malikdir (şək. 40). Askosporların səthi hamar və ya ziyillidir. Şəkərləri qıcqırdırlar.



Şəkil 40. *Torulaspora*: 1 – vegetativ hğceyrələr; 2 – konyuqasiya zıxıntılarına malik hğceyrələr; 3 – sporlu askosporlar

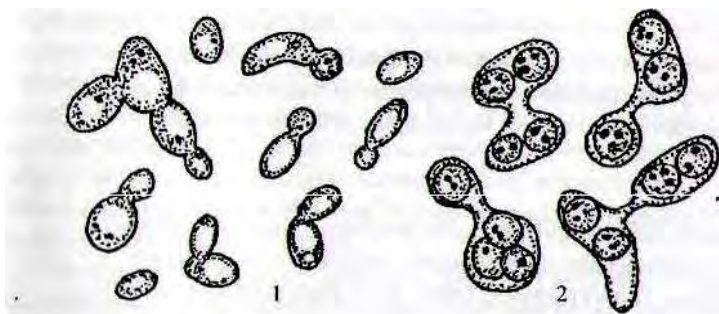
Cins *Williopsis*

Hğceyrələri yumru və ya qısa ovaldır. Zoxalması zoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Pseudomiselium əmələ gətirir, lakin əsl miseliumu yoxdur. Asklar konyuqasiyasız və ya ayrıca hğceyrələrin konyuqasiyasından və ya pedoqamıya nəticəsində əmələ gəlir. Sporlar hamar, lakin yaxşı gürğnən zıxıntılı ekvatorial həlqəyə malikdir. Askda 1 – 2 və ya 1 – 4 ədəd sporlar ola bilər (şək. 41). Yetişmə zamanı onlar torbalardan xaric olunur. Təbiətdə adətən yğksək humuslu torpaqlarda rast gəlinir.



Cins *Zygosaccharomyces*

Həceyrələr dairəvi və ya oval formada olur. Vegetativ zoxalma zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Ziqotlar inkişaf edərək asklara zəvrilir. Bu da bilavasitə ayrıca həceyrələrin konyuqasiyasından sonra baş verir. Askosporlar dairəvi və ya ovaldır, hamardır, askda 1 – 4 sayda olur (şək. 42). Şəkərləri aktiv qıcqırdırlar. Əksər ştamlar gızgın şəkərin yğksək qatılıqlarında (80 % qədər) inkişaf etmə qabiliyyəti xarakterikdir. Balda, mğrəbbələrdə, qatı şirələrdə, şəkərli siroplarda, qurudulmuş meyvələrdə rast gəlinir və onların xarab olmasına səbəb olur. Təbiətdə zizək nektarında və gızgımgın səthində rast gəlinir.

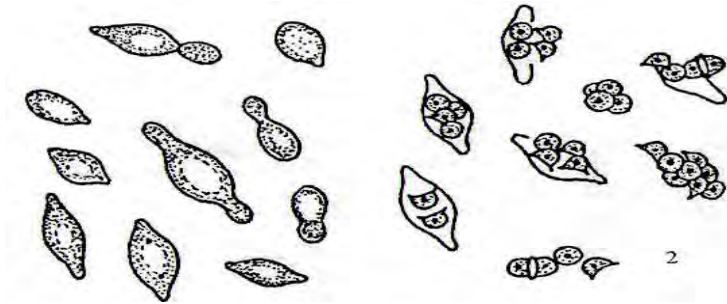


Fəsilə *Saccharomycodaceae*

Bu qrup maya gübələklərini fərqləndirən onların xarakterik morfoloji xüsusiyyətləridir. Vegetativ zoxalma geniş əsasda səthdə, bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir. Bunun nəticəsində həcyrələr apikulyat (limonşəkilli) forma alır. Cinslər askosporların formasına görə və cinsi prosesin tipinə görə fərqlənilir.

Cins *Hanseniaspora*

Həcyrələr xırda, limonşəkilli, ovaldır. Vegetativ zoxalması geniş əsasda bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir. Vegetativ həcyrələr bilavasitə 1 – 4 ədəd şlyapaşəkilli və ya yumru askospora malik asklara zevrilir (şək. 43). Şəkərləri qıcqırdırlar. İnozit və pantoten turşularına tələbat duyurlar. Təbiətdə zox vaxt şirəli və şəkərli meyvələrdə (məsələn gəzəmdə) aşkar olunur. Asporogen formaları *Kloeckera* cinsində təsnifləşdirilir.

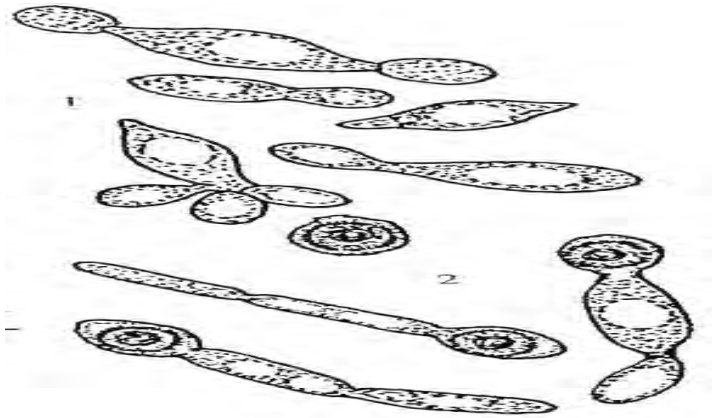


Şəkil 43. *Hanseniaspora*: 1 – bipolyar tumurcuqlanma ilə apikulyat həcyrələr; 2 – spora malik asklar

Cins *Nadsonia*

Həcyrələri limonşəkilli, oval və ya uzunsovdur. Vegetativ zoxalma geniş əsasda bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir. Askospor əmələgətirmə ana həcyrə ilə tumurcuq arasındakı kopulyasiyadan (pedoqamiya) əvvəl baş verir. Bəzən kopulyasiya ayrı – ayrı həcyrələr arasında müşahidə olunur. Ana həcyrənin

əks ucunda əmələ gələn yeni tumurcuq aska zevrilir. Bu zaman hğceyrələrin xarakterik “triadaları” əmələ gəlir. Bəzən ana hğceyrə və ya kopulyasiya olunmuş tumurcuq aska zevrilir (şək. 44). Askda adətən 1 bəzən də 2 – 3 ədəd dairəvi, qəhvəyi, tikanlı askosporlar olur. Ştrixlə əkilmiş kühnə kulturalar qəhvəyi – şokolad rəngə malik olurlar. Şəkərləri qıcqırtmırlar və ya zox zəif qıcqırdırlar. Təbiətdə zox az rast gəlinir, əsasən mğlayım qurşagda enliyarpaq ağaclarda yaz düvrəndə müşahidə olunur.



Şəkil 44. *Nadsonia*: 1 – bipolyar tumurcuqlanma nəticəsində əmələ gələn apikulyat hğceyrələr; 2 – pedoqam kopulyasiyadan sonra əmələ gələn sporlu asklar

Cins *Saccharomycodes*

Hğceyrələri iri, ülzəgə 20 mkm və daha zox olur və limonşəkilli və ya uzunsov – ovaldır. Vegetativ zoxalma geniş əsasda bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir. Asklar ilkin konyuqasiyasız diploid vegetativ hğceyrələrdən əmələ gəlir. Asklarda 2 və 4 ədəd dairəvi, hamar ürtəklə askospor olur (şək. 45). Sonrılar cəgt – cəgt yerləşərək bir yerdə bəzən dar halqaya malik olurlar. Sporlar yetişmə zamanı xaric olunmur və cəgt – cəgt kopulyasiya olunur, cəgərdikdə askın divarını dəlirlər. Şəkərləri qıcqırdırlar. Bu cinsin bir nüvə *S. ludwigii* məlumdur . Təbiətdə

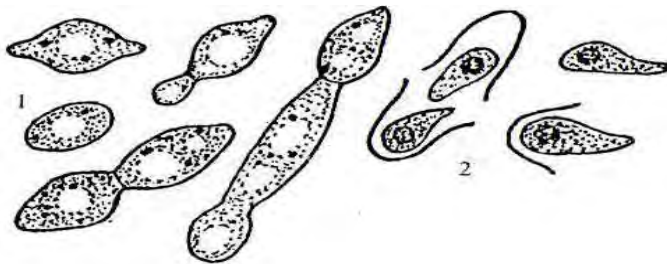
ağacaların şirələrində, meyvələrin səthində rast gəlinir. Şərabzılığa ziyan vuran gübələkdir.



Şəkil 45. *Saccharomycodes ludwigii*: 1 – bipolar tumurcuqlanma ilə bülğnən apikulyat hğceyrələr; 2 – bilavasitə askda cğt – cğt kopulyasiya edən sporlu asklar

Cins *Wickerhamia*

Hğceyrələr oval və ya uzunsov olub, apikulyatlıdır. Vegetativ zoxalma geniş əsasda bipolar tumurcuqlanma ilə gedir. Asklar konyuqasiyasız formalaşır. Askosporlar dairəvi, assimetrik yerləşən yarım həlqəyə malikdirlər. Bu da onları idman kepkasına oxşadır. Askda adətən 1 və ya 2 ədəd askospor olur, nadir halda daha zox ola bilir (şək. 46). Askosporun yetişməsindən sonra asklar parzalanır və bu zaman da ekvator boyunca 2 hissəyə bülğngirlər. Şəkərləri qıcqırdırlar.



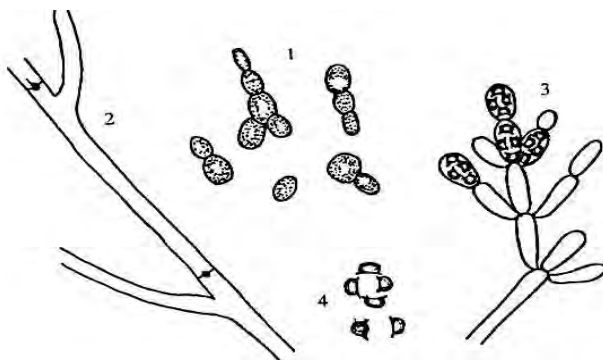
Şəkil 46. *Wickerhamia*: 1 – bipolar tumurcuqlanma yolu ilə bülğnən vegetativ hğceyrələr; 2 – parzalananan asklar və askosporlar

Fəsilə *Saccharomycopsidaceae*

Mayayabənzər gübələklər olub, kulturalarında artrosporlara bülğnməyən həm əsl miseliumu, həm də tək tumurcuqlanan hğceyrələri vardır. Asklar miseliumda əmələ gəlir və şlyapaşəkilli askosporlara malik olurlar.

Cins *Ambrosiozyna*

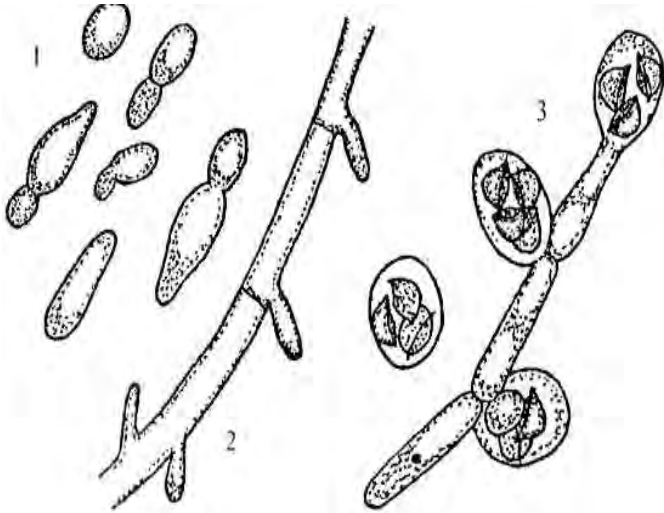
Bunlar mayayabənzər gübələklər olub, blastosporlara malik zoxlu miqdarda miselium əmələ gətirirlər. Blastosporlar kizik zıxıntılar gğzərində formalaşır və ayrılandan sonra zapıqlar qalır. Tumurcuqlanan maya hğceyrələrinə və psevdomiselioma malik olurlar. Miseliumun septalarında işıq mikroskopunda yaxşı gürğnən məsamələr ətrafında qalınlaşma (doliporlar) gürğnğr. Asklar əsasən hiflərdə lateral və ya terminal yığıntılar şəklində əmələ gəlir (şək. 47). Askosporlar saturnşəkilli və ya şlyapaşəkillidir, hər askda 1 – 4 ədəd spor olur. Yetişmə zamanı bunlar qəhvəyi rəngli olur, askdan asanlıqla xaric olurlar. Koloniyalar əvvəlcə krem rəngli olur, sonradan isə qəhvəyi rəng alır. Amfor xarakterli qoxuya malikdirlər. Təbiətdə qabıqyeyən bücəklə assosiasyada rast gəlinir.



Şəkil 47. *Ambrosiozyna*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – dolipora malik septli miselium; 3 – miseliumda asklar; 4 – askosporlar

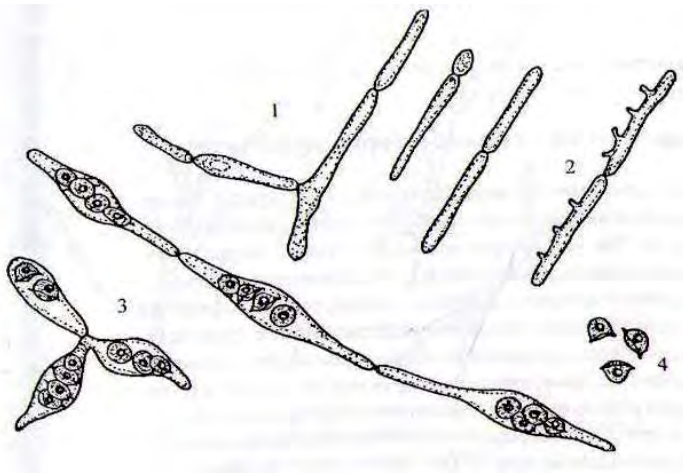
Cins *Saccharomycopsis*

Kulturalarda adətən blastosporlara malik zoxlu miqdarda əsl miselium əmələ gəlir. Bəzi nüvlərdə miselium artrosporlara parzalanır. Həmzinin dairəvi və ya oval tumurcuqlanan hğceyrələrə malik olurlar. Tumurcuqlanma həm dar, həm də geniş əsasda ola bilər. Asklar adətən miseliumun hğceyrələrindən formalaşır (şək. 48). Asklarda 1 – 4 bəzən də 8 ədəd spor olur. Askosporlar şlyapaşəkilli, tumurcuqşəkilli, sferik və ya ellipsoidal ola bilər, bir və ya bir neçə ekvatorial yarım həlqəyə malik olurlar. Sporların səthi hamar və ya ziyillidir. Bəzi nüvlər şəkərləri qıcqırdır.



Şəkil 48. *Saccharomycopsis*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – septlərə malik miselium; 3 – miselium gözərində olan asklar

Bu cinsin sistematikasına bir neçə dəfə baxılıb. Hal – hazırda bu cinsə əvvəllər *Endomycopsis* və eləcə də morfoloji əlamətlərinə görə kəskin fərqlənən *Endomycopsella*, *Arthroascus* (şək. 49), *Gulliermondella*, *Pichia* cinslərinə aid edilən nüvlər daxil edilmişdir.



Şəkil 49. *Saccharomycopsis jovanensis*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr və psevdomiseliyumun hğceyrələri; 2 – blastosporlardan qopmuş diskli psevdomiseliyum hğceyrələri; 3 – psevdomiseliyum hğceyrələrindən yaranan asklar; 4 – şlyapaşəkilli askosporlar

Cins *Eusascomycetes*

Əsl miseliumlu askomiset gübələklər arasında elə cinslərə rast gəlinir ki, bunlar kulturada tək hğceyrələrin vegetativ zoxalması nəticəsində maya gübələyi koloniyaları kimi böyüyürlər. Bunlara “qara maya” gübələkləri adlanan: *Aurebasidium*, *Hormonema*, *Botryomyces*, *Phalotheca*, *Sarcinomyces*, *Exophiala*, *Phialophora*, *Phinocleriella*, *Phaeococcomyces* cinslərin nğmayəndələri daxildir. Bu maya gübələkləri qidalı mğhətlərdə becərildikdə qara koloniyalar əmələ gətirirlər. Onlarda askosporların əmələ gəlməsi nadir halda müşahidə olunur. Buna görə də onların sistematikası konidilərin əmələ gəlməsi şsullarına əsaslanır. Deməli, bu gübələklərin bir

zox cinsləri formal xarakter daşıyır, yəni filogenetik cəhətdən heterogendir və məlum teleomflara mğvafiq (uyğun) gəlmir.

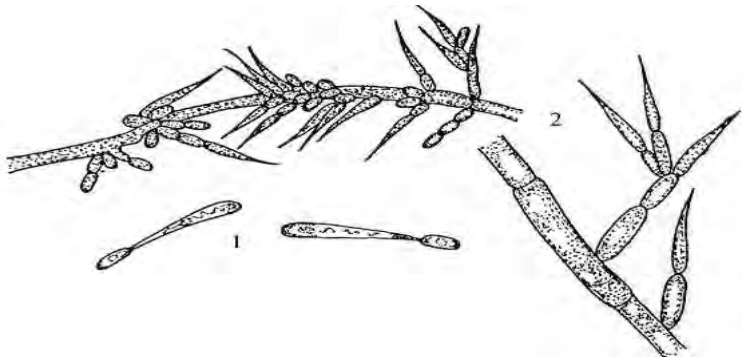
3.2. Askomisetli affinitetin anamorf maya gübələkləri

Qeyd olunduğu kimi maya gübələklərinin bir zox nüvləri kulturada tam həyat sikli kezirmirlər. Onlar yalnız vegetativ zoxalır və askospr əmələ gətirmirlər. Maya gübələklərin cinslərə differensasiyası əsasən cinsi prosesin tipinə və askosporların forması kimi morfoloji xğsusiyyətlərə güərə həyata kezirilir. Lakin natamam nüvlərin identifikasiyası və təsnifləşdirilməsi xğsusi zətinliklər türədir. Hal – hazırda askomiset maya gübələkləri arasında 20 – ə yaxını natamam nüvlər müvcuddur. Bunlar hğceyrlərin formasına, vegetativ zoxalma ğsuluna və fizioloji xassələrinə güərə diferensiasiya edilir. Əvvəllər belə maya gübələkləri natamam mərhələli (cinsi zoxalması məlum olmayan) miseliumlu gübələklərlə birlikdə *Deuteromycetes* sinfinə aid edilirdi. Bir zox nüvlər ğzğn uzun mğddət yalnız anamorf vəziyyət məlum idi. Lakin mğəyyən şəraitdə onlarda cinsi zoxalma prosesini induksiya etmək mğmkğn olmuşdur. Digər tərəfdən DNT – DNT reassosiya ğsulu ilə onların teleomorf nüvlərlə uyğunluğunu dəqiqləşdirmək mğmkğn oldu. Biokimyəvi və molekulyar – bioloji ğsulların inkişafı xğsusən də rRNT nukleotidlərin ardıcılığının sekvensiyası metodu teleomorf və anamorf maya gübələklərini dəqiq sistemləşdirməyə imkan verdi. Bu tədqiqatlar güstərdi ki, askomisetli maya gübələklərinin anamorf cinsləri arasında həm yaxın qohum nüvləri daxil edən monofiletik, həm də mğxtəlif teleomorf cinslərin anamorfları hesab olunan mğxtəlif qrup nüvlər müvcuddur. Birincilərə misal *Brettanomyces* (*Dekkera* cinsli maya gübələklərinin anamorf mərhələləri) və *Kloeckera* (*Hanseniaspora* cinsinin anamorfları) cinsləri ola bilər. Daha formal və natamam yığma malik cins *Candida* hesab olunur. Bu cinsin nüvləri askomisetli maya gübələklərinin 15 teleomorf cinslərinin anamorflarını üzğndə birləşdirir. Nəhayət məlum oldu ki, bir nezə mğxtəlif anamorf cinslər bir teleomorf mərhələyə uyğun gələ bilər. Məsələn, r – RNT

sekvensiyası göstərdi ki, *Blastobotrys*, *Arxula* və *Sympodiomyces* cinsləri yaxın qohumdur və ola bilər ki, bir *Stephanoascus* cinsinin anomorflarıdır. Maya gübələklərinin sistematikasının əsas istiqaməti həm telemorf, həm də anamorf nüvləri üzəndə birləşdirən vahid filogenetik sistem yaratmaqdır. Bu məsələdə əsas rolu molekulyar – bioloji gəsullar oynayır.

Cins *Aciculoconidium*

Tumurcuqlanan hğceyrələr oval və ya uzunsov formadadır. Tumurcuqlanma zoxtərəflidir. Şaxələnmiş, septli miselium əmələ gətirirlər ki, bunun da gzerində lateral olaraq, oval blastosporlar yerləşir. Sonuncular ayrılır və tumurcuqlanaraq zəncirlər formalaşdırır ki, bunlar da hiflərdə sğpgrgə formasında toplanırlar. Oval konidiogen hğceyrələr 1 – dən 4 - ə qədər iynəşəkilli konidilər əmələ gətirirlər (şək.50). Şəkərləri qıvcırtmırlar. Cinsdə yeganə *A. aculeatum* nüvğ vardır. Bir nezə ştamları məlumdur ki, bunlar da drozofilin bağırsağından ayrılmışdır.

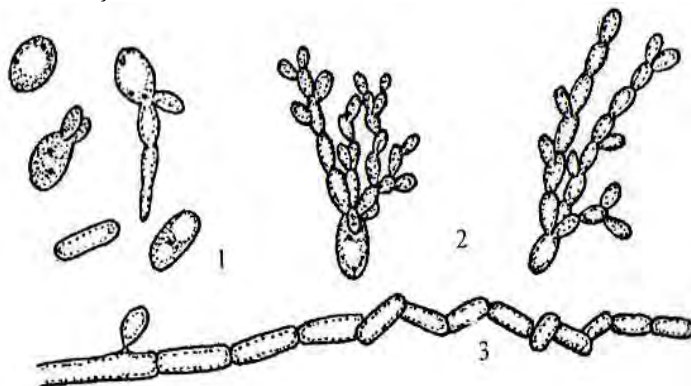


Şəkil 50. *Aciculoconidium aculeatum*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – iynəşəkilli konidilərə malik olan miselium

Cins *Arxula*

Hğceyrələri oval və ya uzunsov formadadır. Vegetativ zoxalma zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Zoxlu psevdomiselium və septli miselium əmələ gətirirlər. Hiflər dar,

zəif şaxələnməmişdir və qısa artrosporalara bölünürlər. Hiflərdə həmçinin qısa dişciklərdə yerləşən blastosporlar da formalaşır (şək.51). Bu cinsin nəmayəndələri qlükozanı qıcqırda bilir. Suyun aşağı aktivliyində böyümə qabiliyyətinə malikdirlər (kserotolerantdırlar). Bu cinsin nüvləri əvvəllər *Trichosporon* cinsinə aid edilmişdi.



Şəkil 51. *Arxula*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – psevdomiselium; 3 – artrosporalara parzalananan miselium

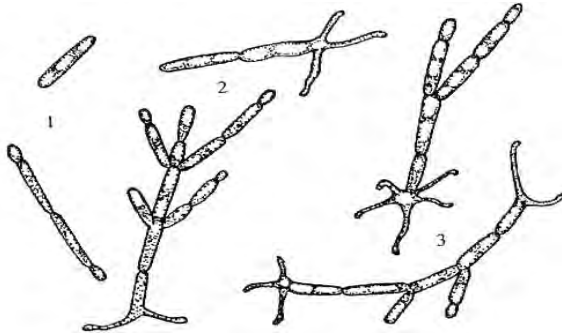
Cins *Blastobotrys*

Mayayabənzər gübələklər olub əsl miselium əmələ gətirirlər. Tumurcuqlanan hüceyrələr ola və olmaya bilər. Dairəvi və ya qısa oval formalı konidilər bir qədər şişmiş uclarda əsas və ya hiflərdə salxım şəklində əmələ gəlir. Konidilər dişciklərdə yerləşir və ya oturaqdır. İlk konidilərdən ikincili konidilər formalaşa bilər. Bu zaman onlar qısa akropetal zəncirlər əmələ gətirir. İlk konidilər zox vaxt qamçışəkilli və ya qılıcıqşəkilli türəməyə malikdirlər. Adətən şəkərləri qıcqırdırlar. Teleomorfları *Stephanoascus* cinsində təsnifləşdirilir.

Cins *Botryozyma*

Hüceyrələri silindrikdir. Vegetativ zoxalması zoxtərtərəfli tumurcuqlanma ilə də əsasda gedir. Psevdomiselium

əmələ gətirir, lakin həqiqi miseliumu yoxdur. Sonluqdakı hğceyrələr dixomatik budaqlanır, sadə və ya mğrəkkəb apressorilərə transformasiya olunurlar (şək. 52). Şəkərləri qıqcırda bilmirlər.



Şəkil 52. *Botryozyma*: 1 – maya hğceyrələri; 2 – psevdomiselium; 3 – apressorlu psevdomiselium

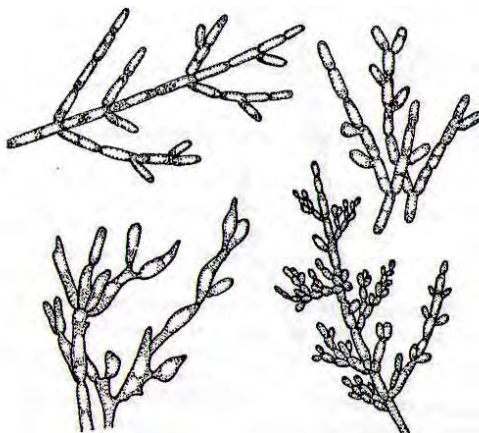
Cins *Brettanomyces*

Hğceyrələr dairəvi, oval, zox vaxt yumurtaşəkilli, silindrik və ya zox uzanmış formada olur. Vegetativ zoxalması zoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir və bəzən bazipetal hğceyrələrdə bipolyarlıq müşahidə olunur. Psevdomiseliumu sadə və ya yaxşı inkişaf etmiş, şaxələnmişdir. Arakəsməsiz budaqlanan miselium əmələ gətirə bilər. Qidalı mğhitlərdə zəif büyyğr və sirkə turşusunun toplanması nəticəsində tez məhv olur. Şəkərləri qıqcırdırlar və mğhitin acerasiyası qıqcırmanı azaltmır. Teleomorf formalar *Dekkera* cinsində təsnifləşdirilir.

Cins *Candida*

Bu cinsin nğmayəndələrinin hğceyrələri dairəvi, oval və ya uzunsov, bəzən yumurtavari, ğzbucaqşəkilli və ya oraqvaridir. Vegetativ zoxalma tumurcuqlanma ilə gedir. Psevdomiselium və ya əsl arakəsməli miselium formalaşa bilər (şək. 53). Bu nüvlər artrokonidilər əmələ gətirmir. Maya gübələkləri arasında ən büyyğk

cins olub təxminən 200 nüvə (bəzən məlum olan maya gübələkləri nüvlərinin 20% - dən çoxunu) əhatə edir. Bura cinsi zoxalmayan, səni filogenetik, heterogen olan maya gübələyi qrupları və maya gübələklərinə bənzər orqanizmlər daxildir. Son vaxtlara qədər bu cinsə həm askomisetli, həm də bazidiomisetli maya gübələklərinin anamorf nəməyəndələri daxil edilmişdi. Xəmə – və genosistematikanın inkişafı nəğəyyən qədər *Candida* cinsinin polifiletikliyi aşağı salmağa imkan yaratdı. Bu, ilk nüvbədə bazidiomisetli affinitet nüvlərin bu cinsdən çıxarılması sayəsində baş verdi. Buna baxmayaraq, *Candida* cinsi formal olaraq qalır və askomisetli maya gübələklərinin natamam nüvlərini üzəndə birləşdirir.



Şəkil 53. *Candida* cinsinin nəməyəndələrində müxtəlif tipli psevdomiseliyumlar

Cins *Geotrichum*

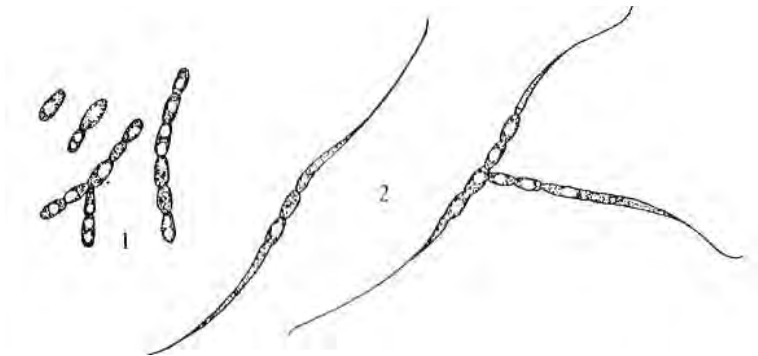
Əksər nüvləri əsl miselium əmələ gətirirlər ki, sonuncular da silindrik artrospora parzalanırlar. Bəzi hallarda miselium blastosporlara parzalanı bilər. Tumurcuqlanan həcceyrələri yoxdur və əsasən xlamidosporlar və endosporlar əmələ gəlir. Adətən şəkərləri qıcqırtmırlar. Teleomorflar *Dipodascus* və *Galactomyces* cinslərində təsnifləşdirilir.

Cins *Kloeckera*

Bu cinsin nəmayəndələri oval, uzunsov, apikulyant həcyrələrə malikdir və bipolyar tumurcuqlanma ilə zoxalırlar. Bunlarda psevdomiselium yoxdur və ya zəif inkişaf edib. Şəkərləri aktiv qıcqırdırlar. *Hanseniaspora* cinsinin anamorflarıdır.

Cins *Mastigomyces*

Həcyrələri oval formada olub zox tərəfli tumurcuqlanma ilə zoxalırlar. Bəzi həcyrələr dartılıb uzanır (30 mkm qədər) və bu zaman nazikləşən (qamçışəkilli) zıxıntılar əmələ gəlir (şək. 54). Şəkərləri zəif qıcqırdırlar. Bu cinsin bir *M.philippovii* nüvə məlumdur. Bu da bir neçə şamla təmsil olunub. Rusiyanın Avropa hissəsinin meşələrində bitki substratlarında aşkar olunmuşdur. Həcyrələrin unikal morfolojiyası əsasında sərbəst cins olaraq ayrılmışdır. Lakin, molekulyar genetik tədqiqatlar göstərdi ki, bu gübələk *Candida tenuis* nüvəyə yaxındır. Lakin bu nüvə həcyrələri oxşar zıxıntılar əmələ gətirmir.

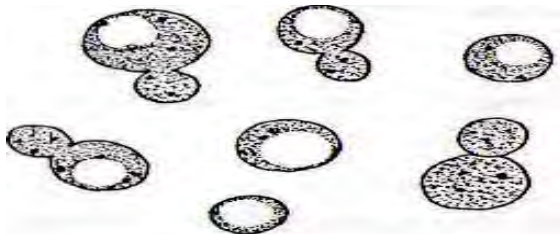


Şəkil 54. *Mastigomyces philippovii*: 1 – tumurcuqlanan həcyrələr; 2 – qamçışəkilli (türəməli) həcyrələr

Cins *Myxozyma*

Həcyrələr dairəvi və oval formalıdır. Vegetativ zoxalması zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə də əsasda baş verir (şək. 55).

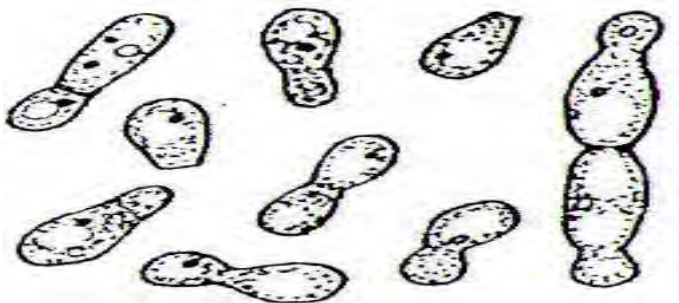
Rudimentar psevdomiseliyum müvcud ola bilir, lakin əsl hiflər əmələ gətirmir. Şəkərləri qıcqırtmır. Bəzən azca nişasta əmələ gətirirlər. Morfoloji və fizioloji xarakteristikaya görə bu gübələklər lipomisetlərə yaxındır. Lakin, rRNT – nin nukleotid ardıcılıqlarının müqayisəsi göstərdi ki, bu cinsin nüvləri *M.kluyveri* nüvə istisna olmaqla *Lypomyces* cinsinə mənsub deyillər.



Şəkil 55. *Myxozyma*: tumurcuqlanan həcyrələr

Cins *Schizoblastosporion*

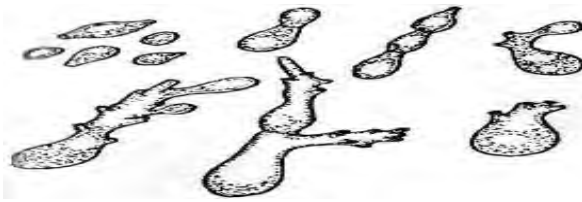
Həcyrələri oval, yumurtavari və ya armudvaridir. Vegetativ zoxalması bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir (şək. 56). Tumurcuqlar nüvbə ilə əmələ gəlir və ayrılma zamanı həcyrədə geniş zapıq qalır. Psevdomiseliyum əmələ gətirir və əsl miseliyumu yoxdur. Şəkərləri qıcqırtmırlar. Sirkə turşusu əmələ gətirmirlər. Bu cinsin zox məlum nüvə *S.starkeyi* – *henricii* - dir və bataqlıq torpaqlarda rast gəlinir.



Şəkil 56. *Schizoblastosporion starkeyi* – *henricii*: monopolyar tumurcuqlu həcyrələr

Cins *Sympodiomyces*

Həceyrələri dairəvi ovaldır. Həceyrələrdə terminal konidiyalara malik qısa konidioforlar inkişaf edir. Bu konidilər simpodial olaraq əmələ gəlir və ayrılma zamanı gürgənən zapıqlar qalır (şək.57). Blastokonidili arakəsməli hişlər müvcud ola bilər, lakin onlar adətən az olur. Şəkərləri qıcqırtmırlar. Maksimal böygmə temperaturu 25⁰C – dir. Yeganə olan *S. parvus*un nüvğnğn məlum olan bğtğn şamları Antarktik materikin sularından ayrılmışdır.



Şəkil 57. *Sympodiomyces parvus*: simpodial tumurcuqlu həceyrələr

Cins *Trigonopsis*

Həceyrələri ғzbucaqşəkilli və ya ellipsvaridir, lakin rombşəkilli və tetraedrşəkilli formaları da məlumdur. Tumurcuqlanma oval həceyrələrdə zoxtərəflidir, kğnclərdə isə ғzbucaqşəkillidir (şək. 58). Pseudomiselium və əsl miselium əmələ gətirmirlər. Şəkərləri qıcqırtmırlar. Bir nüvğ *T. variabilis* aşkar olunmuşdur ki, o da pivə, zaxır və zaxır materiallarından ayrılmışdır.



Şəkil 58. *Trigonopsis variabilis*:tumurcuqlananғzbucaq həceyrələr

3.3. Bazidiomisetli maya gübələkləri

Demək olar ki, “bazidiomisetli maya gübələkləri” termini ilə adlandırılan bəzi gübələklər dimorf orqanizmlərdir. Belə ki, bunlar miseliumlu, telemorf və təkhğəcəyrəli tumurcuqlanan anamorf mərhələlərə malikdirlər. Onların təsnifatının əsas vəzifələrindən biri də bazidiomisetli maya gübələklərlə və “əsl” miseliumlu bazidiomisetlər arasındakı filogenetik əlaqələrin aydınlaşdırılmasıdır (cə. 3). Dimorf bazidiomisetlərin məqsir təsnifatı əsasən rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığının analizi əsasında məğyyənləşdirilmişdir. Bazidiomisetli maya gübələklərinin təsnifatında yuxarıda göstərilən bəzi əlamətlər böyük rol oynayır. Bu əlamətlərə hğəcəyrə divarının monosaxarid tərkibi, bazidilərin morfologiyası, miselium arakəsmələrinin ultrastruktur, nişastayabənzər maddələrin əmələ gəlməsi, inoziti assimilyasiya edə bilməsi aiddir. Məğyyənləşdirildi ki, məhz bu əlamətlər məğyyənləşdirən dərəcədə nüvlərin filogenetik qohumluğunu əks etdirir və nukleotidlər ardıcılığı əsasında tərtib olunan bazidiomisetli maya gübələklərin qruplaşmasına kifayət qədər uyğun gəlir (cə. 4). Son illərin ultrastruktur, biokimyəvi və molekulyar bioloji tədqiqatları göstərdi ki, bazidiomisetli maya gübələkləri monofiletik qrup deyil və bazidiomisetlərin 3 filogenetik xəttinə bölünür. Bu xətlər aşağıdakı siniflərdə üz əksini tapır: *Hymenomyces*, *Urediniomyces* və *Ustilaginomyces*. *Hymenomyces* sinifinə aid olan maya gübələkləri doliporlu (Dolipor – məsafə ətrafında xarakterik qalınlaşma) məsələlərə malikdirlər. Hğəcəyrə divarının hidrolizatlarında qlğkoza, mannoza, ksiloza gştğnlğk təşkil edir. Əksər nüvlər inoziti mənimsəyir və nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirir.

Urediniomyces sinifinə aid olan maya gübələyinə bənzər miseliumlu mərhələdə septlərə malikdir ki, bunlarında hğəcəyrə divarı tədricən mərkəzə doğru daralır və burada bir mərkəzi məsamə yerləşir. Hğəcəyrə divarının hidrolizatlarında mannoza gştğnlğk təşkil etməklə yanaşı, qlğkoza, fukoza və

Cədvəl 3

Bazidiomisetli maya göbələklərin bəzi cinslərinin təsnifatı

Sınıflar	Siralar	Cinslər
<i>Urediniomycetes</i>		<i>Leucosporidium</i> <i>Rhodosporidium</i> <i>Sporidibolus</i> <i>Erythrobasidium</i>
<i>Ustilaginomycetes</i>	<i>Ustilaginales</i> və <i>Tilletiales</i> (Sürməli göbələklər)	<i>Ustilago</i>
	<i>Malasseziales</i>	<i>Malassezi</i>
<i>Hymenomycetes</i>		<i>Tremella</i> <i>Bulleromyces</i> <i>Filobasidella</i> <i>Filobasidium</i> <i>İtersoniya</i> <i>Cystofilobasidium</i> <i>Mrakia</i> <i>Sterigmatosporidium</i> <i>Xanthophyllomyces</i>
		Bazidiomisetli affinitefin anamorf cinsləri <i>Bensingtonia</i> <i>Bullera</i> <i>Cryptococcus</i> <i>Fellomyces</i> <i>Hyalodendron</i> <i>Kockovaella</i> <i>Kurtzmanomyces</i> <i>Pseudozyma</i> <i>Rhodotorula</i> <i>Sporobolomyces</i> <i>Sterigmatomyces</i> <i>Trichosporon</i> <i>Tsuchiyaea</i> <i>Udeniomyces</i>

ramnoza da ola bilir. Lakin ksiloza olmur. Bu gübələklər vahid karbon mənbəyi kimi inoziti mənimsəyə bilmirlər və böyümə zamanı nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirmirlər.

Ustilaginomycetes sinifinin nəməyəndələrinin miseliumunun septlərində sadə məsamələr olmur, lakin incə kanallar şəklində olan mikroməsamələr vardır. Həceyrə divarında qlğkoza zoxluğ təşkil edir, kifayət qədər qalaktoza və mannozada var. Lakin, ksiloza yoxdur. İnozinin assimilyasiyası dəyişkəndir, nişastayabənzər maddələr isə əmələ gəlmir.

Cədvəl 4

Anamorf mərhələlərdə bazidiomisetli maya gübələklərinin differiasiyasına imkan verən fenotipik əlamətlər

Əlamət	<i>Uredinomyces</i>	<i>Ustilaginomycetes</i>	<i>Hymenomyces</i>
Septli məsamələrin strukturu	sadə məsamələr	mikroməsamələr	doliporlu məsamələr
Həceyrə divarının hidrolizatlarında şəkərlərin təşkil edən şəkərlər	mannoza	qlğkoza, mannoza, ksiloza	qlğkoza
Nişastanın əmələ gəlməsi	–	–	+
İnozinin mənimsənilməsi	–	±	+

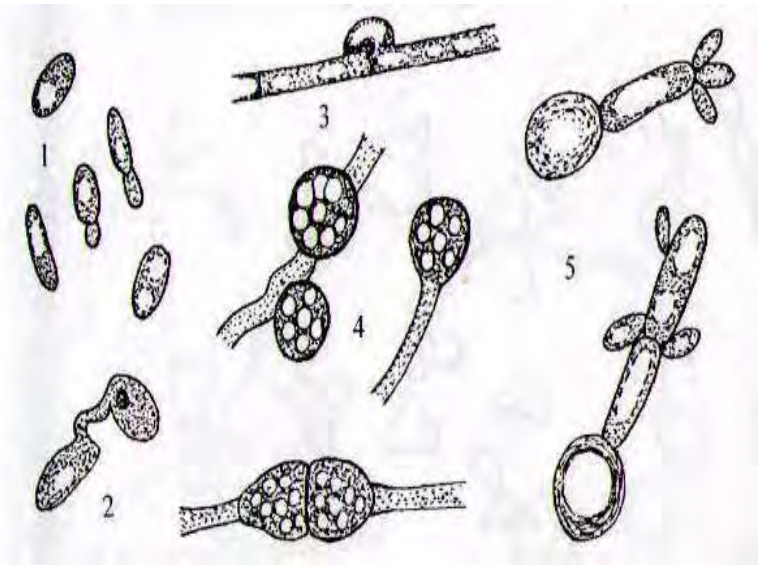
Sinif *Urediniomycetes*

Bu sinifin daha zox yayılmış nəməyəndələri böyük praktiki əhəmiyyətə malikdir və bunlar pas (*Urenidales* sırası) gübələkləridir ki, zoxlu bitkilərin, o cümlədən kənd təsərrüfatı bitkilərinin geniş yayılmış obliqat parazitləridir. Pas

gübələklərində maya gübələyi mərhələsi praktiki olaraq rast gəlinmir. Bununla belə pas gübələklərinə qohum olan bəzi saprotrof cinslər maya gübələkləri kimi geniş məlumdur. Belə ki, onların inkişaf siklində haploid maya gübələyi mərhələsi vardır.

Cins *Leucosporidium*

Koloniyları ağ, zox vaxt selikliklidir. Karotinoid pigmentləri əmələ gətirmir. Tumurcuqlanan həcyrələr oval və ya uzunsovdur. Ballistosporları yoxdur. Zoxlu psevdomiseliyum, bəzən də əsl miseliyum əmələ gətirir. Bunlar heterotallikdir və bipolyar və ya tetrapolyar cətləşmə sisteminə malikdir. Əks tipli haploid həcyrələrin konyuqasiyasından sonra əsl dikariotik toqqalı miseliyum əmələ gəlir (şək. 59).

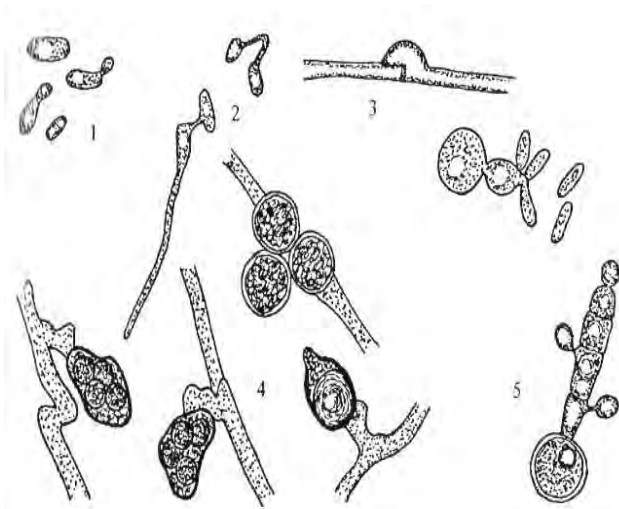


Şəkil 59. *Leucosporidium*: 1 – tumurcuqlanan həcyrələr; 2 – maya həcyrələrinin konyuqasiyası; 3 – toqqası olan dikariotik miseliyum; 4 – teliosporlar; 5 – sporidiumlu promiseliyum

Bunun da gözərində terminal və ya lateral olaraq qalın divarlı teliosporlar əmələ gəlir ki, bunlar da lipid damcıları ilə dolu olur. Teliosporlar miseliumda konyuqasiya olmadan əmələ gələ bilər. Teliosporların əmələ gəlməsi prosesində karioqamiya baş verir. Teliosporun cəcərməsi zamanı meyoza baş verir və adətən arakəsməli promiselium əmələ gəlir. Promiseliumun hər bir həcyrəsi maya gübələyinə bənzər bir və ya bir neçə həcyrə - sporidium (bazidiospor) daşıyır. Şəkərləri qıvcırtmırlar. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmirlər. İnoziti assimilyasiya etmirlər. Bəzi psixrofil nğmayəndələr 20⁰C - dən yuxarı temperaturda böyğmğrlər.

Cins *Rhodosporidium*

Koloniyları karotinoid piqmentlərin hesabına qırmızı, zəhrayı və ya narıncı rəngdə olur. Maya gübələyi mərhələsinin vegetativ həcyrələri dairəvi, oval və ya uzunsov formada olur. Zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə zoxalır və psevdomiselium əmələ gətirir. Ballistosporlar əmələ gətirmir. Cinsin həm homotallik (üz – üzğnə sporulyasiya edən), həm də heterotallik nüvləri var. Sonuncular arasında həm bipolyar (*R. toruloides*) həm də tetrapolyar (*R. dacryoidum*) cğtləşmə sistemi var. Uyğun gələn cğtləşmə tiplərinin qovuşması zamanı konyuqasiya və plazmoqamiya baş verir ki, bundan sonra da miseliumlu dikariotik mərhələ - arakəsməli toqqalı miselium əmələ gəlir. Miseliumda mğxtəlif nüvlərdə formasına gürə fərqlənən teliosporlar əmələ gəlir. Teliosporlar dairəvi, oval, limonşəkilli, bucaq formalı ola bilirlər. Sporların cəcərməsi zamanı arakəsməli promiselium əmələ gəlir, bunun da gözərində lateral və terminal yerləşmiş sporidiumlar əmələ gəlir (şək.60). Sonuncular ayrıldıqdan sonra tumurcuqlanma ilə zoxalır və haploid mərhələni bərpa edir. Şəkərləri qıvcırtmır. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmir və inoziti assimilyasiya etmir.

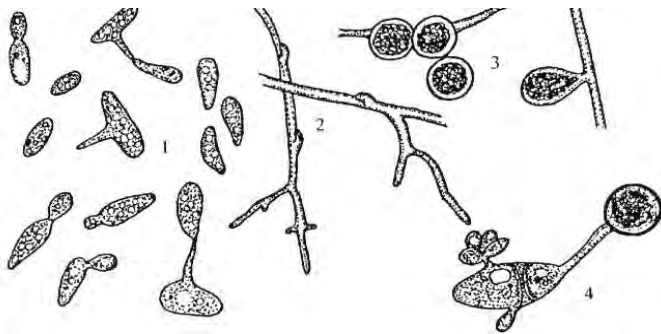


Şəkil 60. *Rhodosporidium*: 1 – tumurcuqlanan həcyrələr; 2 - əks tipli cətləşən həcyrələrin kopulyasiyası və miseliumun əmələ gəlməsi; 3 - toqqalı dikariotik miselium; 4 – məxtəlif nüvlərdə teliosporlar; 5 – teliosporların cəcərməsi və sporidiumlu promiselium əmələ gətirməsi

Cins *Sporidiobolus*

Karotinoid piqmentlərinin hesabına koloniyaları qırmızı və ya zəhrayı rəngdə olur. Maya gübələyi həcyrələri dairəvi və ya oval formalı olub, zoxtərəfli tumurcuqlanma ilə zoxalır. Pseudomiselium və ya əsl miselium formalaşa bilər. Tək həcyrələr və ya miseliumun həcyrələri sadə və şaxələnmiş steriqmalarda tullanan ballistosporlar əmələ gətirir. Homo – və ya heterotallik olurlar. Heterotallik kulturalarda əks tip cətləşmə nəticəsində konyuqasiya baş verir və nəticədə toqqalı dikariotik miselium inkişaf edir. Miseliumda interkalyar və ya terminal olaraq dairəvi formalı qəhvəyi rəngli teliosporlar əmələ gəlir. Teliosporlar sonradan təkhəcyrələri və ya arakəsməli bazidilərə zəvirilirlər (şək. 61). Bazidiosporlar terminal olaraq təkhəcyrəli bazidilərdə və lateral olaraq zoxhəcyrəli bazidilərdə yerləşmişlər. Bəzi nüvlərdə isə bazidilər uzun steriqmalar

ğzərində yerləşirlər. Şəkərləri qıcqırtmır. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmir. İnoziti assimilyasiya etmir.



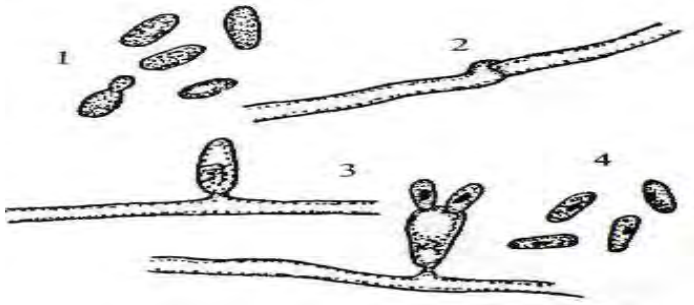
Şəkil 61. *Sporidiobolus*: 1 – steriqmalarda ballistosporlar əmələ gətirən tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – toqqalı dikariotik miselium; 3 – teliosporlar; 4 – teliosporların sporidiumlu promiselium əmələ gətirməklə cğcərməsi

Cins *Erythrobasidium*

Bu cins bir *E. hasegawianum* nüvğ ilə təmsil olunub və telecomorf mərhələ əmələ gətirir. *Rhodotorula hasegawae* nüvğnğn ştamı kühnə pivə mayasından ayrılıb. Anamorf mərhələsində oval tumurcuqlanan hğceyrələrdən ibarət olur. Koloniyaları narıncı – qırmızı rəngli olub, homotallikdir və miseliumlu mərhələsi zarpazlaşma olmadan baş verir. Miseliumu toqqalı və toqqasız ola bilər.

Bu cinsin nğmayəndələrində teliosporlar əmələ gəlmir və bilavasitə hiflərdə lateral zıxıntılarda təkhğceyrəli bazidiumlar (holobazidium) formalaşır. Bazidiumun təpəsində terminal olaraq bazidisporlar yerləşir (şək. 62). Şəkərləri qıcqırtmır, inoziti assimilyasiya etmir və nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmirlər. Həyat sklinin xarakterinə görə (teliosporların və arakəsməli bazidiumların olmaması) bu maya gübələkləri filobazidiumlu gübələklərə yaxındır. Lakin, molekulyar – filogenetik tədqiqatlar göstərdi ki, 18S rRNT – nin nukleotidlər

ardıcılığına görə *E. hasegawianum* *Rhodosporidium* cinsinə daha yaxındır.



Şəkil 62. *Erythrobasidium hasegawianum*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – toqqalı miselium; 3 – miselium üzərində bazidium; 4 – bazidiosporlar

Sinif *Ustilaginomycetes*

Ustilaginomycetes sinifinin nğmayəndələri fitopatogen kimi daha yaxşı məlumdur. Bunlara şgırməli gübələr deyilir və bir zox bitki nüvlərini zədələyir. Buna görə də bu gübələklərin təsnifatı, əsas etibarilə, onların sahib bitki ilə əlaqələrinin xarakteristikasına əsaslanır. Lakin, bir zox şgırməli gübələr, o cəmlədən də *Ustilago* sinifinin əsas cinsi tumurcuqlanan haploid hğceyrələr şəklində saprotrof həyat tərzi şgırgırlər. Şgırməli gübələklərin belə saprotrof mərhələsi anamorf *Pseudozyma* cinsinə aid edilir.

Şgırməli gübələklərə filogenetik cəhətdən bir *Malassezia* cinsi ilə təmsil olunan *Malasseziales* sırası maya gübələkləri yaxındır. Bu ekoloji cəhətdən zox spesifik olan gübələr qrupudur, insan və heyvanların dəri səthində, tğk ürtğyğndə rast gəlinir.

Sürməli gübələr (*Ustilaginales*, *Tilletiales* sıraları)

Şgırməli gübələr böyğk iqtisadi əhəmiyyət kəsb edirlər. Belə ki, onlar bir zox vacib kənd təsərrğfatı bitkilərində xəstəliklər

türədirlər və buna görə də bunlar digər heterobazidiumlu gübələklərlə mğqasiyədə daha intensiv üyrənilmişdir. Buna baxmayaraq onların təsnifatı və felogenetik vəziyyəti hələ aydın olmayaraq qalır. Ənənəvi olaraq bu gübələklər arasında 2 mğxtəlif qrup ayırd edirdilər. Bunlar *Ustilaginales* və *Tilletiales* sıralarıdır ki, bazidiumların morfolojiyasına, arakəsmədəki məsələlərin quruluşuna və konidiogenezin tipinə görə fərqlənirlər. Eyni zamanda molekulyar filogenetik tədqiqatlar göstərdi ki, onlar kifayət qədər bir – birinə yaxındırlar.

Ustilago ən böyük cins olub – 300 – ə qədər nüvə əhatə edir. Bunların əksəriyyəti birləpəli bitkilərdə parazitlik edir. Parazitik mərhələ sahib bitkinin toxumalarında inkişaf edən dikariotik miselium ilə təmsil olunub. Miseliumda qalın divarlı teliosporlar formalaşır ki, bunlar da adətən bitki qalıqlarında və torpaqda qışlayırlar. Teliosporlar silindrik, dürdhğceyrəli bazidilərə çevrilirlər. Bazidinin hər bir hğceyrəsi zoxlu sayda bazidiosporlar (sporidiumlar) əmələ gətirir ki, bunlar da tumurcuqlana bilir və haploid maya gübələyi mərhələsinə başlanğıc verir. Bir zox nüvlərdə teliosporların cğcərməsi asan baş verir. Haploid maya gübələyi hğceyrələri konyuqasiya edir və yenidən dikariotik mərhələ inkişaf edir. Laboratoriya şəraitində maya gübələyi kulturalarında konyuqasiyanı tez – tez müşahidə etmək olur ki, bu da uyğun tip cğtləşən hğceyrələrin qovuşmasından sonra baş verir. Lakin, dikariofaza adətən qeyri – stabildir və zox az nüvlərdə kulturanın tam həyat siklini müşahidə etmək mğmkğn olmuşdur. Maya gübələklərinə bənzər bəzi cinslər, məsələn, *Microbotryum*, *Leucosporidium*, *Rhodospiridium*, *Sporidiobolus* belə həyat siklinə malikdirlər. Buna görə də onları da sğrməli gübələklərə aid edirdilər. Lakin, rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığına görə onlar *Urediniomycetes* sinifinə daha yaxın gübələklərdir. Molekulyar filogenetik tədqiqatlar göstərdi ki, maya gübələklərin mğxtəlif cinslərə aid olan bir sıra anamorf nüvləri (*Candida fusiformata*, *C. tsukubaenses*, *Pseudozyma prolifica*, *Sporobolomyces antarcticus*, *Stephanoascus flocculosus*, *Trichosporon oryzae*) *Ustilago*

cinsinin tipik *U.maydis* nüvə ilə monofiletik qrup əmələ gətirirlər. Bu nüvlər *Pseudozyma* cinsinə aid edilmişdir. Bu cins, sağməli gübələklərin natamam mərhələsini üzgəndə əka etdirir.

Tilletia cinsinə 70 növ daxil edilmişdir ki, bunlar əsas etibarilə bitkilərdə parazitlik edirlər. Silindrik bazidilərin teliosporlarının cəcməsi zamanı arakəsməsiz, bəzən arakəsməli apikal bazidiosporlar əmələ gətirirlər. Azad olmazdan əvvəl bazidiosporlar zox vaxt konyuqasiya olunurlar və dikariotik vəziyyəti bərpa edirlər. Miseliumda zox vaxt aktiv şəkildə atılan bazidiosporlar formalaşır. *Tilletiales* sırasına zox gğman ki, *Tilletiopsis* cinsinə aid saprotrof anamorf maya gübələkləri də daxildir. Bunların miseliumunda uzun oraqvari və ya iyvari ballistosporlar əmələ gəlir.

Cins *Malassezia*

Bu cinsin nğmayəndələri insanın və istiqanlı heyvanların kommensalları hesab olunur və dəri səthində tğk ürtğyğndə yaşayaraq mğxtəlif dəri xəstəlikləri əmələ gətirə bilirlər. Hğceyrələri oval, uzunsov, armudvari, lampaşəkilli olur. Vegetativ zoxalma monopolyar (bir nüvdə zox tərəfli) enteroblastik tumurcuqlanma yolu ilə geniş əsasda gedir. Tumurcuğun ayrılmasından sonra hğceyrədə zapıq qalır. Kulturada adətən birhğceyrəli, lakin sahib heyvanın dərisi gğzərində inkişaf zamanı, salxımvari blastosporu olan miselium əmələ gətirirlər. Hğceyrələr zox qatlı qılafa malik olub xaricdən lipid qatı ilə ürtğlğb. Büygməsi gğzn qidalı mğhğtdə vahid karbon məbəyi kimi yağ turşularının olması vacibdir. Buna gürə də mğxtəlif karbon mənbələrinin assimilyasiyası ilə bağlı olan testlər nüvlərin diferensiassiyası gğzn istifadə olunmur. Şəkərləri qıcqırtmır. Hğceyrə hidrolizatlarında ksiloza yoxdur.

Sinif *Hymenomycetes*

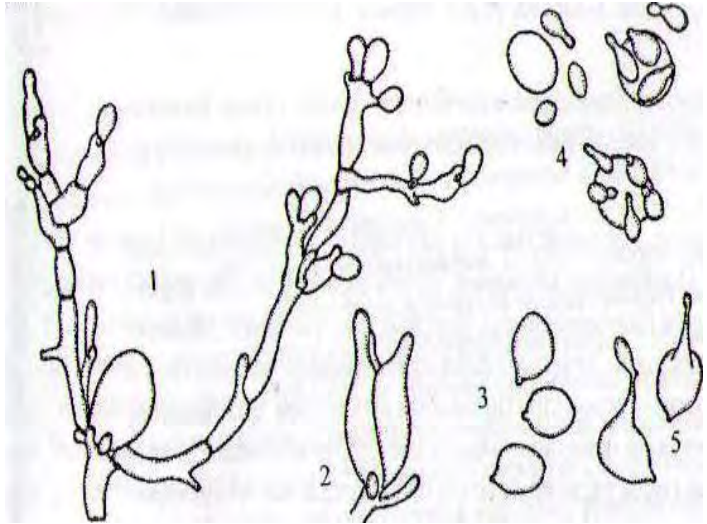
Bu sinifə bazidiomisetli gübələklərin əksər nüvləri daxildir. Həyat siklinin xğsusiyyətlərinə, morfoloji xassələrinə, həmçinin rRNT – nin sekvensiyası məlumatlarına əsasən bu sinif

iki mǵxtəlif filogenetik xəttə ayrılır: 1) himenomisetlər – bunlar maya gübələyi mərhələsi olmayan əsl miseliumlu gübələkləri birləşdirir və əksəriyyəti makroskopik meyvə cisimləri əmələ gətirirlər; 2) *Tremellales* bazidiomisetləri – bir qayda olaraq maya gübələklərinə bənzərdirlər, yəni inkişaf siklində tumurcuqlanan təkhǵceyrəli mərhələyə malikdirlər. Sonuncular rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığına görə 4 sıraya bölünǵr: 1) *Tremellales* sırası. Bura *Bullera*, *Bulleromyces*, *Fellomyces*, *Filobasidiella*, *Koskovaella*, *Sterigmatosporidium*, *Tremella*, *Tsuchiyaea* və b. cinslər daxildir; 2) *Trichosporonales* sırasına *Trichosporon* anamorf cinsi daxildir; 3) *Filobasidiales* sırasına *Filobasidium* cinsi aiddir; 4) *Cystofilobasidiales* sırası *Cystofilobasidium*, *Mrakia*, *Udeniomyces*, *Xanthophyllomyces* və b. cinsləri əhatə edir. Aşağıda daha zox üyrənilmiş himinomisetli maya gübələyi cinslərinin xarakteristikası verilmişdir.

Cins *Tremella*

Təbiətdə bu və bəzi digər yaxın cinslərin (*Holtermannia*, *Trimorphomyces*, *Sirotrema*, *Phyllogloea*, *Fibulobasidium*, *Sirobasidium*) nǵmayəndələri əsasən cansız oduncaqda məskunlaşırlar. Ölmüş oduncaqlarda və budaqlarda onlar ətli – həlməşik meyvə cisimi əmələ gətirirlər (şək. 63). Kulturalarda heterotallik nüvlərin bazidiosporları vegetativ olaraq tumurcuqlanma və ya balistosporların formalaşması yolu ilə zoxalırlar və maya gübələk mərhələsinə başlanǵıc verirlər. Maya gübələyi koloniyaları bozumtul – ağ, sarımtıl, krem rəngli, qonur – boz , zox vaxt selikli olur. Şəkərləri qıvcırtmırlar. İnozinin assimilyasiyası və nişastayabənzər maddələri əmələ gətirmə qabiliyyəti nüvdən asılı olaraq dəyişə bilər. Heterotallikdirlər və cǵtləşmənin uyğun tiplərinin qarışması onların kapulyasiyasına gətirib çıxarır. Tumurcuqlanma bitdikdən sonra konyuqasia borucuqları əmələ gəlir ki, bunların küməkliyi ilə hǵceyrələr birləşirlər və miseliumlu dikariotik mərhələ inkişaf edir. Bəzi nüvlərdə laboratoriya şəraitində becərilən kulturalarda dikariotik miseliumun formalaşmasından sonra meyvə cisiminin inkişafı

başlayır. Meyvə cisminin himenisində 2 – 4 hğceyrəli bazidilər əmələ gəlir. Bazidinin hər bir hğceyrəsi boru zıxıntısı (epibazidi) daşıyır ki, bunun da gözərində bazidiosporlar əmələ gəlir. Bəzən yaxın yerləşən bazidiosporlar konyuqasiya edir ki, bu da dikariotik halın bərpa olunmasına səbəb olur.



Şəkil 63. *Tremella*: 1 – probazidium olan himenin hissəsi; 2 – yetişmiş bazidium; 3 – bazidisporlar; 4 – bazidiosporların cğcərməsi zamanı əmələ gələn tumurcuqlanmış hğceyrələr; 5 – ballistokonidiyalı cğcərmiş bazidiosporlar

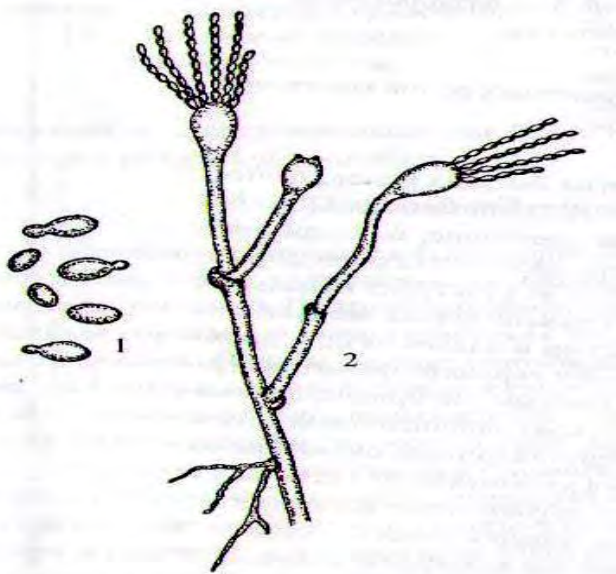
Cins *Bulleromyces*

Bunların koloniyaları krem rəngli, yağlı və ya seliklidir. Hğceyrələr oval formadan silindrik formalara qədər dəyişir. Tumurcuqlanma polyardır və əmələ gələn tumurcuqlar oturaq və ya qısa dişciklərdə olur. Əmələ gələn ballistosporlar dairəvi və ya oval olub, dairəvi simmetriyaya malikdirlər. Teleomorf mərhələ əks tip cərtləşən hğceyrələrin zarpazlaşması nəticəsində inkişaf edir. Lakin, bunların homotallik, üz – üzgnə spor əmələ gətirən

şamlarına da rast gəlinir. Dikariotik hiflər mğtəmədi olaraq haustoriumabənzər zıxıntılara və toqqalara malik şaxələr əmələ gətirir. Arakəsmələr parentosumlu doliporlara malik olur. Bilavasitə miseliumlar ğzərində bazidiumlar inkişaf edir. Bazidiumlar yumru, sancaqvari və ya oval formalı olurlar. Karioqamiyadan sonra bazidiumlar uzununa, əyri və ya kündələn istiqamətdə arakəsmələr əmələ gətirməklə 2 və ya 4 hğceyrəli olurlar. Bazidiumlar ya tumurcuqlanma ilə ya da hiflərlə zoxalır. Sonuncu halda hiflərdə ballistosporlar formalaşır və ya hğceyrələr tumurcuqlanma yolu ilə ayrılırlar. Şəkərləri qıvcırtmırlar. İnoziti mənimsəyirlər və nişastayabənzər maddələr əmələ gətirirlər. Hğceyrə hidrolizatlarında ksilozaya rast gəlinir. Ubixinon Q – 10 ğstğnlğk təşkil edir. Cinsin, yeganə nüvğ *B. albus* – dur. Bu nüv əvvəllər *Bullera* cinsinə aid edilmişdi.

Cins *Filobasidiella*

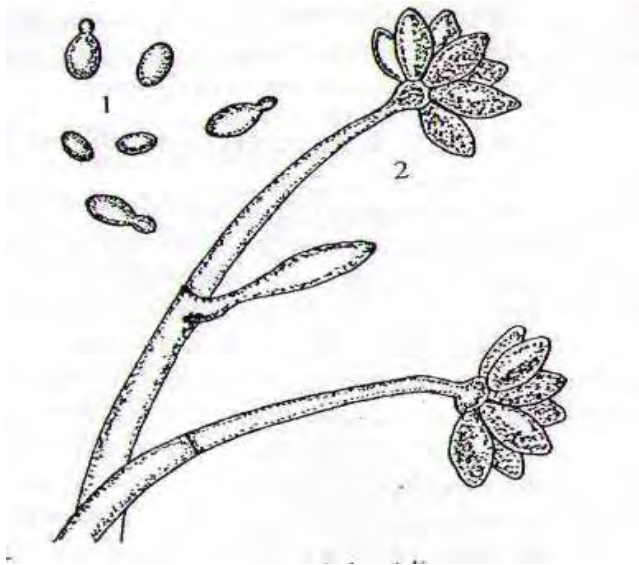
Bu cinsin nğmayəndələrinin koloniyaları ağ və ya krem rənglidir. Adətən seliklikdir, nəzərə zarpan karatinoid pıqmentlər əmələ gətirmir. Tumurcuqlanan haploid hğceyrələri dairəvi və ya oval formalı olub, adətən polisaxarid kapsula ilə ürtğlg olur. Haploid mərhələdə psevdomiselium və ya əsl miselium olmur. Cinsi zoxalma əks tip cğtləşən hğceyrələrin qovuşması ilə başlayır. Cğtləşmə sistemi bipolyardır və bu zaman hğceyrələr konyuqasiya edir. Konyuqasiyadan sonra toqqalara malik dikariotik hiflər əmələ gəlir. Miselium septləri tipik parentosomsuz doliporlara malikdir. Bunlar meyvə cisimi əmələ gətirmirlər. Hiflər ğzərində lateral və ya terminal olaraq təpəsi genişlənmiş holobazidiumlar əmələ gəlir. Bazidiumun yuxarısında 4 lokusdan ibarət bazidisporların bazipetal zənciri əmələ gəlir (şək. 64). Şəkərləri qıvcırtmır. İnoziti assimilyasiya edirlər və nişastayabənzər maddələr əmələ gətirirlər. Cins, gübələyin teleomorf mərhələnin aşkar olunmasından sonra təyin olmuşdur. *Filobasidella neoformans* nüvğ təhlğkəli kriptokokkoz xəstəylinin türədicisidir.



Şəkil 64. *Filobasidiella neoformans*: 1 – tumurcuqlanan həcyrələr; 2 – bazidiumlu və bazidisporlu miselium

Cins *Filobasidium*

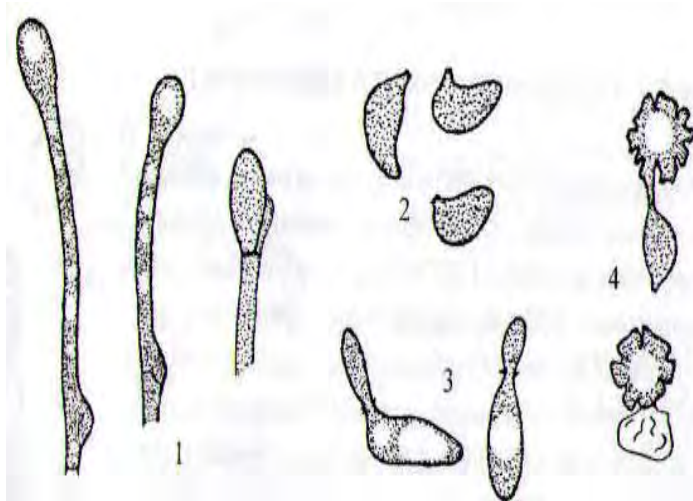
Cinsin nüvlərinin koloniyaları ağ, krem rəngli, azıq zəhrayı, adətən seliklidir. Tumurcuqlanan həcyrələr dairəvi, oval və ya uzunsov formada olurlar. Pseudomiselium və ya əsl miselium formalaşması müşahidə olunur. Heterotallikdir. Cinsi zoxalması cətləşən əks tipli həcyrələrin qovuşması ilə başlayır. Konyuqasiyadan sonra toqqalı dikariotik miselium əmələ gəlir. Miselium üzərində terminal və lateral olaraq dartılaraq uzanmış təkhəcyrəli bazidiumlar (holobazidiumlar) formalaşır. Bazidilərin təpəsində oturaq bazidiosporlar yerləşir ki, bunlar da qatlanmış ləzəkləri xatırladır (şək. 65). Buna görə də bazidium zizəyə oxşayır. Miselium septləri, parentosomsuz tipik dolipora malikdirlər. Qıcqırtma törətmirlər. İnozinin mənimsənilməsi nüvdən asılı olaraq dəyişkəndir. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirirlər.



Şəkil 65. *Filobasidium*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – bazidiosporlu bazidiumlar

Cins *İtersonilia*

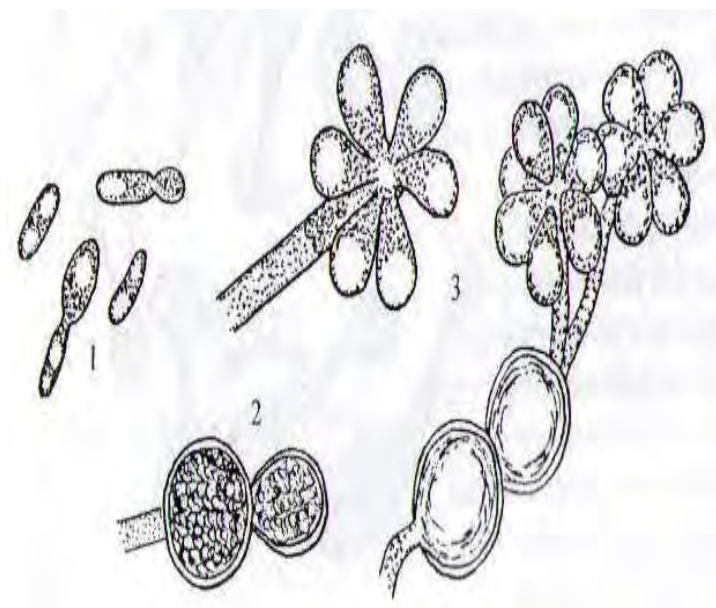
Bu cinsin nğmayəndələrinin koloniyaları krem rəngli, tutqun, kənarları miseliumdur. Zoxseptli miseliumu toqqalı və dikariotikdir. Tək hallarda miselium bitməmiş toqqaları olan monokariotikdir. Dikariotik miseliumda terminal və ya interkalyar olaraq dairəvi, oval və ya armudşəkilli, qalınlaşmış ürtğklğ hğceyrələr (sporogen hğceyrələr) formalaşır (şək. 66). Bunlar bazidilərin analoqu funksiyasını daşıyır. Sporogen hğceyrələrin cğcərməsi zamanı bilateral, simmetrik, oraqvari və armudvari blastokonidilər əmələ gəlir . Cğcərən ballistokonidilər apressoriumlar əmələ gətirir ki, bu da ikincili ballistokonidilərin inkişaf etməsinə səbəb olur. Bu isə öz nüvbəsində monokariotik maya gübələyi fazasını formalaşdırır. Şəkarləri qıvcırtmırlar. Nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirmirlər. Hğceyrə hidrolizatlarında ksiloza var.



Şəkil 66. *Itersonilia*: 1 – sporogen hğceyrəli dikariotik miselium; 2 – ballistokonidilər; 3 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 4 – apressoriumlu ballistosporlar

Cins *Cystofilobasidium*

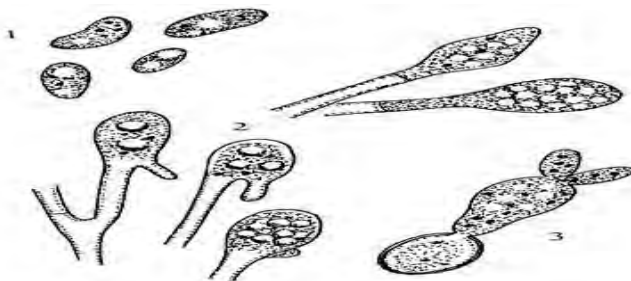
Əksər nüvlərdə koloniyalar karotinoidli piqmentlərin hesabına narıncı, zəhrayı, qırmızı rəngdə olur. Maya gübələyi fazası tək oval və uzunsov polyar tumurcuqlanan hğceyrələr şəklində olur. Bunlar da haploid və diploid ola bilər. Ballistosporlar əmələ gətirmirlər. Bəzi nüvlərdə sadə psevdomiselium formalaşır. Homo – və heterotallikdirlər. Teleomorf mərhələ cətləşən əks tipli hğceyrələrin konyuqasiyasından sonra inkişaf edir və toqqaya malik arakəsməli miselium əmələ gətirir. Miseliumun arakəsmələri parentosomsuz dolipora malikdirlər. Miseliumda interkalyar və ya terminal olaraq dairəvi, qalındıvarlı tğnd piqmentli teliosporlar əmələ gəlir. Teliosporların cğcərməsi zamanı nazik borulu və ya terminal oturan bazidiosporlu arakəsməsiz qısa armudvari bazidiumlar əmələ gəlir (şək. 67). Şəkərləri zəif qıcqırda bilir. İnoziti assimilyasiya edir və nişastayabənzər maddələr əmələ gətirir.



Şəkil 67 . *Cystofilobasidium*: 1 – maya gübələyi həcyrələri; 2 – Teliosporlar; 3 – sporidiumlu promiselium əmələ gətirən Teliosporlar

Cins *Mrakia*

Koloniyları ağ və ya krem rəngli zox vaxt selikli olur. Maya gübələyi fazasında həcyrələr oval və ya uzunsov formalı olub, tumurcuqlanma yolu ilə zoxalırlar. Adətən psevdomiselium əmələ gətirirlər. Miseliumlu faza konyuqasiya olmadan inkişaf edir. Hiflər tək ngvəli və toqqasızdır. Miseliumun septləri parentosomsuz doliporlara malikdir. Hiflərdə qalın divarlı teliosporlar əmələ gəlir ki, bunlar cəcərərək 1 – 3 həcyrəli bazidiumlar əmələ gətirirlər. Bazidiumlarda lateral və ya terminal olaraq, oval bazidiosporlar yerləşir (şək. 68). Qlğkozanı qıcqırda bilirlər. İnoziti assimilyasiya etmirlər. Nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirirlər. Psixrofil orqanizmlər olub, əksər ştamlarda maksimal inkişaf temperaturu 22 – 25⁰C – dir.



Şəkil 68. *Mrakia*: 1 – maya gübələyi hğceyrələri; 2 – teliosporlar; 3 – sporidiumlu promiselium əmələ gətirən çğcərmiş teliosporlar

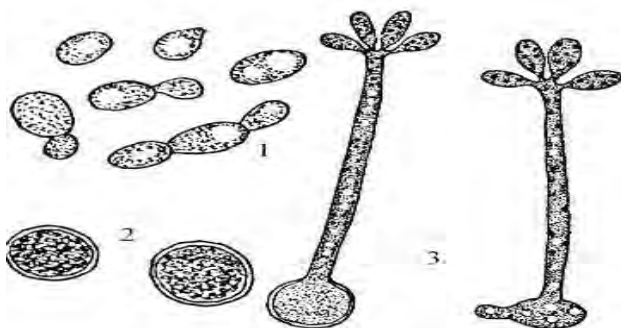
Cins Sterigmatosporidium

Koloniyları krem rəngli və seliklikdir. Hğceyrələri oval və ya uzunsov formada olur. Tumurucuqlar uzun zıxıntılarda (steriqmalarda) əmələ gəlir və arakəsməli olur və steriqmanın distal ucunda yerləşirlər. Pseudomiselium və toqqalı əsl dikariotik miselium əmələ gətirirlər. Miseliumda qalın divarlı hğceyrələr formalaşır ki, bunlar da dikariotik teliosporları xatırladır. Onlar bazidiumlara bənzər təkhğceyrəli strukturlar əmələ gətirirlər. Şəkərləri qıcqırtmırlar. İnoziti assimilyasiya edir və nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirirlər. Hğceyrə hidrolizatlarında ksiloza var.

Cins Xanthophyllomyces

Karotinoidli piqmentlərinin hesabına koloniylar narıncı – qırmızı rəngli olur. Hğceyrələr dairəvi və ya qısa oval olub, tumurcuqlanma ilə zoxalırlar. Kühnə kulturalarda hğceyrələr xlamidosporlara zevrilir. Əsl miselium bunlarda yoxdur. Cinsi proses hğceyrələrinin üz tumurcugu ilə konyuqasiyası nəticəsində baş verir. Konyuqasiyadan sonra ziqot uzun silindirik bazidiuma zevrilir. Baziosporlar bazidiumlarda terminal olaraq kizik zıxıntılarda yerləşirlər (şək. 69). Bazidiosporlar tumurcuqlanma

yolu ilə cəcəirlər. Qlğkozanı qıqcırdırlar. İnoziti mənimsəmirlər. Nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirirlər. Cinsin yeganə nüvğ *X. dendrorhous* – dur ki, bunun da anamorfı *Rhaffia rhodozyma* adı altında məlumdur. Bu nüv ağacların yazda axan şirələrinde məskunlaşır və onun təmiz kulturasından astaksantin maddəsi alınır ki, balıqların qidasına yem əlavəsi kimi qatılır.



Şəkil 69. *Xanthophylomyces dendrorhous*: 1 – vegetativ tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – kühnə kulturalarda yaranan xlamidosporlar; 3 – bazidisporlu silindrik bazidiumlar

3.4. Bazidiomisetli affinitetin anamorf cinsləri

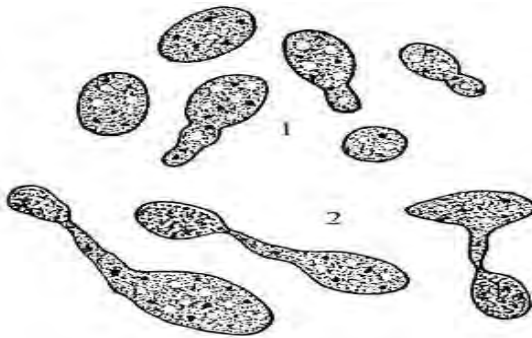
Askomisetli maya gübələklərində olduğu kimi, bazidiomisetli maya gübələyi nüvlərinin arasında da yalnız anamorf halında olanlar məlumdur. rRNT - nin nukleotidlər ardıcılıqlarının mğqayisəsi göstərdi ki, bazidiomisetli affinitetin natamam maya gübələkləri yuxarıda baxılan hər ğz sinifin *Urediniomycetes*, *Ustilaginomycetes* və *Hymenomycetes* nğmayəndələrini üzlərində əks etdirirlər. Bazidiomisetlərin zox nüvlğ anamorf cinsləri filogenetik cəhətdən zox heterogen qruplara aiddir. Məsələn; *Cyptococcus* cinsinin mğxtəlif nüvləri *Tremella*, *Flobasidium*, *Cystofilobasidium* cinslərin nüvlərinə zox oxşadırlar. *Rhodotorula* cinsinin nüvləri *Sporidiobolus*, *Rhodosporidium*, *Erythrobasidium* cinslərin anamorfları hesab olunurlar.

Cins *Bensingtonia*

Koloniyları ağ, krem rəngli, azıq zəhrayı, qəhvəyiə zalan və ya boz – qırmızı rənglərə malik olur. Həceyrələri oval və ya uzunsovdur. Tumurcuqlanma əsasən həceyrə qətblərində baş verir və oturaqdır və ya qısa dişiciklər üzərində olur. İkitərəfli simmetrik ballistosporlar əmələ gətirirlər. Ballistosporlar formaca dög və ya əyilmiş, apikulyant, oval, badamşəkilli, oraqvari və ya tumurcuqşəkilli olurlar. Pseudomiselium və ya əsl miselium əmələ gətirirlər. Miseliumun septləri sadə məsaməlidir. Şəkləri qısqırtmırlar. İnozi mənim səmirlər və nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirmirlər. Həceyrə hidrolizatlarında ksiloza yoxdur.

Cins *Bullera*

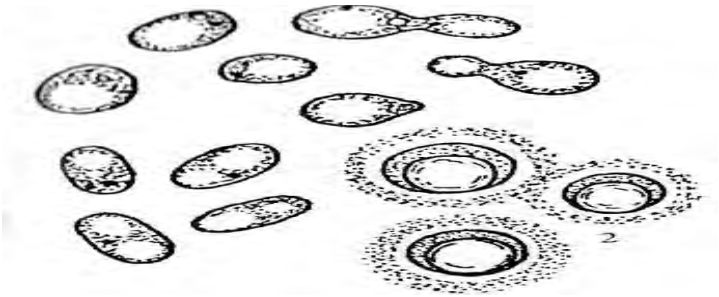
Koloniyları ağ, krem rəngli, qəhvəyi, narıncı və ya qırmızı, selikli və ya qurudur. Həceyrələri dairəvi, oval və ya uzunsovdur. Tumurcuqlanma əsasən polyardır, əmələ gələn tumurcuqlar oturaq və ya qısa dişiciklərdə yerləşəndir. Əmələ gələn ballistosporlar radial və ya ikitərəfli simmetrikdir, dairəvidir, ellipsoidal, bəzən bucaqlıdır, damcışəkilli və ya oraqvaridir (şək. 70). Pseudomiselium və əsl miselium əmələ gətirirlər. Şəkləri qısqırtmırlar. Həceyrə hidrolizatlarında kisiloza var.



Şəkil 70. *Bullera*: 1- tumurcuqlanan həceyrələr; 2 - ballistosporlu həceyrələr

Cins *Cryptococcus*

Koloniyları ağ, krem rəngli, bəziləri qırmızı, sarımtıl, narıncı və ya azıq zəhrayı rənglidirlər. Əksər nüvlər seliklidir. Həceyrələri əsasən dairəvi, oval və ya uzunsov olub, əsasən kapsulalaşmışdır (şək. 71). Vegetativ zoxalması polyar və ya zoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Pseudomiseliyum və ya əsl miseliyum əmələ gətirirlər. Bəzi nüvləri inoziti assimliyasıya edirlər. Əksər nüvləri nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirirlər. Həceyrə hidrolizaflarında ksiloza var. Hər yerdə yayılıb. Maya gübələklərinin torpaqda və bitkilər üzərində bəzi təbii zonalarında geniş yayılmış cinslərindən biridir. *Cryptococcus* cinsində *Filobasidium*, *Filobasidiella*, *Cyctofilobasidium* və digər tele morf cinslərin anamorfları təsnifləşdirilir.



Şəkil 71. *Cryptococcus*: 1- cavan tumurcuqlanan həceyrələr; 2- kapsulalı həceyrələr

Cins *Fellomyces*

Həceyrələri dairəvidən ellipsoidal formaya qədər ola bilər. Tumurcuqlar tək – tək steriqmaların sonunda əmələ gəlir və septanın yaranmasından sonra steriqmadan ayrılır. Bu ayrılma steriqmanın distal ucunda baş verir (şək. 72). Steriqmaların uzunluğu 4 mkm - ə qədər zəif və əsl miseliyum formalaşa bilər. Ballistosporlar əmələ gətirmirlər. Şəkərləri qıcqırtmırlar. Həceyrə

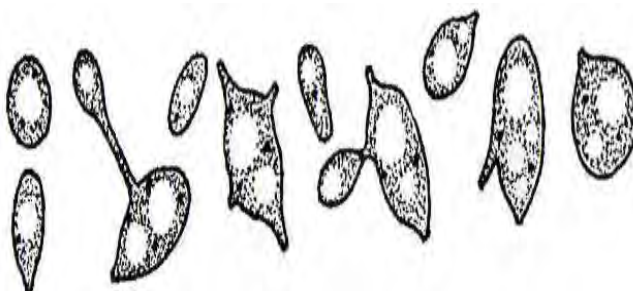
hidrolizatlarında ksiloza qeyd olunur. İnoziti və D – qlğkuron turşusunu assimliyasiya edirlər.



Şəkil 72. *Fillomyces penicillatus*: zıxıntılarında (steriqmalarda) tumurcuqlar olan hğceyrələr

Cins *Kockovaella*

Koloniyları bozuntul, bozuntul – sarı, bozuntul – narıncı rəngli olub, hğceyrələri dairəvi, qısa oval və ya tumrucuqşəkillidir. Zoxalması ğz yolla gedir: adi tumurucuqlanma ilə (zox nadir halda), nazik zıxıntılarda (steriqmalarda) tumurcuq əmələ gətirməklə və ballistosporların formalaşması ilə (şək. 73). Ballistosporlar dairəvi, turpşəkilli, tumurcuqşəkilli və ya ellipsoidal formalıdır. Miselium və psevdomiselium əmələ gətirmirlər və şəkərləri qıçqırtmırlar. Hğceyrə hidrolizatlarında ksiloza var.



Şəkil 73. *Kockovaella*: zıxıntılarda tumurcuqlar əmələ gətirən hğceyrələr

Cins *Kurtzmanomyces*

Həceyrələri dairəvi, oval və ya silindrik formada olur. Konidiləri (tumurucuqları) steriqmaların yuxarısında tək – tək əmələ gəlir və septanın yaranmasından sonra ayrılırlar. Ayrılma steriqmanın distal ucunda baş verir. Bəzən steriqmalar uzanır və ya şaxələnir. Bu halda əlavə tumurucuqlar formalaşır. Əsl miselium əmələ gətirirlər. Ballistosporlar yaranmır. Qlğkozanı qıcqırtmırlar. İnoziti mənimsəmirlər və nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmirlər. Həceyrə hidrozatlarında ksiloza olmur. *Fellomyces* cinsindən yalnız həceyrə hidrolizatında ksilozanın olmaması ilə fərqlənir.

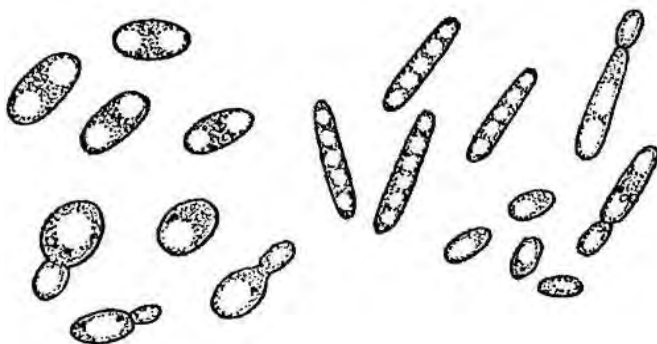
Cins *Pseudozyma*

Koloniyaaları bozuntul ağ, zəhrayı, narıncı və ya qəhvəyi rənglidir. Kənarlarında substrat və hava miseliumu olur. Həceyrələr formasına güərə zox dəyişkəndir, zox vaxt oval və ya uzunsov formada olurlar. Miselium sept olan sahələrdə dartılmışdır. Zox vaxt lizisə uğrayan həceyrələrdə sitoplazmanın ayrılması müşahidə olunur. Miseliumda uzun dişciklərdə iy şəkilli blastokonidiumlar və konidiumların akropetal zənciri formalaşır. Sporogenez zamanı xlamidosporlar əmələ gələ bilər, lakin ballistosporlar yaranmır. Şəkərləri qıcqırtmırlar. İnoziti assimiliyaya edirlər. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmirlər. Həceyrə hidrolizatlarında ksiloza yoxdur. *Pseudozyma* cinsinin nüvləri müxtəlif natamam maya gübələyi cinslərində təsnifləşdirilmişdir (*Sporobolomyces*, *Candida*, *Sterigmatomyces*, *Stephanoascus*). Molekulyar – bioloji tədqiqatlar nəticəsində bu nüvlər *Pseudozyma* cinsinə aid edilmişlər. rRNT – nin nğkleotidlər ardıcılığının müqayisəsi onların sğrməli gübələklərin anamorf mərhələsi olduğunu göstərmişdir.

Cins *Rhodotorula*

Koloniyaaları qırmızı, zəhrayı, ağ və kremrənglidir. Həceyrələri dairəvi, oval və ya uzunsov formada, bəzi nüvlərdə iy və siqaret şəkillidir (şək. 74). Vegetativ zoxalması

zoxtərəfli və ya polyar tumurcuqlanma ilə baş verir. Pseudomiselium və ya əsl miselium formalaşa bilər. Ballistosporlar əmələ gəlmir. Şəkərləri qıçqırtmırlar. İnozin assimilyasiyasına mğnasibət dəyişkəndir. D – qlğkuron turşusunu mənimsəyirlər və nişastayabənzər maddə əmələ gətirmirlər. Həceyrə hidrolizatlarında ksiloza müşahidə olunmur. Polifiletik cinsdir.



Şəkil 74. *Rhodotorula*: mğxtəlif nüvlərin həceyrələri

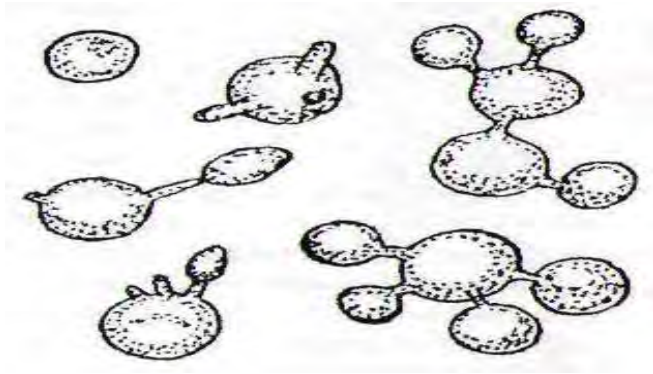
Cins *Sporobolomyces*

Koloniyları zəhrayı, narıncı – qırmızı, krem rəngli və ya sarımtıl qəhvəyi rənglidir. Həceyrələri oval, iyşəkili və ya uzunsovdur. Tumurcuqlanma əsasən polyardır, bəzən zoxtərəflidir, tumurcuqlar oturaqdır və ya qısa dişiciklər üzərində yerləşir. Ballistosporlar əmələ gətirir. Ballistosporlar ikitərəfli simmetrikdir, allantoidli, lobyəşəkili, badamşəkili, damcışəkili və oraqvaridir. Pseudomiselium və əsl miselium əmələ gətirə bilirlər. Şəkərləri qıçqırtmırlar və həceyrə hidrolizatlarında ksiloza yoxdur. Bir zox nüvlər *Sporidiobolus* cinsinin anamorflarıdır.

Cins *Sterigmatomyces*

Koloniylar ağ və ya krem rənglidir, həceyrələri isə dairəvi və oval formalıdır. Vegetativ zoxalma zamanı 1 – 2 ədəd 3

mkm uzunluğunda konidiogen steriqmalar əmələ gətirir. Konidiumlar (tumurcuqlar) bu steriqmaların uclarında yaranır. Tumurcuqlar da həmzinin konidiumlu steriqmalar əmələ gətirə bilər ki, bu da qısa şaxələnmiş hğceyrə zəncirlərinin formalaşmasına gətirib zıxarır (şək. 75). Tumurcuğun ayrılması steriqmanın mərkəz hissəsində septanın əmələ gəlməsindən sonra baş verir. Miselium və ballistosporlar əmələ gətirmirlər. Şəkərləri qıvcırtmırlar. İnoziti assimilyasiya edirlər. Hidrolizatlarında ksiloza yoxdur.

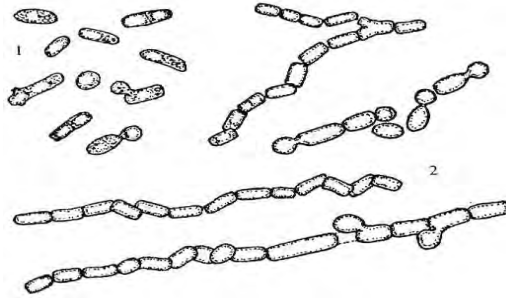


Şəkil 75. *Sterigmatomyces halophilus*: zıxıntılarda tumurcuq olan hğceyrələr

Cins *Trichosporon*

Bu cinsin nüvlərinin koloniyaları krem rəngli, selikli və ya qurudur. Zoxlu miqdarda arakəsməli miselium əmələ gətirirlər (şək. 76). Miselium artrosporlara parzalanır. Miseliumda həmzinin blastokonidilər, şaxələnmiş apressorilər və endosporlar formalaşa bilər. Tumurcuqlanan hğceyrələr və psevdomiselium bir qayda olaraq müşahidə olunmur. Miselium septləri doliporludur. Şəkərləri qıvcırtmırlar. Hğceyrə hidrolizatlarında ksiloza vardır. Filogenetik cəhətdən heterogen cinsdir və əvvəllər buraya həm askomisetli, həm də bazidiomisetli affinitet nüvlər daxil edilmişdi. Hal – hazırda isə bu cinsdə yalnız

bazidiomiset affinitetin anamorf nüvləri birləşdirilir. Bunlar da zoxlu sayda artrokonidlərin əmələ gəlməsi ilə xarakterizə olunurlar.



Şəkil 76. *Trichosporon*: 1 – tumurcuqlanan hğceyrələr; 2 – artrospora parzalanmış miselium

Cins *Tsuchiyaea*

Bu cinsə yeganə *T. wingfieldii* növü aiddir. Bu növ əvvəllər, *Sterigmatomyces* cinsində təsnifləşdirilmişdi. *T. wingfieldii* növündə vegetativ zoxalma həm steriqmalarda konidlərin formalaşması ilə həm də enteroblastik tumurcuqlanma yolu ilə baş verir. Hğceyrə hidrolizatlarında ksiloza müşahidə olunur.

Cins *Udeniomyces*

Bu cinsə əvvəllər *Bullera* cinsində təsnifləşdirilmiş bir neçə növ aiddir. Bunlar *Bullera* cinsinin digər növlərdən bir sıra fenotipik əlamətlərinə görə və rRNT – nin nukleotidlər ardıcılıqlarına görə fərqlənirlər. Koloniyaları zəif rənglənilir, rəngli və ya zəhrayı rənglə xarakterizə olunur. Hğceyrələri oval və ya uzunsovdur, uzanaraq qısa hiflər əmələ gətirə bilirlər. Zox vaxt iki tərəfli simmetrik (damcışəkilli, sancaqşəkilli) 15 mkm diametrə malik ballistosporlar əmələ gətirirlər. Hğceyrə hidrolizatlarında ksiloza vardır.

IV FƏSİL

MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN İDENTİFİKASIYASI

4.1. Maya göbələyi növünün standart təsviri üçün istifadə olunan əlamətlər

Maya göbələklərində nüvənin təsviri özünə standart dəst əlamətlər işlənmişdir. Maya göbələklərinin morfolojiyasının təsviri və fizioloji testlərin qoyulması özünə standart tərkibli xüsusi qidalı mğhitlər istifadə olunur. Aşağıda göstərilən əlamətlər nüvlərin xarakteristikası özünə istifadə olunur:

1) Duru qidalı mğhitdə böyümə: qidalı mğhitin səthində nazik qatın (ürtəyən) əmələ gəlməsi, həlqələr və 30 gənlik kulturada zükəntə, həcyrələrin forması və 3 gənlik kulturada vegetativ zoxalma şulu, həcyrələrin üzləşmə;

2) Səmənilə – aqar bərk qidalı mğhitdə böyümə: becərilmənin 30 – cu gənində ştrixin təsviri, 3 – gənlik kulturada həcyrənin morfolojiyası, nəhəng koloniyaların təsviri;

3) Qarğıdalı və ya kartoflu bərk (aqarlı) qidalı mğhitdə inkişaf: əsl miseliumun əmələ gəlməsi, psevdomitseium, artrospor və xlamidosporun olması;

4) Ballistosporların əmələ gəlməsi və forması;

5) Həyat siklinin təsviri: homotallizm və heterotallizm, ask və ya bazidilərin əmələ gəlməsi, diploidizasiya şulu, askosporların sayı və forması, onların asklardan azad olma şərhi;

6) Şəkərləri qıçqırtması: 5-10 mənbədən ibarət qıçqırma spektri (qləkoza, qalaktoza, maltoza, laktoza, raffinoza, treqaloza və s.) ;

7) Karbon mənbələrinin assimilyasiyası: 30 – 40 mənbədən ibarət spektr (qləkoza, qalaktoza, sorboza, saxaroza, maltoza, sellobioza, treqaloza, laktoza, melibioza, raffinoza, melesitoza, inulin, nişasta, D-ksiloza, L-arabinoza, D-arabinoza, D-riboza, L-ramnoza, D-qləkozamin, N-asetil-D-qləkozamin, metanol, etanol, qliserin, eritrit, ribit, dulsit, D-mannit, D-sorbit, 2-metil-D-qləkozid, salisin, d-qləkonat, DL-laktat, suksinat, sitrat, inozit, heksadekan, nitratlar, nitritlər, vitaminlərsiz böyümə, 2-

keto-D-qlğkonat, 5-keto-D-qlğkonat, saxarat, ksilit, L-arabit, arbutin, propan-1,2-diol, butan-2,3 diol və b.);

8) Azot mənbələrinin assimilyasiyası (KNO_3 , KNO_2 , kadaverin, L-lizin, etilamin);

9) Vitaminlərsiz mğhitdə böygmə: böygmə müşahidə olmadıqda fərdi vitaminə (biotin, tiamin, piridoksin, paraaminobenzol turşusu, inozit) olan ehtiyacın mğəyyənləşməsi;

10) Yğksək osmotik təzyiqli mğhitlərdə böygmə: osmotolerantlıq (50 -60% qlğkoza olan mğhitlərdə böygmə), halotolerantlıq (NaCl mğxtəlif qatılıqlarında, 10% NaCl və 5% qlğkoza olan mğhitlərdə böygmə);

11) Böygmənin temperatur sərhədləri (25, 28, 34, 37, 40^0C);

12) Nişastayabənzər maddələrin sekresiya (ifraz) olunması;

13) Sikloheksimidə davamlılığı;

14) Sidik cüvhərini hidroliz edə bilməsi;

15) Arbutini parzalaya bilməsi;

16) Jelatini pıxtalaşdırma bilməsi;

17) Yağları hidroliz etməsi;

18) Ğzvi turşular əmələ gətirməsi;

19) Efirlər əmələ gətirməsi;

20) Hğceyrəxarici polisaxaridlərin monosaxarid tərkibi;

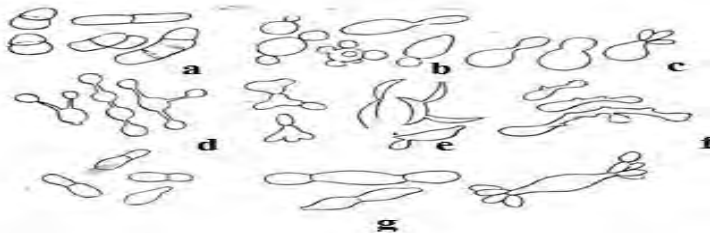
21) Q kofermentinin tipi.

Bu təsvirlərlə yanaşı digər xarakteristikalar da mğəyyən oluna bilər. Bunlara daha geniş spektrli birləşmələrin assimilyasiyası, mğxtəlif nüv üldğrğcğ toksinlərə davamlılıq və həssaslıq, DNT – nin yaxın nüvlərlə homologiya səviyyəsi, DNT – nin PZR analiz nəticələri, rDNT – in nukleotidlərinin ardıcılıq nəticələri aiddir. Nüvğn təsvirinə mğtləq tədqiq olunan ştamların sayı, haradan və nə vaxt ayrıldığı barədə məlumatlar daxil edilməlidir. Yuxarıdakı kriteriyalar ğzrə yeni nüvğn təsviri zap dilində və həmzinin latın dilində verilməlidir.

4.2. Vegetativ çoxalma prosesinin xarakteristikası

4.2.1. Vegetativ çoxalma üsulları

Maya gübələklərinin vegetativ zoxalması tumurcuqlanma və bülğnmə yolu ilə gedir. Kündələn arakəsmənin (septin) əmələ gəlməsi hesabına bülğnərək zoxalma *Schizosaccharomyces* və *Endomycetaceae* fəsiləsinə aid olan mayayabənzər gübələklər özünə xarakterikdir (şək. 77 a). Tumurcuqlanma zamanı hğceyrənin səthində kizik qabarma (tumurcuq) əmələ gəlir, tədricən böyüyərək ana hğceyrə üzləşsəgnə zatır və ana hğceyrədən ayrılır. Tumurcuğun ana hğceyrədən ayrıldığı yerdə həlqəşəkilli zapıq (iz) qalır. Ana hğceyrənin səthinin mğxtəlif sahələrində eyni zamanda və ya ardıcıl olaraq tumurcuqlar əmələ gəliirsə buna zoxtərəfli tumurcuqlanma deyilir (şək. 77 b). Tumurcuq bəzən geniş əsasda əmələ gəlir və ayrılma zamanı zox darlaşır. Bəzi hallarda isə tumurcuq zox dar əsasda formalaşır. Bu hallar *Cryptococcus* cinsinin nğmayəndələrində rast gəlinir (şək.77c). *Sterigmatomyces* cinsinin nğmayəndələrində tumurcuqlar steriqmaya bənzər uzun zıxıntılar gözərində əmələ gəlir (şək. 77 d). Gözbucaqşəkilli (*Trigonopsis*) və oraqşəkilli (*Selenotila*) hğceyrələrdə tumurcuqlar hğceyrənin qabarıq olan nahiyyəsində və uc hissəsində formalaşır (şək. 77 e). *Sympodiomyces* gübələklərində tumurcuqlar konidiforların ucunda əmələ gəlir (şək. 77 f). Bəzi hallarda tumurcuq əmələ gələndən sonra ana hğceyrədən arakəsmə (septa) ilə ayrılır. Belə zoxalmaya tumurcuqlu bülğnmə deyilir. Tumurcuqlu bülğnmə monopolyar və bipolyar ola bilər (şək. 77 g).

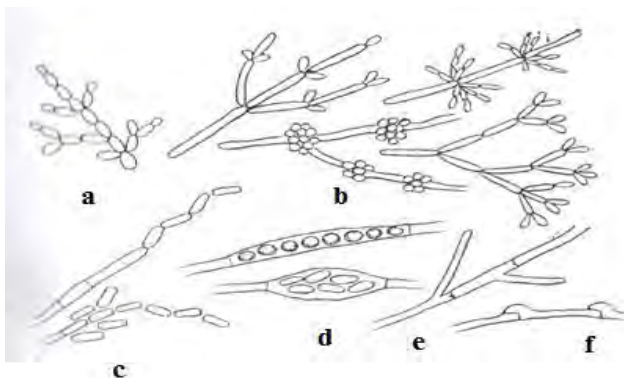


Şəkil 77. Maya gübələyinin vegetativ zoxalması

Tumurcuqlanma zamanı əmələ gələn yeni həcyrələr ana həcyrədən ayrılmırsa bu zaman əmələ gələn həcyrələr yığımı psevdomiseliyum adlanır. Psevdomiseliyum eyni ülzülg uzunsov həcyrələrdən təşkil olunubsa buna primitiv forma deyilir (şək. 78 a). Yaxşı inkişaf etmiş psevdomiseliyum uzanmış, zox vaxt sığpırgəşəkilli psevdohiflərdən ibarət olur (şək. 78 b). *Torulopsis* və *Candida* cinsləri məhz bu əlamətlərə görə bir – birindən fərqlənirlər. Belə ki, *Candida* cinsli gübələklər psevdomiseliyum əmələ gətirə bilirlər, *Torulopsis* cinsli gübələklərdə isə bu müşahidə olunmur.

Maya gübələkləri bülğnmə yolu ilə zoxaldıqda, onların əmələ gütirdikləri sapvari strukturlar (hiflər) əsl miseliyumu formalaşdırırlar. Belə miseliyum hifləri ayrı-ayrı həcyrələrə parzalana bilir və əmələ gələn həcyrələr artrospor adlanır (şək. 78 c). Kühnə kulturaların həcyrələrində qeyri – cinsi sporlar (endosporlar) əmələ gələ bilər. Bu halda həcyrələr bəzən şişmiş şəkildə olurlar (şək. 78 d).

Ambrosiozyma cinsinin nğmayəndələrində hiflərin arakəsməsindəki məsamədə genişlənmə müvcud olur (şək. 78 e). Bazidiomisetli maya gübələkləri toqqalı miseliyuma malik olurlar (şək. 78 f).



Şəkil 78. Miseliyumuun tipləri

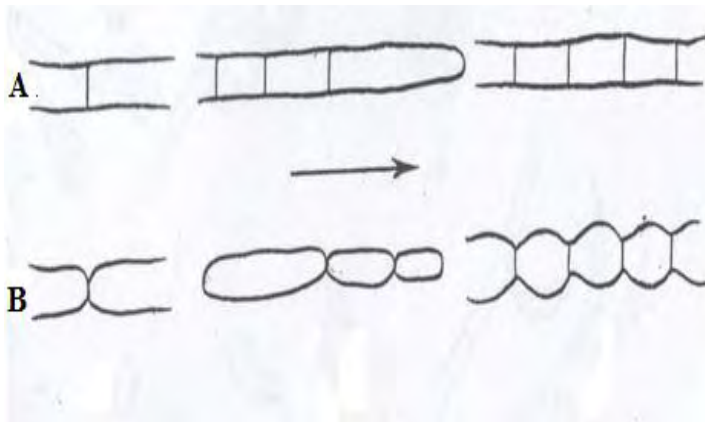
Maya gübələklərinin əmələ gətirdikləri həqiqi və yalanzi miseliumları fərqləndirmək zox vacibdir və bunun gızgn aşğıdakıları bilmək lazımdır.

1) Əsl miseliumun hğceyrələri arasında dğz arakəsmələr müvcud olduğı halda (şək. 80A), psevdomiseliumun hğceyrələri bir – biri ilə daralmış ucları vasitəsilə birləşmiş olurlar (şək. 79 B).

2) Əsl miseliumda hiflərin ucundakı hğceyrələr digər hğceyrələrdən uzun olur (şək. 80A), psevdomiseliumun hğceyrələri isə əksinə - ucdakı hğceyrələr kizik ülzğlg olurlar (şək. 79B).

3) Əsl miseliumda hğceyrələr arasındakı septallarda dartılma yoxdur (şək. 80A), psevdomiseliumun hğceyrələri arasında dartılma aydın gürğnğr (şək. 79B).

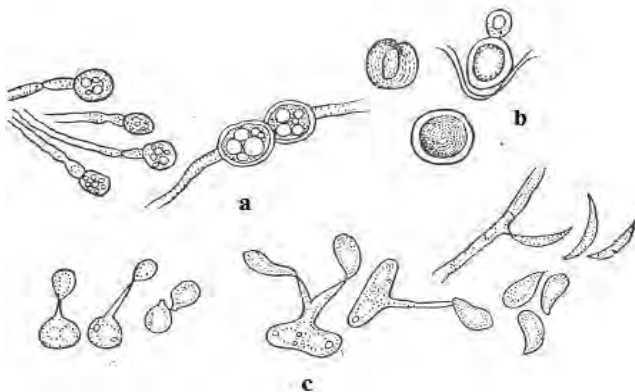
Maya gübələklərinin vegetativ zoxalma gşullarını onların mikromorfoloji təsviri zamanı müşahidə etmək olar. Miselium və psevdomiseliumun əmələ gəlməsini kartoflu – qlğkozali aqar qidalı mğhitində və ya əşya şüşəsi gğzərindəki kulturada izləmək olar.



Şəkil 79. Həqiqi və yalanzi miselium arasındakı fərq: A – əsl miselium, B – psevdomiselium

4.2.2. Xlamidosporların və ballistosporların əmələ gəlməsi

Xlamidosporlar vegetativ həcyrələrdən interkalyar və terminal olaraq əmələ gələn qalın divarlı şəkətdə olan həcyrələrdir. Bu türəmələr, hiflərin ayrı – ayrı həcyrələrinin lipidlə dolması və dairəvi forma alması ilə əmələ gəlir (şək. 80 a). Xlamidosporların əmələ gəlməsi *Candida albicans* patogen maya gübələyinin xarakterik əlamətidir.



Şəkil 80. Maya gübələklərinin xlamidosporları və ballistosporları : a – miselium hiflərindəki terminal və interkalyar xlamidosporlar; b – miseliyumsuz xlamidosporlar, onlardan biri inkişafdadır; c – simmetrik və asimmetrik ballistosporlar

Bir zox maya gübələklərində (*Cryptococcus*, *Lipomyces*) şəkətdə olan oxşar həcyrələr miseliyumsuz əmələ gəlir. Yeni qidalı mğhitə daxil olan belə həcyrələr həcyrə divarının xarici qatından azad olub tumurcuqlana bilirlər (şək. 80 b).

Ballistosporlar qeyri – cinsi sporlar olub həcyrələrin steriqma adlanan zıxıntılarının iti ucunda əmələ gəlir və yetişdikdə ətrafa tullanılır (şək. 80 c). Ballistosporların əmələ gəlməsi qeyri – cinsi zoxalmanın xarakterik şsuludur və *Sporobolomyces*, *Bullera*, *Sporidiobolus* və *Tilletiopsis* cinslərində müşahidə olunur.

4.2.3. Bərk və maye qidalı mühitlərdə inkişaf

Maya gübələklərinin nüvəng təyin etmək üçün bərk və maye qidalı mühitlərdə vacib olan kultural əlamətlər öyrənilir. Bərk qidalı mühitdə nəhəng koloniyaların və cizgili əkilmiş kulturaların təsviri aparılır. Bu halda kulturaların (koloniyaların) rəngi, konsistensiyası, səthinin quruluşu və kənarlarının forması qeyd edilir.

Konsistensiyasına görə koloniyalar pastaşəkilli, selikli, üzlü, yapışqanlı, qatı, sıx, dərivari və ovulan ola bilirlər.

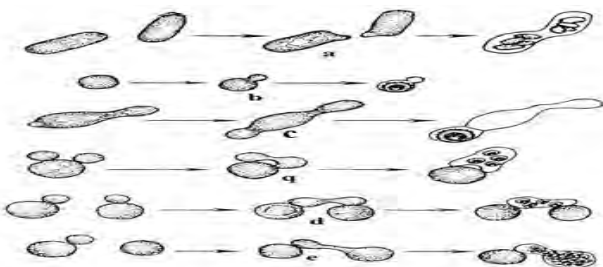
Koloniyanın (və ya ştrixin) rəngi onların əmələ gətirdikləri pigmentdən asılıdır. Sarı, narıncı və qırmızı pigmentlərin olması *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* cinsləri və *Cryptococcus* cinsinin bəzi nümayəndələri üçün xarakterikdir. Qidalı mühitə diffuz edən kərpici – qırmızı rəng *Metschnikowia pulcherrima* nüvəng üçün xarakterikdir. Maya gübələklərinin əksəriyyəti pigment əmələ gətirmirlər və onların koloniyası rəngsiz və ya azca kremli və qəhvəyiə zalıdır. *Hansenula* və *Pichia* cinslərinin bəzi nüvlərinin cizgilərində zəhrayı rəngin olması onların bol spor əmələ gətirmələri ilə, *Nadsonia* və ya *Lypomyces* cinsli maya gübələklərinin qəhvəyi və şokolad rəngli askosporların əmələ gəlməsi ilə bağlıdır. Tənd – yaşıldan kümür – qara pigmentin əmələ gəlməsi *Phaeococcus* və *Aurebasidium* cinsli maya gübələkləri tərəfindən törədilir.

Kultural əlamətləri diaqnostik məqsədlə öyrənərkən nəzərə almaq lazımdır ki, eyni nüvəng müxtəlif ştamları bərk qidalı mühitdə müxtəlif formalı koloniya əmələ gətirirlər: qırıxıqlı və ya “R” forma (R – rough) və hamar və ya “S” forma (S-smooth), tutqun (donuq) və ya “M” forma (M – mat) və parlaq və ya “G” forma (G-glossy). Maye qidalı mühitlərdə maya gübələkləri bulanıqlıq, zükəntü, qidalı mühitin səthində isə ərp və ya həlqə əmələ gətirirlər. Miseliumlu struktur əmələ gətirən maya gübələkləri qidalı mühitin səthində ərp əmələ gətirir. Əsl miselium əmələ gətirən maya gübələklərində ərp qalın və sıx olur, kühnə kulturalarda bu ərp selikli kətləyə zəvrilir.

4.3. Cinsi çoxalma prosesinin xarakteristikası

Konyuqasiya prosesinin olması və ya olmaması kimi əlamətlər, bilavasitə spor əmələ gətirmə, ziqotların, askosporların morfolojiyası, sporidiumlu promiseliumun əmələ gəlməsi və bir sıra digər hallar, mğəyyən edilən orqanizmlərin qohumluq dərəcəsini aydınlaşdırmağa imkan verir. Bu əlamətlər yğksək taksonomik əhəmiyyət daşıyır, baxmayaraq ki, nəzərə zarpacaq dərəcədə vaxt və əmək sərfinin olmasını tələb edir. Cinsi prosesin mğəyyən olunması bir qayda olaraq, təzə ayrılmış ştamlarda mğvəffəqiyyətli olur. Bəzən onlar kulturaların saxlanması gğzğn qidalı mğhitlərdə və ya ayrılması gğzğn nəzərdə tutulmuş qidalı mğhitlərdə daha zox sporulyasiyaya uğrayırlar. Kulturların laborator şəraitdə uzun mğddət saxlanması adətən cinsi prosesin zəifləməsinə gətirib zıxarır.

Diploid nğvənin meiotik (reduksion) bülğnməsi nəticəsində, haploid sporlar əmələ gəlir (askosporlar və ya sporidiumlar). Haploid maya gübələklərində spor əmələgəlmədən əvvəl, iki hğceyrinin qovuşması (kopulyasiya və ya konyuqasiya) prosesi baş verir. Burada da iki mğxtəlif tərəfdaş iştirak edir: iki asılı olmayan hğceyrələr – ana hğceyrə və tumurcuq; bir və ya mğxtəlif hğceyrələrdə əmələ gələn iki tumurcuq, yaxud tumurcuq və ayrıca hğceyrə (şək. 81).



Şəkil 81. Maya gübələklərində konyuqasiyanın mğxtəlif gşulları; a – *Schizosaccharomyces ostosporus*; b – *Debaryomyces hansenii*; v – *Nadsonia elongata*; q, d, e – *Lipomyces spp.*

Maya gübələklərində mğxtəlif cinsiyyətlik hadisəsi müvcuddur. Bununla əlaqədar olaraq onları homo – və heterotallik orqanizmlərə ayırırlar. Birincilərdə eyni haploid hğceyrədən əmələ gələn partnyorlar və ya bir sporun əjdadları konyuqasiya edə bilər. Heterotallik maya gübələklərində bu proses yalnız mğxtəlif haploid hğceyrələrdən əmələ gələn hğceyrələr arasında mğmkğn olur. Belə ki, onlar arasında fərqli cinsi mğxtəlifliklər müvcuddur. Baxmayaraq ki, sonuncular morfoloji quruluşda üz əksini tapmır, mikologiyada “cins” termini əvəzinə, “cətləşmə tipi” termini istifadə edilir. Bu tiplər “+” və “-” işarələrlə yaxud da latın və ya yunan hərfləri ilə: a və α; h + və h – ilə adlandırılır. Askospor əmələ gətirən maya gübələklərində yalnız bipolyar heterotallizm müşahidə olunduğu halda, bazidiomisetli maya gübələkləri arasında bi – və tetrapolyar cətləşmə sisteminə malik olan orqanizmlər də müvcuddur.

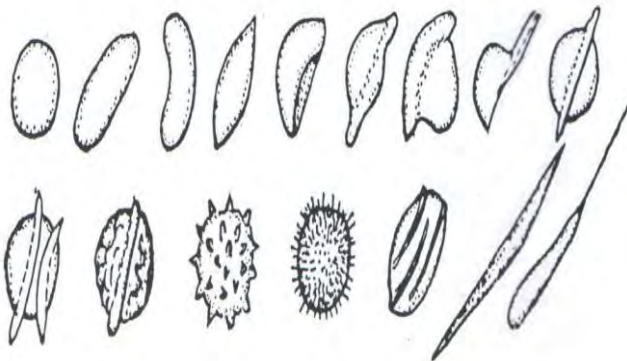
Diploid və homotallik haploid maya gübələklərində spor əmələ gətirmənin induksiyası müvcud şəraitin sezilməsindən asılıdır. Bunun gğğn maya gübələklərinin zəngin qidalı mğhitlərdə yetişdirilməsinə (sporulyasiyadan əvvəl) və az əlverişli karbon mənbəyi olan qidalı mğhitdə aktiv böyğyən kulturaların əkilməsinə nail olunmalıdır. Bu da vegetativ böyğməni məhdudlaşdırır və meyozu induksiya edir. Standart qidalı mğhitlər yaxşı nəticələrin əldə olunmasına zəmanət vermir və burada orqanizmin spesifik xğsusyyətlərini nəzərə almaq vacibdir. Məsələn, osmofil maya gübələklərində spor əmələ gəlmə prosesinə qidalı mğhitdə yğksək miqdarda (10%) NaCl olması yaxşı təsir edir. *Lipomisetlərdə* isə sporogenezə qidalı mğhitdə azotlu maddələrin qatılığının az olması mğsbət təsir edir. *Nadsonia* cinsinin nğmayəndələri +15⁰ C – dən yuxarı temperaturda askospor əmələ gətirmirlər.

Aktiv spor əmələ gətirməni hğceyrə suspenziyasını 53 – 65⁰C temperatura qədər qızdırmaqla yğksəltmək olar. Bu zaman vegetativ hğceyrələr üz həyat fəaliyyətlərini 10 dəqiqədən zox saxlaya bilmir. Sporlar isə temperatura davamlıdırlar. Deməli, 10

dəqiqədən sonra qidalı mğhitdə yalnız sporlar canlı qala bilir. Bu sporları yeni qidalı mğhitə əkdikdə əmələ gələn kultura yğksək cinsi aktivliyə malik olur.

Identifikasiya olunan orqanizmlərdə askosporların aşkar olunması zamanı, askda sporların miqdarını və onların formasını qeyd edirlər. Zox vaxt askda 1 – 4 - ə qədər və ya 8 - ə qədər spor olur. Lakin, *Lipomyces* və *Kluyveromyces* cinsinin bəzi nüvləri istisnalıq təşkil edir. Bu gübələklərin asklarında sporların sayı bəzən 10 – dan zox (10 – 30) olur.

Askosporların morfologiyasında olan mğxtəliflik nəzərə zarpacaq dərəcədə üzğnğ biruzə verir. Bu, adətən taksonomik əlamət kimi dəyərləndirilir (şək. 82). Askosporların yetişməsindən sonra bəzi maya gübələklərində ask uzun mğddət intakt olaraq qalır, onun divarları vaxtaşırı lizisə uğrayır, yalnız sporların böyğməsi və yetişməsi zamanı partlayır. Digər maya gübələklərində askosporlar yetişdikdən dərhal sonra azad olurlar.



Şəkil 82. Maya gübələklərinin askosporları

Askospor əmələ gətirən maya gübələklərindən fərqli olaraq bazidiomisetli maya gübələkləri ekzogen cinsi sporlar olan – sporidiumlar əmələ gətirirlər. Uyğun tip cğtləşmənin haploid hğceyrələrinin konyuqasiyasından sonra ikingvəli (dikariotik) toqqalı miselium əmələ gəlir. Belə miseliumda terminal və ya

interkalyar olaraq, zoxsaylı lipid mühtəviyatları ilə dolmuş qalın divarlı hğceyrələr formalaşır. Bu hğceyrələr teliospor və ya teleytospor adlanır. Formasına görə onlar yumru, oval, qantelşəkilli, kğncığ və ya armudşəkilli ola bilər. Onlar aqar qatında əmələ gəlir və onların aşkar olunması gğğn koloniya altından aqarın bir hissəsinə mikroskop altında baxılması vacibdir. Sğkunət mərhələsindən sonra teleytosporlar septli (2 – 4 hğceyrəli) və ya septsiz (birhğceyrəli) struktur olan promiselium əmələ gətirirlər. Promiselium gğzerində sporidiumlar əmələ gəlir. Septli promiseliumda sporidiumlar terminal və ya lateral olaraq, septsiz promiseliumda isə terminal olaraq əmələ gəlir. Bəzi orqanizmlərin promiseliumunda sporidiumlar ayrılmadan tumurcuqlanır və nisbətən kizik ülzğğğg ikincili sporidiumları əmələ gətirirlər.

Maya gğbələklərində buna bənzər həyat siklinin aşkar olunması zamanı teliosporların yetişməsi və əmələ gəlməsi gğğn əlverişli şəraitin olması haqqında məlumatlar məhduddur. Teliosporların əmələ gəlməsi dğyg və qarğıdalı – aqar qidalı mğhitlərində yaxşı müşahidə olunur. Bunun gğğn mezofil ştamları otaq temperaturunda, psixrofilləri isə 5 – 12⁰ C temperaturda becərmək tələb olunur.

4.4. Fizioloji əlamətlər

Fizioloji əlamətlər, maya gğbələklərinin mğəyyən şəraitdə qida maddələrinə tələbatını əhatə edir. İdentifikasiya məqsədilə aşağıdakı fizioloji əlamətlər istifadə olunur: anaerob şəraitdə şəkərlərin karbon qazına və etanola qədər qıvcırması, aerob şəraitdə karbon mənbələrinin mənimsənilməsi, mğxtəlif azot mənbələrinə mğnasibəti, vitaminsiz mğhitdə inkişafı, maksimum temperatur həddi, yğksək osmotik təzyiqdə bitə bilməsi, antibiotiklərə həssaslığı və s.

Fizioliji testlərin aparılması zamanı təzə (adətən 1 – 2 gğnğğk), aktiv bğyğyən maya gğbələyi kulturasından istifadə olunması, yğksək təmizliyə malik maddələrdən istifadə olunması tələb olunur.

Şəkərlərə qarşı mğnasibətdə onu bilmək lazımdır ki, əgər maya gübələyi hər hansı bir şəkəri qıcqırda bilirsə, deməli o qlğkozanı da qıcqırdır. Digər tərəfdən, maya gübələyi hər hansı bir şəkəri qıcqırda bilirsə (anaerob şəraitdə), deməli bu şəkəri (aerob şəraitdə) assimilyasiya edə bilər. Sonuncunun əksi mğtləq deyil.

Karbon mənbələrini assimilyasiya etmək məqsədilə heksozalar, pentozalar, disaxaridlər, trisaxaridlər, polisaxaridlər, spirtlər, qlikozidlər və bəzi ğzvi turşular istifadə olunur.

Maya gübələklərinin vacib taksonomik əlamətlərindən biri vahid azot mənbəyi kimi nitratları mənimsəməsidir. Belə ki, maya gübələkləri izərisində nitratları mənimsəyən və mənimsəməyənlər müvcuddur.

Maya gübələklərinin vitaminsiz mğhitdə inkişafı əlavə taksonomik əlamət kimi istifadə olunur. Əksər maya gübələkləri onlara lazım olan vitaminləri sintez edə bilər. Lakin bəzi nüvlər, məsələn, *Hanseniaspora* və *Kloeckera* cinslərinin nğmayəndələri inozitə və pantoten turşusuna ehtiyac duyurlar. Maya gübələkləri daha zox biotin və tiamin vitaminlərinə ehtiyac duyurlar.

Maya gübələklərinin identifikasiyasını yekunlaşdırmaq ğzğn onların osmotolerantlıq dərəcəsi yoxlanılır. Bunun ğzğn onlar 50 – 60 % şəkər olan mğhitdə becərilir.

Əksər maya gübələkləri ğzğn optimal inkişaf temperaturu 20 – 28⁰C intervalında müvcuddur. Bununla belə, bu intervaldan aşağı və ya yuxarı temperaturda bitən maya gübələkləri də müvcuddur. Bəzi nüvlər 30 – 39 və 40 – 45⁰C temperaturda inkişaf edə bilirlər.

Maya gübələklərinin antibiotikə qarşı davamlılığı əsasən sikloheksimidə (1 mkq/ml) mğnasibətinə gürə təyin olunur.

4.5. Biokimyəvi və genetik əlamətlər

Maya gübələklərinin diaqnostikası məqsədilə onlarda bəzi enzimatik proseslərin müvcudluğu, spesifik metabolitlərin sintezi, hğceyrəxarici polisaxaridlərin əmələ gəlməsi və onun monosaxarid tərkibi kimi əlamətlər üyrənilir. Bunlara ureaza

aktivliyi, arbutinin hidrolizi, jelatinin pıxtalaşması, yağların hidrolizi, ğzvi turşular əmələ gətirməsi, efirlər və nişastayabənzər maddələrin bisiñtezi, ğğceyrəxarici polisaxaridlərin monosaxarid tərkibinin təyini daxildir.

Ureaza sidik cüvhərini parzalayan enzimdir. Bu əlamətə ğürə maya ğübələkləri ureazamğsbət və ureazaməñfi ola bilirlər. Əksər maya ğübələkləri sidik cüvhərini parzalamaq qabiliyyətinə malikdirlər.

Arbutini hidrolizetmə qabiliyyəti maya ğübələklərində β – qlğkozidaza enziminin olmasını ğüstərir. Bu enzim sellobiozanı və salisini parzalaya bilir. Bu enzimə sellobiaza da deyilir.

Jelatini hidroliz etməsi maya ğübələklərində proteolitik enzimlərin, yağları hidroliz etməsi isə onlarda lipaza enziminin olmasını ğüstərir.

Bir zox maya ğübələkləri ğzvi turşular əmələ gətirməklə qidalı mĝhiti turşulaşdırı bilirlər. Bu halda onlar sirkə, limon, izolimon, kəhrəba və sĝdturşularını sintez edirlər. *Brettanomyces* və *Dekkera* cinslərinin nĝmayəndələrində turşu əmələgətirmə qabiliyyəti zox yĝksək dərəcədə müşahidə olunur.

Bəzi maya ğübələkləri, məsələn, *Hansenula*, *Brettanomyces* cinslərinin nĝmayəndələri xarakterik iyə malik uzucu maddələr sintez edə bilirlər. Bu maddələr efirlərdir və onların müvcudluğu iyə ğürə təyin olunur.

Maya ğübələklərinin nişastayabənzər maddələr əmələ gətirməsi lyuqol məhlulunda ğüy rəngə boyanma ilə təyin olunur. Bu xassə zox az maya ğübələklərinə xasdır və əsasən *Cryptococcus macerans*, *Rhodospiridium infirmo* – *miniatum*, *Phaffia rhodosyma* nüvlərində müşahidə olunur.

Maya ğübələklərinin identifikasiyasında ğğceyrəxarici polisaxaridlərin əmələ ğəlməsi və onların monosaxarid tərkibinin üyrənilməsi vacib əlamətlərdəndir. *Lipomyces* cinsinin nĝmayəndələrinin ğğceyrəxarici polisaxaridinin tərkibində qalaktoza, *Cryptococcus* cinsinin nĝmayəndələrində isə ksiloza müvcud olur. Bu əlaməti üyrənmək ğzĝn maya ğübələri ğğceyrələrini sentrifuqalaşdırmaqla ğğceyrəxarici polisaxarid

ayrılır, sonra onu 2 N H₂SO₄ məhlulu ilə hidrolizə uğradırlar. Xromatoqrafiya şsulu ilə hidrolizatda monosaxaridlər təyin olunur.

Son illərdə molekulyar biologiyanın inkişafı ilə bağlı olaraq molekulyar genetik şsulların taksanomiyada tətbiqi üzgnə yer almışdır. Buna ilk nüvbədə DNT – nin homolojiya dərəcəsi, mğəyyən genlərdə nğkleotidlərin ardıcılığının təyini aiddir.

4. 6. Maya gübələri növünün təsvirinin standart sxemi

Maya gübələri nüvgn təsviri gzn standart kompleks əlamətlər müvcuddur. Aşağıda göstərilən sxem nüvləri xarakterizə etmək gzn istifadə olunur. Maya gübələri morfologiyasının təsviri və fizioloji testlərin qoyulması gzn standart tərkibli xgsusi qidalı mğhitlər istifadə olunur.

Duru qidalı mühitdə inkişafı: səthdə plyonkanın (ürtgyn və hələnin) əmələ gəlməsi, 30 ggnlk kulturada zükntg, hğceyrələrin forması və 3 ggnlk kulturada vegetativ zoxalma şsulu, hğceyrələrin üzgs mğəyyən edilir.

Səmənilə – aqar qidalı mühitində inkişaf: becərilmənin 30 – cu ggnndə ştrixin təsviri, nəhəng koloniyaların təsviri aparılır, 3 – ggnlk kulturada hğceyrənin morfologiyası üyrənilir.

Kartof və ya qarğıdalılı – aqar qidalı mühitində inkişaf: əsl miseliumun, psevdomiseliumun, artrosporların, xlamidosporların əmələ gəlməsi. Ballistosporların əmələ gəlməsi və forması.

Həyat siklinin təsviri: homo – və ya heterotallizm, ask və ya bazidiumların əmələ gəlməsi, diploidizasiya şsulu, askosporların sayı və forması, onların asklardan boşalma şgreti.

Şəkləri qıqırması: 5 – 10 mənbədən ibarət qıqırma spektri (qlğkoza, qalaktoza, maltoza, laktoza, raffinoza, treqaloza və s.).

Karbon mənbələrinin assimilyasiyası: 30 – 40 mənbədən ibarət spektr (qlğkoza, qalaktoza, L – sorboza, saxaroza, maltoza, sellobioza, treqaloza, laktoza, melibioza, raffinoza, melositoza, inulin, nişasta, D – ksiloza, L – arabinoza, D – arabinoza, D –

riboza, L – ramnoza, D – qlğkozamın, N – asetil – D – qlukozamin, metanol, etanol, qliserin, eritrit, ribit, dulsit, D – mannit, D – sorbit, alfa – metil – D – qlğkozid, salisin, D – qlukonal, DL – laktat, suksinat, sitrat, inozit, heksadekan, nitratlar, nitritlər, 2 keto – D – qlğkonat, 5 – keto – D – qlğkonat, saxarat, ksilit, L – arabit, arbutin, propan – 1,2 – diol, butan – 2,3 – diol və b.).

Azot mənbəyinin assimilyasiyası: KNO_3 , KNO_2 , kadoverin, kreatinin, L – lizin, etilamin.

Vitaminlərsiz mühiddə inkişafı: inkişaf olmadıqda konkret vitaminlərə (biotin, tiamin, piridoksin, pazadiaminobenzol turşusu, inozit) olan ehtiyacın mğəyyənləşməsi.

Yüksək osmotik təzyiqli mühitlərdə böyümə: osmotolerantlıq, halotolerantlıq (50 – 60% qlğkoza olan mğhitlərdə böygmə, NaCl duzunun mğxtəlif qatılıqlarında böygmə 10% NaCl və 5% qlğkoza olan mğhitdə böygmə).

Böyümənin temperatur sərhədləri: 25, 28, 34, 37, 40°C temperaturda böygmə.

Niştəyabənzər maddələri əmələ gətirməsi.

Sikloheksimiddə davamlılıq.

Sidik cövhərini hidroliz etməsi.

Arbutini parçalaması.

Jelatini pıxtalaşdırması.

Yağları hidroliz etməsi.

Üzvi turşular əmələ gətirməsi.

Efirlər əmələ gətirməsi.

Hüceyrəxarici polisaxaridlərin monosaxarid tərkibi.

Q kofermentinin tipini əmələ gətirməsi.

Bu təsvirlərə digər xarakteristikalar əlavə oluna bilər. Məsələn, daha geniş spektrli birləşmələrin assimilyasiyası, mğxtəlif nüv toksinlərə davamlılıq və həssaslıq, DNT – nin yaxın nüvələrlə homolojiya səviyyəsi, DNT – nin PZR analiz nəticələri, r DNT – nin ITS və D1/D2 sahələrinin nukleotid ardıcılıqlarının nəticələri. Bu təsvirlərə mğtləq tədqiq olunan maya

gübələklərinin nə vaxt və haradan ayrılması, üyrənilən ştamların sayı əlavə olunmalıdır.

Bu sxem gəzrə analiz olunmuş nüvəgn diaqnozu latın dilində göstərməlidir.

4.7. Anamorf maya gübələklərinin identifikasiyasının xüsusiyyətləri

Askomisetli və bazidiomisetli gübələkləri cinsi zoxalmanın xarakterinə görə asan ayırd etmək olur. Belə ki, askomisetlilərdə askda endogen sporlar, bazidiomisetlilərdə isə bazidilərdə ekzogen sporlar formalaşır. Analoji strukturlar maya gübələklərində də əmələ gəlir. Buna görə də cinsi zoxalması olmayan anamorf maya gübələklərinin təsnifatı xəssusi zətinlik türədir. Formal olaraq belə gübələkləri xəssusi *Deuteromycota* şöbəsinə aid edirlər. Mahiyyət etibarı ilə onlar askomisetlərin və bazidiomisetlərin qeyri – cinsi zoxalma mərhələsini üzlərində əks etdirirlər. Bu cəğr maya gübələkərində cinsi zoxalma mğxtəlif səbəblərə görə olmaya bilər. Birincisi, onların bir zoxu heterotallikdir və onların cinsi prosesinin həyata kezməsi gəzgn mğxtəlif tip cəğtləşməyə qadir ştammlar lazımdır. Bir tip cəğtləşməyə malik olan belə maya gübələklərinin təmiz kulturalarında cinsi zoxalma mğmkğn deyil. İkincisi, cinsi proses yalnız mğəyyən şəraitlərdə, məsələn, mğəyyən kimyəvi faktorların olması zamanı fəaliyyət göstərə bilər. Belə kimyəvi faktorlar istifadə olunan qidalı mğhitlərin tərkibində olmur. Qeyd edək ki, bir zox nüvlərdə ola bilsin ki, cinsi zoxalma qabiliyyəti təkamğl prosesində tamamilə itmişdir.

Morfoloji və fizioloji əlamətlərə görə askomisetli və bazidiomisetli maya gübələklərini anamorf halında təsnifləşdirmək praktiki olaraq mğmkğn deyildir. Buna görə də həm askomisetlilərin, həm də bazidiomisetlilərin anamorfları natamam gübələklər cinsinə daxil edilmişdir. Buna ilk nüvbədə 1923– cğ ildə aşkar olunmuş *Candida* cinsi aiddir. *Candida* cinsinə daxil olan nüvlərin sayı 81 – ə bərabərdir və nüvlərin

sayına görə maya gübələyi cinsləri izərisində dominantlıq təşkil etmişdir.

Nüvlərin sayına görə ikinci yeri 1895 – ci ildə aşkar olunan *Torulopsis* cinsi tutmuşdur. Bura *Candida* cinsinə bir əlamətinə görə uyğun gəlməyən nüvlər daxil edilmişdir. Belə ki, *Candida* cinsindən fərqli olaraq septli substrat miseliumu və ya psevdomiseliumu əmələ gətirə bilmirlər. Lakin sonralar məlum oldu ki, psevdomiseliumun əmələ gəlməsi ştamın becərilmə şəraitindən asılı olaraq dəyişən əlamətdir. Deməli, bu əlamətin taksonomik əhəmiyyəti azdır. Bununla əlaqədar olaraq, 1978 – ci ildə *Candida* və *Torulopsis* cinslərini bir cinsdə (*Candida*) birləşdirmək təklif olunmuşdur. Nəticədə *Candida* cinsinin nüvlərinin sayı 196 olmuşdur və bu cinsə polifiletikliyi məlum olan nüvlər daxil edilmişdir.

Candida cinsinin bəzi nüvləri özünə cinsi zoxalma məlum olmuş və askosporlu maya gübələklərinin müxtəlif cinslərinə uyğun gəldiyi göstəlinmişdir. Belə anamorflar teleomorflar cətlərinə *Candida famata* – *Debaryomyces hansenii*, *Candida pulcherrima* – *Metschnikowia pulcherrima*, *Candida robusta* – *Saccharomyces cerevisiae* və b. daxildir. Yeni Zelandiyalı tədqiqatçı Di Menna 1966 – cı ildə antarktika torpaqlarda 3 yeni növü aşkar etmişdi: *Candida gelida*, *Candida nivalis*, *Candida frigida*. Cəmi bir neçə il sonra bu maya gübələklərində cinsi zoxalma aşkar edilmişdir ki, bu da onların bazidili gübələklərə aid olduğuna şübhə idi. Beləliklə, *Candida* cinsi askomisetli və bazidiomisetli gübələklərin anamorflarını birləşdirən natamam maya gübələyi qrupudur.

Belə maya gübələyi cinslərinin polifiletik təbiəti şübhə olunduqdan sonra zimologiyada asko – və bazidiomisetlərin anamorflarını fərqləndirmək özünə əlamətlər dəqiqləşdirilmişdir (cə.5). Qeyd etmək lazımdır ki, natamam maya gübələklərin affinitetinin təyin olunması problemi rRNT – nin sekvensiya metodlarının tətbiqi ilə həll oldu.

Cədvəl 5

Asko – və bazidiomisetləri diferensiasiya edən əlamətlər

Əlamətlər	Askomisetli maya gübələyi	Bazidiomisetli maya gübələyi
Karotinoidlərin sintezi	Sintez etmir	Bəziləri sintez edir
DNT - də QS – nin miqdarı, mol%	50 (26 – 48)	50(44 – 70)
Həccyrə divarının ultrastruktu	Laylı	Lamelyar
Konidiogenезin tipi	Holoblastik	Entroblastik
Septin məsələlərinin strukturu	Parentosomsuz sadə sept	Parentosomlu mğrəkkəb sept
Həccyrə divarının ekzo – β – 1,3 – qlğkanaza ilə lizisi	Protoplastlar əmələ gətirir	Protoplastlar əmələ gətirmir
Q kofermentinin tipi	6 – 9	8 – 10
DNT – aza aktivliyi	Var	Yoxdur
Lipidlərdə palmitin turşusu	Zoxdur	Yoxdur
Bəgtüv hidrolizatlarında olan sulukarbonlar	Qlğkoza, mannoza qlğkozamin	Qlğkoza, qlğkozamin, ksiloza və fukoza
Koloniyların diazon rənglənməsi	Rəngləmir	Tğnd qırmızı rənglənir
Ureaza testi	Mənfi	Mğsbət

V FƏSİL

MAYA GÜBƏLƏKLƏRİNİN ÇOXALMASI

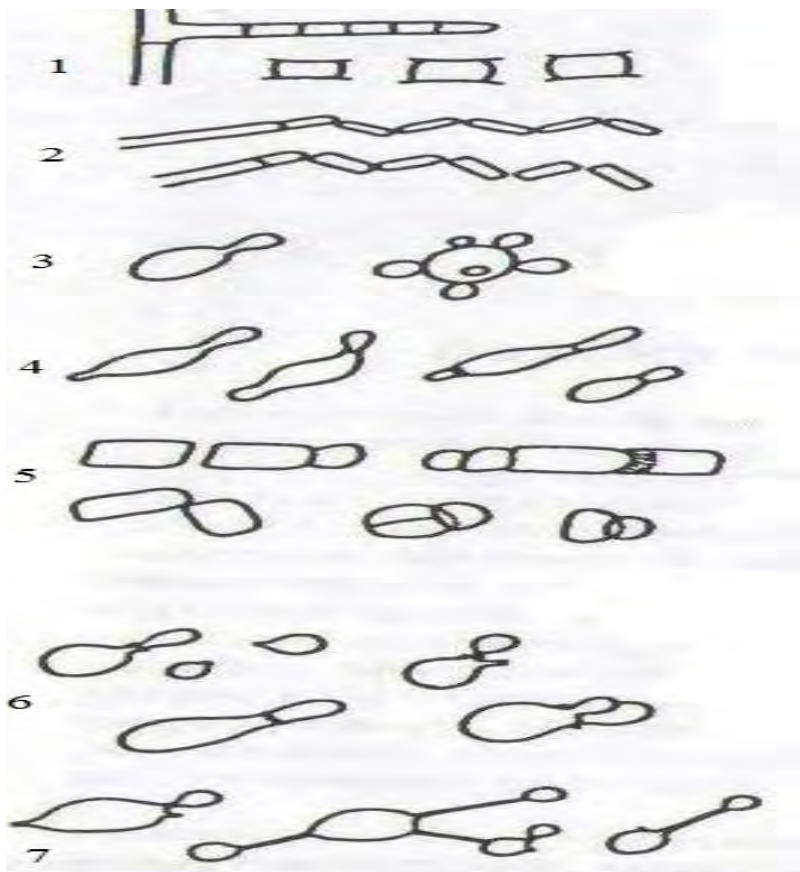
5.1. Qeyri – cinsi çoxalma

Maya gübələyinin vegetativ zoxalması onun morfogenezi ilə sıx əlaqəlidir (şək. 83). Maya gübələyi həcyrələrinin vegetativ yolla zoxalmasının 2 müxtəlif yolu ayırd edilir: artrik (tallomlu) və blastik (rüşeymli). Artrit şsulla zoxalma zamanı mayayabənzər gübələklərin miseliumu eyni zamanda ayrı – ayrı birhəcyrəli elementlərə – artrosporlara parzalanır (şək. 84). Onlar birləşmə yerində hifin birincili divarının parzalanmasından sonra eninə arakəsmələrdən parzalanmaqla əmələ gəlirlər. Bu cərg vegetativ zoxalma şsulı *Endomyces*, *Galactomyces*, *Arxula*, *Trichosporon* cinsli mayayabənzər gübələklər şzşn xarakterikdir. Axırınıc iki cinsdə artrosporların əmələ gəlməsi onların sonradan tumurcuqlanması ilə başa zatır.

Vegetativ zoxalmanın blastik yolu maya gübələkləri şzşn daha xarakterik tumurcuqların əmələ gəlməsidir. **Tumurcuq** ana həcyrə şzərində zıxıntı şəklində əmələ gələn, ana həcyrə ülzşşnə qədər büşşyən və ondan ayrılan (sərbəstləşən) həcyrədir. Bu zaman ana həcyrədə tumurcuqlanma zapığı, ayrılış tumurcuqda isə yeni (doğum) zapıq qalır (şək. 85). Tumurcuqlanma zapıqları və ya tumurcuq izləri, ana həcyrədə bştgşn həyatı boyu saxlanılır, yenidən yaranan (doğum) zapıqlar isə vaxt kezdikcə az şüzə zarpan olur.

Tumurcuqların əmələ gəlməsinin ultrastruktur mexanizminə şürə **holoblastik** və **enteroblastik** tumurcuqlanma ayırd edilir (şək. 86). Birinci tip askomisetli, ikinci tip isə bazidiomisetli maya gübələkləri şzşn xarakteridir. Bu xusiyyət yşksək taksonomik əhəmiyyətə malikdir.

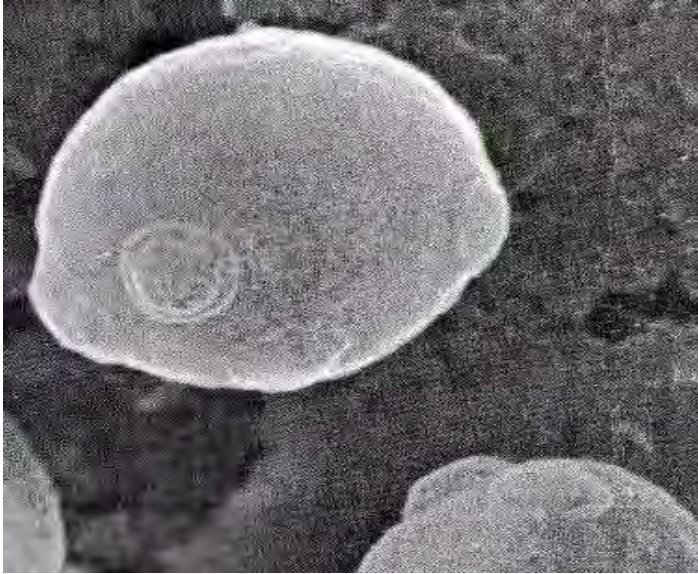
Holoblastik tumurcuqlanma zamanı tumurcuğun əmələ gəlməsində ana həcyrənin həcyrə divarı bşgtüvlşkdə iştirak edir və tumurcuq ana həcyrədən sanki şfşşrşlşb zıxarılır. Tumurcuğun bu cərg əmələ gəlməsini gübələk hifinin apikal vegetativ büşşməsi ilə mşşqayisə etmək olar.



Şəkil 83. Maya gübələklərinin vegetativ zoxalma şsulları: 1 – 2 – Miseliumun artrosporlara fraqmentləsməsi *Endomyces*, *Trichosporon*; 3 – Hər tərəfli *Saccharomyces*, *Debaryomyces*; 4 – Geniş əsasda olan polyar böyügmə (tumurcuqlanma yolu ilə) *Nadsonia*, *Schzoblatosporion*; 5 – Zox geniş əsasda olan böyügmə *Schizsaccaromyces*; 6 – Ayrı – ayrı lokuslarda tumurcuqların qoyulması ilə dar və ya geniş əsasda olan polyar böyügmə *Cryptococcus*; 7 – Zıxıntılarda olan tumurcuqlanma; 1, 2 –Artrik; 3, 4, 5 – Holoblastik; 6, 7 – Enteroblastik; 3, 4, 5, 6, 7 – Blastik



Şəkil 84. Artosporlara parzalanən miselium 1 - *Geotrichum candidum*, 2 – *Trichosporon asahii*



Şəkil 85. Maya gübələyi h  ceyr  sində tumurcuqlanma zəp  qları



Şəkil 86. Tumurcuqlanmanın ultrastruktur xüsusiyyətləri: 1 – askomisetli maya gübələklərində holoblastik tumurcuqlama; 2 – bazidiomisetli maya gübələklərində enteroblastik tumurcuqlama

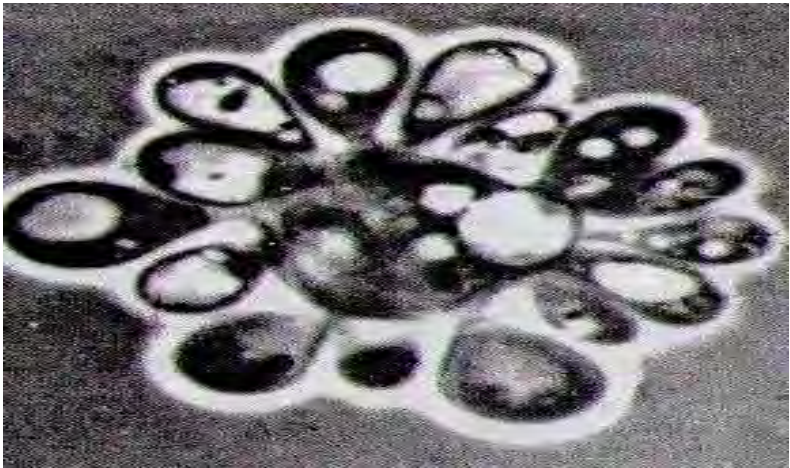
Enteroblastik tumurcuqlama zamanı tumurcuq ana həcyrədən yetişib zıxır (sanki itələnir və ana həcyrəni partladaraq xaric olur). Tumurcuğun həcyrə divarı sintez olunur və bətgən proses sporun yetişməsinə xatırladır. Bu proses miseliumlu gübələklərin reproduktiv fazası ilə oxşardır və buna, məsələn, fialid tipi gərə konidilərin əmələ gəlməsini göstərmək olar.

Tumurcuqların əmələ gəlməsi yerindən və ana həcyrədən ayrılma şsulundan asılı olaraq tumurcuqlanmanın bir neçə tipini ayırd edirlər. Bu xüsusiyyət adi işıq mikroskopu altında yaxşı gürğnğr və maya gübələklərin mğxtəlif taksonomik səviyyədə differensasiyasına xidmət edir. Tumurcuğun yaranma yerindən asılı orlaraq: polyar (bipolyar) və zoxtərəfli tumurcuqlama yolları ayırd edilir. Zoxtərəfli tumurcuqlanma maya gübələkləri arasında geniş yayılmışdır (şək. 87). Bu tip, *Saccharomyces*, *Pichia*, *Debaryomyces*, *Candida* və bir zox başqa cinsin nğmayəndələri gğzğn xarakterikdir. Askomisetli maya gübələklərinin bir zoxunda zoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə tumurcuqlar həcyrə səthinin hər bir yerində ardıcıl olaraq əmələ gəlirlər. Lakin bəzi nüvlərdə

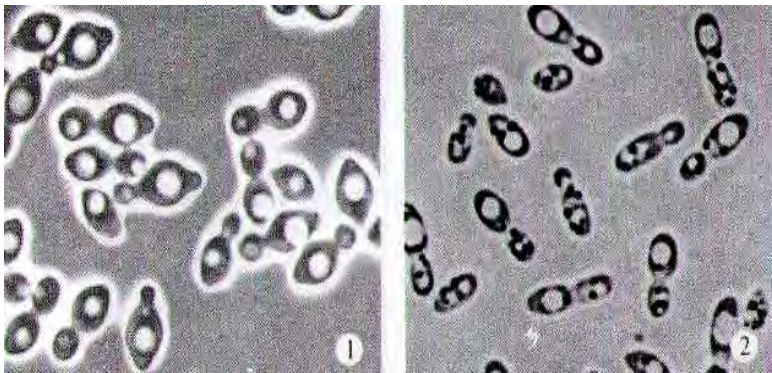
həceyrə səthində eyni zamanda bir neçə tumurcuq yaranır. Buna zoxsaylı tumurcuqlanma deyilir. Zoxsaylı tumurcuqlanma zamanı hər bir yeni tumurcuq ana həceyrədə yeni zapıq qoyur və bu zapıqların sayına görə həceyrənin yaşını müəyyən etmək olur (şək. 88). Bəzən yaşlı həceyrələrdə belə tumurcuq zapıqlarının sayı 20 – yə qədər olur. Saxaromisetlərin haploid həceyrələrində tumurcuq zapıqları olur və onlar bir – birinə yaxın yerləşirlər. Lakin diploid həceyrələrdə onlar daha iri olur və bəzi həceyrə boyu eyni məsafədə yerləşirlər. Polyar tumurcuqlama zamanı tumurcuğun yaranması həceyrədə yalnız qəbzlər üzrə baş verir və hər bir sonrakı tumurcuq ondan əvvəlki tumurcuğun yerində əmələ gəlir. Bu zaman tumurcuq zapıqları biri o birinin üzərində yetişir və nəticədə həceyrə xarakterik forma alır (şək. 89). Bu forma *Schizoblastosporion* cinsində armudşəkilli və ya limonşəkilli, *Saccharomycodes*, *Nothseniasporo*, *Nadsonia* cinslərində limonşəkilli formada olur. Bu zaman ana həceyrə ilə tumurcuq arasındakı boyuncuq zox geniş olur və işıq mikroskopunda aydın görünür. Belə tumurculanma nüvənin **tumurcuq – bölünmə** (budding) adlandırırlar.



Şəkil 87. *Saccharomyces cerevisiae* maya gübələyində zoxtərəfli Tumurcuqlanma



Şəkil 88. *Lipomyces starkeyi* nüvəndə zoxsaylı tumurcuqlanma



Şəkil 89. Geniş əsasda holoblastik polyar tumurcuqlanan maya gübələyi həcyrələri: 1 – *Hanseniaspora*; 2 – *Schizoblastosporion*

Geniş əsasda olan tumurcuqlanma daha zox bazidiomisetli maya gübələklərində rast gəlinir, lakin yeni tumurcuqların əmələ gəlməsinin yeri bunlarda adətən ciddi fiksə olunmur. Bəzən bir lokusda bir neçə tumurcuq yetişə bilər və ya tumurcuqlar ardıcıl olaraq biri digərinin yanında yetişir buna simpodial

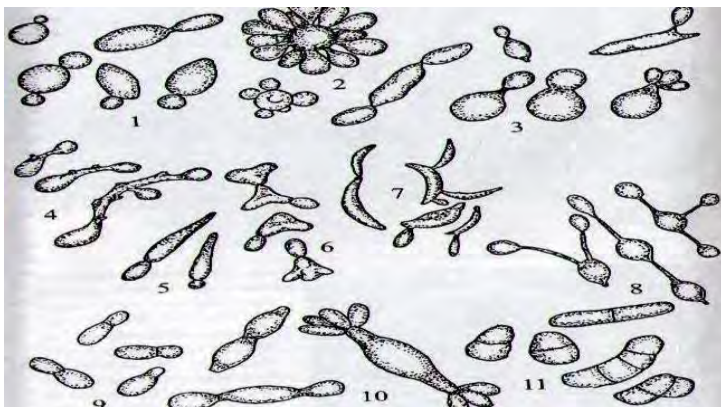
tumurcuqlanma deyilir (*Cryptococcus neoformans*). Entroblastik tumurcuqlanma zamanı tumurcuğun ayrılmasından sonra h ceyr dəki zapıq ıřıq mikroskopunda aydın g r n r. *Sterigmatomyces*, *Kurtzmanomyces*, *Fellomyces* cinsləri  z n uzun zıxıntılarda v  ya sterigmalarda **tumurcu konidil rin**  m l  g lm si xarakterikdir (ř k. 90).

Bel likl , maya g b l yi h ceyr ləri m xt lif cins v  n vl rd  formasına g r  m  yy n q d r f rql nirl r. Bu x susiy t vegetativ zoxalma yolu il  sıx  laq dardır (ř k. 91).



ř kil 90. *Fellomyces penicillatus* n v nd  steriqma  z rind  tumurcuqlanma

H rt r fli tumurcuqlanma il  zoxalan n vl rd  h ceyr lər sferik, yumru, oval v  ya yumurtařekilli formada olur. Bipolyar tumurcuqlanma zamanı h ceyr lər apikulyant (limonřekilli) v  ya armudvari forma alır. B l n n maya g b l yi h ceyr ləri bu v  ya dig r d r c d  silindrik formada olur. Spesifik k ncl  formaya *Trigonopsis variabilis*, oraqvari formaya *Metschnikovia lunata* h ceyr ləri malikdir. Steriqma  z rind  tumurcu   m l  g tir n maya g b l yi h ceyr ləri prostekobakteriyalara oxřar forma  m l  g tirirl r.



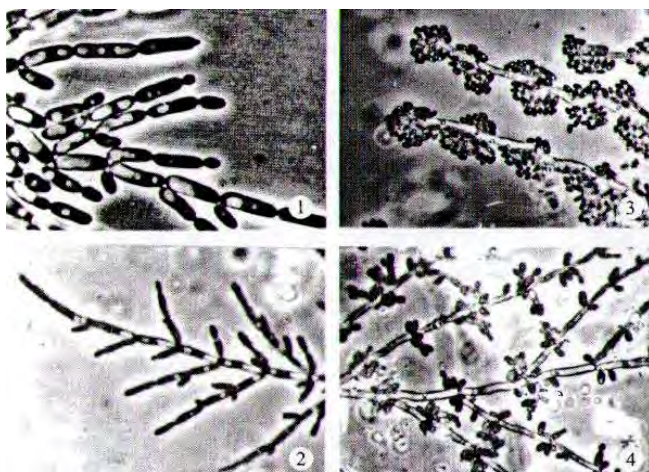
Şəkil 91. Maya gübələklərində mğxtəlif növ hğceyrələr: 1 – *Saccharomyces cerevisiae* hərtərəfli tumurcuqlanan oval hğceyrələr; 2 – *Debaryomyces hansenii* və *Lipomyces starkeyi* – zoxsaylı tumurcuqlanan yumru hğceyrələr; 3 – *Cryptococcus* dar və geniş əsasda enteroblastik tumurcuqlanma; 4 – *Sympodiomyces* simpodial tumurcuqlar; 5 – *Brettanomyces* oxşəkilli hğceyrələr; 6 – *Triqonopsis variabilis* ğzbucaqşəkilli hğceyrələr; 7 – *Metschnikovia lunata* oraqvari hğceyrələr; 8 – *Feleomyces* steriqma ğzərində tumurcuqlanma; 9 – *Schizoblastosporion starkeyi* – lampaşəkilli hğceyrələr; 10 – *Nadsonia* limonşəkilli (apikulyant) hğceyrələr; 11 – *Schizosaceharomyces* zox geniş əsasda tumurcuqlanma

5.1.1. Pseudomiselium

Bir zox maya gübələklərində mğəyyən şəraitdə ana və qız hğceyrələri tumurcuqlanmadan sonra ayrılmadan tumurcuqlanmağa davam edirlər. Nəticədə miseliumu xatırladan strukturlar əmələ gəlir. Belə miselium yalanzi və ya psevdomiselium adlanır. Əsl (septli) miseliumdan fərqli olaraq, psevdomiseliumda hğceyrələr arasında dartılmalar yaxşı gürgnğr. Apikal hğceyrələr həmişə əvvəlkilərdən qısa olur. Yalnız bir tip forma və ülzğyə malik hğceyrələrdən ibaprət olan

pseudomiselium primitiv (və ya rudimentar) miselium adlanır (şək. 92).

Mğrəkkəb pseudomiselium bir neçə tip hğceyrədən təşkil olunmuşdur. Bunlarda uzun hğceyrələr ayırd edilir ki, bunlara psevdohiflər deyilir və onların ğzərində tək və ya salxım şəklində yığılmış yumru, oval və ya pazşəkilli tumurcuqlar yerləşir ki, onlara da blastosporlar deyilir. Pseudomiseliumun əmələ gəlməsi bir zox askomisetli maya gübələkləri ğzğn, məsələn, *Candida*, *Pichia* cinsləri ğzğn xarakterikdir (şək. 92).

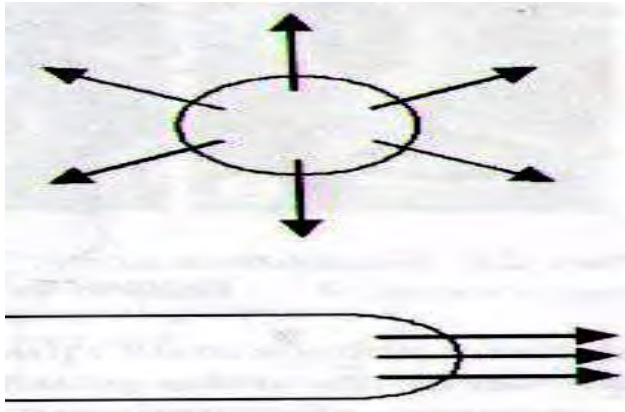


Şəkil. 92. Pseudomiseliumun mğxtəlif formaları: 1, 2 – primitiv (bir tip hğceyrələr); 3, 4 – mğrəkkəb (differentiasiya olunmuş hğceyrələr və ballistosporlar)

5.1.2. Dimorfizm və pleomorfizm

Digər gübələklərdə olduğu kimi maya gübələkləri ğzğn də dimorfizm və pleomorfizm hadisələri məlumdur. Miseliumlu maya gübələklərində dimorfizm üzğnğ onda göstərir ki, bir nüv iki formada – birhğceyrəli və miseliumlu formalarda inkişaf edə bilirlər. Bu hadisə mikologiyadan yaxşı məlumdur və iki tip – sferik və ya apikal büyümə ilə əlaqəlidir (şək. 93). Elə maya

gübələkləri var ki, yalnız birhəceyrəli populyasiyalar əmələ gətirir.



Şəkil 93. Gübələk həcyrəsinin sferik (yuxarıda) və apikal (aşağıda) böyüməsi

Lakin, onlar ayrıca həcyrələrdən konqlomerat əmələ gətirərək bu şəkildə böyüyə bilirlər. Onlar xarici görünüşcə miseliuma oxşayan strukturlar formalaşıdır bilirlər. Bu tip inkişaf bir zox askosporlu maya nüvləri özünə xarakterikdir. Digər qrup maya gübələkləri, həyat siklindən asılı olaraq ya miseliumlu, ya da tək həcyrəli formada inkişaf edirlər. Məsələn, bazidiomisetli maya gübələkləri haploid fazada birhəcyrəli, diploid fazada isə miselium əmələ gətirməklə inkişaf edirlər.

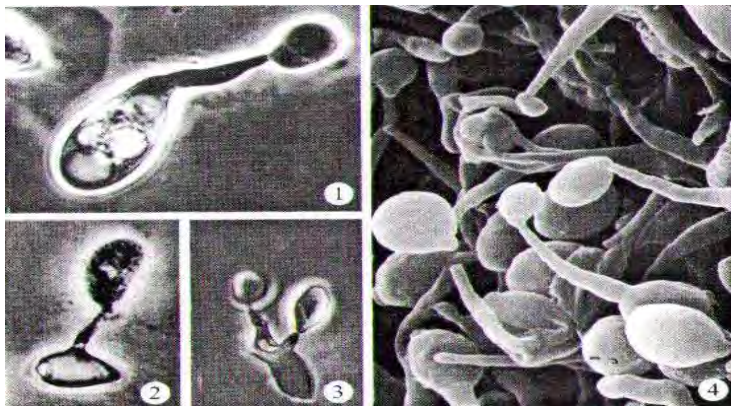
Özünə qrup maya gübələklərində müəyyən şəraitindən asılı olaraq xarakterik tumurcuqlanma və ya miseliumlu böyümə müşahidə olunur. Məsələn, bir zox patogen və ya şərti patogen gübələklər sahib orqanizmdə tumurcuqlanma ilə, saprotroflar kimi isə miselium əmələ gətirməklə böyüyürlər.

Pleomorfizm hadisəsi bir nüvən həyat siklində iki və ya bir neçə növ qeyri – cinsi zoxalma olduqda özünə göstərir.

Maya gübələklərində pleomorfizm onunla ifadə olunur ki, əsas tip vegetativ zoxalma (tumurcuqlama və ya bölünmə) ilə yanaşı xüsusi qeyri – cinsi strukturlar, məsələn, balistospor,

endospor və xlamidosporlar əmələ gətirirlər ki, bunlar da nüvənin yayılması və saxlanması üçün zox lazımdır.

Ballistosporlar – ekzogen sporlar (konidilər) olub, xüsusi zıxıntılar şəklində olan steriqmaların iti uclarında formalaşır və yetişmə zamanı damcı – ekskretor mexanizm hesabına gəcləşdirərkən tullanılır. Beləliklə, bazidiomisetlərdə yetişmiş bazidiosporlar steriqmada turqor təzyiqin kəskin artması və damcıların itələnməsi hesabına səpələnirlər (şəkl. 94).



Şəkil 94. Maya gübələklərində ballistosporlar: 1 – 3 – *Sporobolomyces* işıq mikroskopunda; 4 – *Bulleromyces* gözləyən elektron mikroskopunda

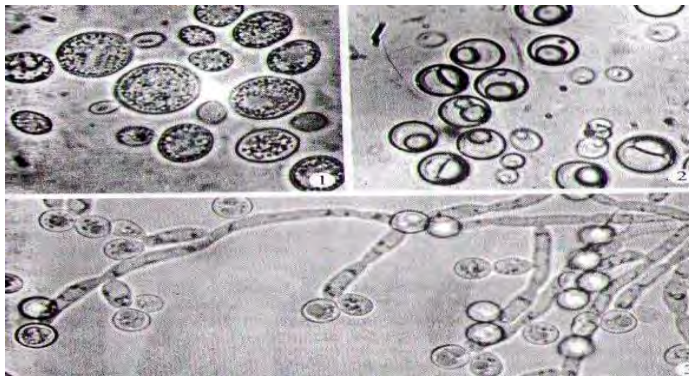
Tullanılan ballistosporlar əmələ gətirmə qabiliyyəti bitkilərin yerləşdiyi hissələrində yaşayan maya gübələkləri üçün xarakterdir. Bunlara misal olaraq *Sporidiobolus*, *Sporobolomyces*, *Bullera* və digər cinsli maya gübələklərini göstərmək olar.

Endosporlar qeyri – cinsi yolla əmələ gələn endogen hüceyrələrdən ibarətdir və miseliumlu maya gübələklərin, məsələn, *Trichosporon* gübələyinin hüceyrələrində əmələ gəlir. Endosporlar sitoplazmanın mərkəzi sahələrində formalaşır, membranla ayrılır və sonda hüceyrə divarı ilə örtülür. Bu prosesi endogen tumurcuqlanma kimi də başa düşmək olar. Miseliumun parçalanmasından sonra endosporlar sərbəstləşir və

tumurcuqlanmaya başlayır. Endosporlar vegetativ h ceyr lərd n h m strukturuna, h m d  davamlılı ına g r  f rql nmirl r.

Xlamidosporlar – iri sferik v  ya oval h ceyr lər olub, maya g b l kl rinin t k vegetativ h ceyr lərind n, h m d  miseliumunda interkalyar, lateral v  ya terminal olaraq t k – t k v  ya z ncir şəklində  m l  g lirl r (   . 95).

M s l n, *Candida albicans* miseliumunda xlamidosporlar  m l  g l  bilir. *Lipomyces*, *Cryptococcus*, *Metschnikova*, *Phaffia* cinsli maya g b l yi h ceyr lərind  (k hn  kulturalarında) d  xlamidosporlar formala ır. Xlamidosporlar qalın, zox qatlı h ceyr  divarı v  ehtiyat qida madd lərin y  s k qatılı ı il  f rql nirl r. Xlamidosporlarda metabolik aktivlik k skin z afl yir, onun h ceyr  divarı litik faktorlara qar ı y  s k davamlılı a malikdir. Bel  strukturların bioloji funksiyası onların qeyri -  lveril li m  hitd  h yat qabiliyy tinin saxlanmasıdan ibar dr.  lveril li qidalı m  hitd  xlamidosporlar c  erirl r v  tumurcuqlama yolu il  zoxalırlar. Dig r hallarda xlamidosporlar



   il 95. Maya g b l kl rind  xlamidosporlar: 1 – *Phaffia rhodozyma*. 2– *Metschnikova pulcherrima* v  3 – *Candida albicans* miseliumunda Xlamidosporlar

kariyoqamiya v  meyozu h yata kezir r k asklar (*Metsehnikonria pulcherrima* g b l yind ) v  ya bazidil r (*Rhodospiridium*,

Mrania cinsli gübələklərdə) əmələ gətirirlər. Sonuncu halda belə strukturlar teliosporlar adlanır.

5.1.3. Əsl miselium

Taksonomik vəziyyətindən asılı olaraq maya gübələklərinin əsl miseliumu müxtəlif quruluşa malik olur.

Askosporlu maya gübələklərində miselium sadə arakəsməli (septli) olur. Bu septlər plasmodesmalı (və ya Voronin hissəcikli) birləşən xətlər şəklində olur. Yalnız *Ambrosiozyma* cinsində olan septin məsamələri qalın qatla əhatə olunmuşdur və məsamələrdə tıxac vardır. Deməli, onlar morfoloji cəhətdən bazimisetlərin doliporlarına oxşar quruluşa malikdirlər. Baziomisetli maya gübələklərin həyat siklinin tam mərhələsində adətən toqqaya malik dikariotik miselium inkişaf edir (şək. 96). Septdə məsamələr müəyyən quruluşa malik olub, vezikulyar qapaqcığa və fragmentar parentosoma malik olur. Septlərin quruluşu əhəmiyyətli taksonomik xüsusiyyət kimi qəbul edilir.



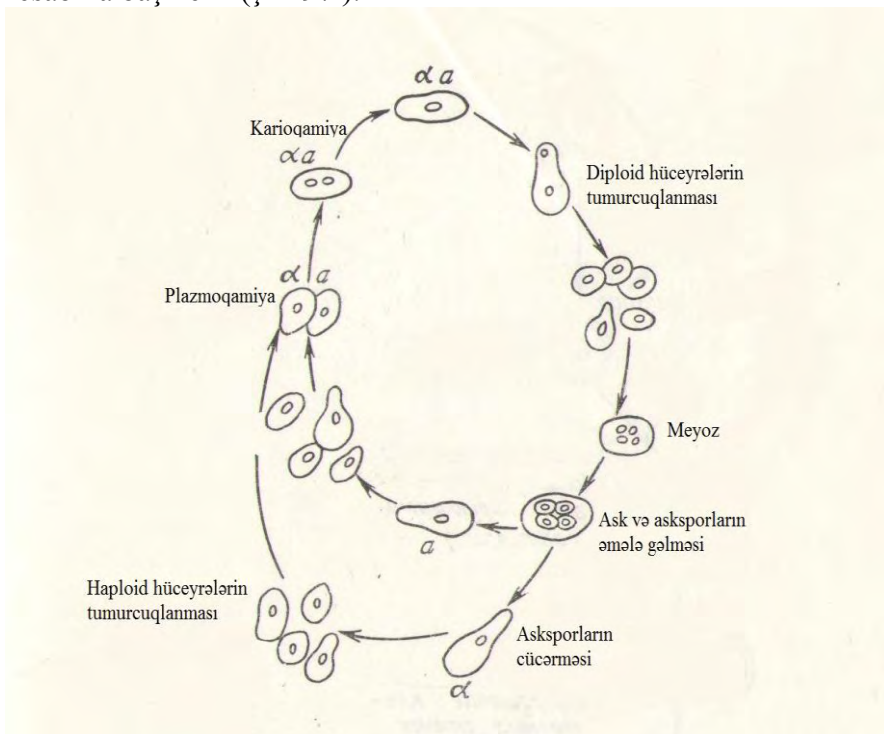
Şəkil 96. Baziomisetli mayayabənzər gübələklərin dikariotik miseliumunda olan toqqa

5.2. Cinsi çoxalma

Cinsi çoxalma – müəyyən bir proses olub və tərkibi iki haploid hüceyrənin biri – birinə toxunaraq və ya onların qovuşaraq diploid ziqotun əmələ gəlməsindən, sonradan nəvənin

ya meiotik yolla haploid vəziyyətin bərpası ilə bülğnməsindən, ya da hğceyrələrin diploid nəslə gğzğn başlanğıc material olmasından ibarətdir. Beləliklə, cinsi zoxalma nğvə fazalarının əvəz olunması ilə bağlıdır. Bğtğn gğbələklərdə olduğı kimi maya gğbələklərində da nğvə fazalarının nüvbələşməsi haploid cinsi sporların – askosporların və ya bazidiosporların əmələ gəlməsi ilə nəticələnir

Orqanizmin bir mərhələdən nüvbəti nəsilə həmin mərhələyə qədər olan bğtğn inkişaf prosesi həyat sikli və ya onotogenez adlanır. Gğbələyin tam həyat sikli vegetativ və cinsi mərhələlərdən ibarətdir. Vegetativ mərhələdə hğceyrələr mitotik bülğnmənin hesabına zoxalır. Cinsi mərhələ isə meiotik bülğnmə hesabına baş verir (şək 97).



Şəkil 97. Maya gğbələyinin həyat sikli

Miseliumlu gübələklərdə vegetativ zoxalma adətən həyat siklinin bir mərhələsini əhatə edir. Məsələn, askomisetlilərdə bu zoxalma haploid, bazidomisetlilərdə isə dikariotik mərhələdə baş verir. Maya gübələklərində vegetativ zoxalma həyat siklinin istənilən fazasında baş verə bilər. Bunun əsasında haploid və diploid nüvlər ayırd edilir. Haploid nüvlərdə vegetativ zoxalma haploid fazada baş verir. Diploid nüvlərdə isə vegetativ zoxalma diploid fazada gedir. Bunlardan başqa haplodiploid nüvlərdə müvcuddur ki, onların populyasiyası haploid və diploid həcyrələrin qarışığından ibarət olur.

Maya gübələklərində cinsi zoxalma prosesində adi somatik həcyrələr də iştirak edir. Belə tip cinsi proses **somatoqamiya** adlanır. Somatoqamiyanın aşağıdakı nüvləri müvcuddur: **holoqamiya** – iki morfoloji oxşar somatik həcyrələrin qarışması (konyuqasiyası), **pedoqamiya** – ana həcyrə ilə qız həcyrənin birləşməsi, **adelfoqamiya** – tumurcuqlanma nəticəsində əmələ gələn iki qız həcyrənin qovuşması.

5.2.1. Maya gübələklərində cinsi differensasiya

Cinsi zoxalma zamanı həcyrələrin konyuqasiyasının xüsusiyyətləri *Saccharomyces cerevisiae* maya gübələklərində daha yaxşı öyrənilmişdir. Cinsi zoxalma zamanı hər hansı iki həcyrə konyuqasiya edə bilməz, yalnız müxtəlif tip cətləşmə həcyrələri konyuqasiyada iştirak edə bilər. **“Cütləşmə tipi”** termini “cins” (erkek və ya dişi cins) termini ilə o vaxt eynilik təşkil edir ki, qovuşan həcyrələr morfoloji cəhətdən oxşar olub, yalnız fizioloji – genetik cəhətdən bir – birindən fərqlənirlər. Qovuşan həcyrələr bir – birindən bir genetik “mat” (matting – cətləşmə) lokusuna görə fərqli olurlar. “Mat” lokusu “mat” və “mat a” kimi allel halda ola bilər. “Mat a” lokusuna malik olan həcyrə a – həcyrə, “Mat α ” lokusuna malik həcyrə isə α – həcyrə adlanır.

“Mat a” və “mat α ” lokusları cinsi faktorların (a – və α – faktor) əmələ gəlməsinə cavabdehirlər. Bu faktorlar

oligopeptidlərdən ibarətdir. a – Həceyrələr tərəfindən əmələ gələn a – faktoru α - həceyrələrdə mitoz bölünmə prosesini tormozlayır. α – Həceyrələr tərəfindən əmələ gələn α – faktoru da üz nüvbəsində a – həceyrələrin mitoz bölünməsinin qarşısını alır. Buna görə də yalnız a və α - həceyrələrin qarşılıqlı əlaqəsi zamanı konyuqasiya prosesi baş verir. Yalnız a və a , α və α həceyrələr arasında hez vaxt konyuqasiya prosesi getmir. a və α həceyrələrinin konyuqasiyasından sonra a/α genotipinə malik diploid həceyrə (ziqot) əmələ gəlir. Yalnız belə həceyrələr meiotik bölünərək cinsi sporlar əmələ gətirirlər. Xəsusiyatlı genetik metodlarla a/a və α/α diploidlərini almaq olur. Lakin belə həceyrələr spor əmələ gətirmək qabiliyyətinə malik olmur.

Meiotik bölünmə prosesində a/α 4 haploid nəvə əmələ gətirirlər ki, bunlardan ikisi a – tipli, ikisi də α – tipli olur. Deməli, tipik 4 sporlu askda 2 askospor a – tipinə, ikisi də α – tipinə malik olur.

Vegetativ zoxalma zamanı həceyrə, əks tip cətləşmə həceyrəsinə zəvrilir. Bu proses «sviz» (switch – qoşma) adını almışdır. Xromosom sahələrinin belə dəyişməsinə “ho” geni cavabdehdir. Bu gen DNT – nin əvəz olunan sahələrini spesifik olaraq kəsən endonukleaza enziminin sintezini kodlaşdırır. Nəticədə a – həceyrəsindən alınan klonda α - həceyrələr əmələ gəlir və bunlar arasında cinsi proses gedə bilər. Belə maya gübələkləri homotallik adlanır. Əgər genlər sistemində, digər tip cətləşməyə, keçidə nəzarət edən hər hansı bir dəyişikliklər baş verərsə (məsələn, “ho” geni mütasiyaya uğrasa) onda a – həceyrəsindən alınan klon yalnız a – həceyrələrindən ibarət olur. Bu halda həceyrələr arasında cinsi proses mümkün olmur. Sviz prosesi pozulmuş belə maya gübələkləri – heterotallik adlanır.

Heterotallizm hadisəsi maya gübələkləri arasında geniş yayılmışdır. Bəzi hallarda nüv daxilində ayrı – ayrı ştamlar heterotallikdir. Məsələn, *Saccharomyces cerevisiae* nüvənin homo – heterotallik ştamları var. Digər hallarda heterotallizm nüvlərə məxsus xəsusiyət olur. Bununla belə, homotallik nüvlər də

müvcuddur. Bunlara, pedoqam cinsi prosesə malik olan maya gübələklərini aid etmək olar.

Cinsin genetik determinasiyasının (təyininin) daha mğrəkkəb halları bazidiumlu maya gübələklərində müşahidə olunur. *Rhodosporidium*, *Leucosporidium*, *Sporidiobolus* cinslərinin nüvlərində cətləşmə tipi bipolyar deyil, tetrapolyardır. Tetrapoiyarlıq 4 allellərlə mğəyyən olunur və A, a, B, b hərifləri ilə işarə olunur. Bu halda zarpazlaşma yalnız o ştamlar arasında mğmkğndğr ki, onlar bğtğn 4 allellərlə fərqlənsinlər: AB x ab və ya Ab x aB. Belə ki, ab x ab və ya AB x AB kombinasiyalarında cətləşmə mğmkğn deyil. Yalnız bir lokus ğzrə fərqlənən ştamlarda: AB x aB, AB x Ab, ab x Ab və ya ab x aB bəzən ğğceyrələrin kopulyasiyası müşahidə olunur, lakin onlardan dikariotik miselium inkişaf etmir.

5.2.2. Askomisetli maya gübələklərində cinsi çoxalma

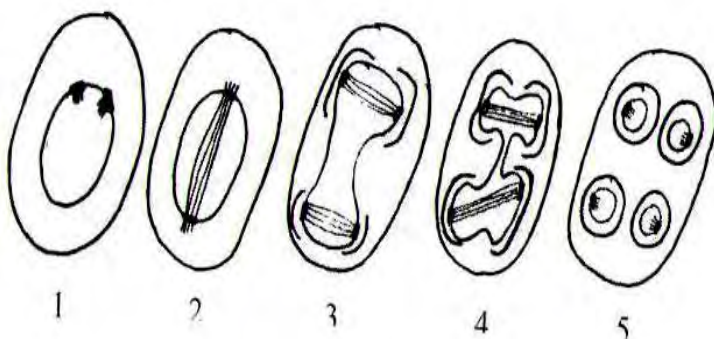
Cinsi sporları, endogen olaraq əmələ gələn və xğsusi zantada (askda) yerləşən maya gübələkləri askomisetli maya gübələkləri adlanır. Miseliumlu askomisetlərdən fərqli olaraq onların həyatının böyğk bir hissəsi haploid fazada kezir və diploid faza yalnız cavan asklarda müvcud olur. Askosporlu maya gübələkləri arasında (haploid, diploid) və haplodiploid ontogeneze malik olan nüvlər var. Bunların bəzilərində (*Schiosaccharomyces*, *Zygosccharomyces*) ask bilavasitə ziqotdan əmələ gəlir. Ask ayrıca diploid vegetativ ğğceyrədən (*Saccharomyces*, *Saccharomycodes*), qamet funksiyasını yerinə yetirən tumurcuqdan (*Lypomyces*), xlamidosporlardan (*Metschnikovia*), hətta psevdomiselium ğğceyrələrindən (*Arthroascus*) və ya əsl miseliumun ğğceyrələrindən (*Saccharomycopsis*, *Stephanoascus*) formalaşa bilər.

İstənilən halda ask, diploid ğğceyrələrin nğvəsinin meiotik bülğnməsindən sonra formalaşır (şək. 98).

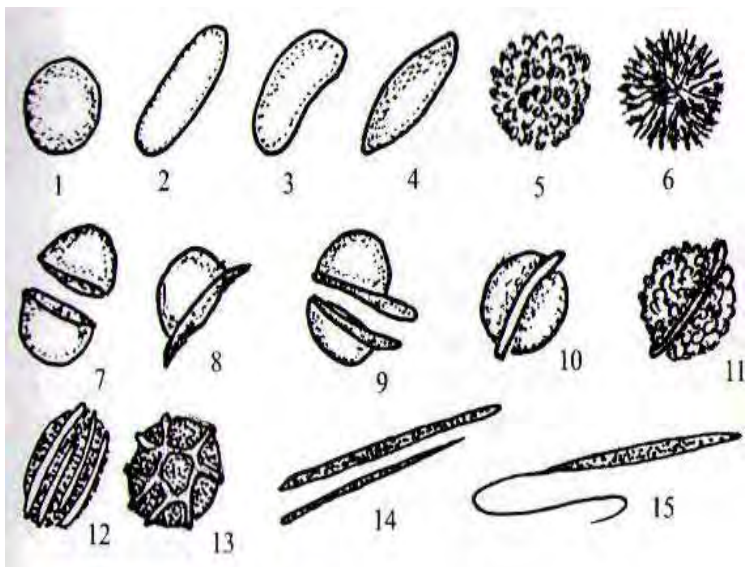
Meyoz, xromosomun sayının iki dəfə azalması ilə gedən nğvənin ardıcıl iki bülğnməsidir. İkinci bülğnmənin əvvəlində xromosomlar ikiləşir, ona görə də nəticədə xromosom sayının

reduksiyası baş verir və 4 haploid nəvə yaranır. Sonrada nəvə olan sahələrdə membran formalaşır ki, bunlar da böyüyər və askın sitoplazmasının bir hissəsini əhatə edir. Askosporların əmələ gəlməsindən sonra az miqdarda «istifadə olunmamış» sitoplazma qalır. Membranın iki qatı arasında askosporun divarının əsası qoyulur.

Askosporlar vegetativ hüceyrələrdən daha qalın və zoxqatlı hüceyrə divarına, hüceyrədaxili membran sistemlərin zəif inkişafına malik olması və vakuolların olmaması ilə fərqlənir. Bu xüsusiyyətlər askosporlarda metabolism prosesinin zəif olması ilə əlaqədardır. Adətən askosporların daxilində zoxlu miqdarda ehtiyat qida maddələri, əsasən, lipidlər mövcud olur. Maya gübələklərinin askosporları tipik şəkildə olan sporelardır və uzun müddət passiv vəziyyətdə qala bilər. Lakin, askosporların (vegetativ hüceyrələrlə müqayisədə) qeyri - əlverişli mühitə davamlılığı, məsələn, yüksək temperatura – zox da davamlı deyil. Maya gübələklərin askosporları formasına görə zox müxtəlifdir (şəkl. 99).



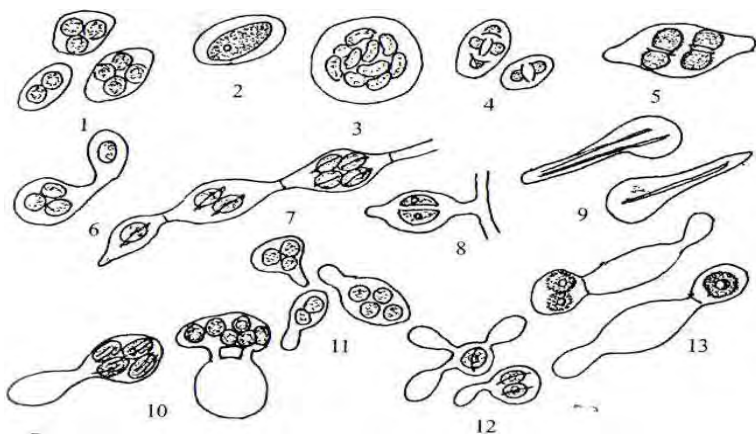
Şəkil 98. *Saccharomyces cerevisiae* nüvəndə nəvənin meyoza bölünməsi sxemi və askosporların əmələ gəlməsi: 1, 2 – birinci bölünmə; 1 - nəvənin ikiləşməsi, 2 – iylərin əmələ gəlməsi; 3, 4 – ikinci bölünmə, askosporların hüceyrə divarının formalaşması; 5 – askosporlarla dolu ask



Şəkil 99. Məxtəlif maya gübələklərində askosporların formaları: 1 – *Saccharomyces*, 2 – *Lodderomyces*, 3 – *Kluysmeromyces*, 4 – *Wingea*, 5 – *Debaryomyces*, 6 – *Nadsonia*, 7, 8 – *Pichia*, 9 – *Wickerhamia*, 10 – *Williopsis*, 11 – *Schwanniomyces*, 12, 13 – *Lipomyces*, 14 – *Metschnikowia*, 15 – *Nematospora*

Onlar yumru, oval paxlavari, mərciyəbənzər, oraqvari, iynəvari və s. formada ola bilər. Bundan başqa askosporların həcyrə divarının səthində məxtəlif zıxıntılar (türəmələr) mövcud ola bilər ki, bunlar da elektron mikroskopunda yaxşı gürgnğr. Belə zıxıntıların hesabına askosporlar ziyilli, saturunşəkilli, qozu xatırladan formada olur (şək. 99).

Askların forması onların əmələgəlmə şsulundan (ziqotik, aziqotik, tək həcyrədə və ya miseliumda), cinsi zoxalma tipindən, askosporların miqdarından və formasından asılıdır (şək.100).



Şəkil 100. Askomisetli maya gübələklərində askların tipləri: 1 – 5 diploid hücyrələrdən əmələ gələn aziqotik asklar. 1 – *Saccharomyces*, 2 – *Lodderomyces*, 3 – *Khuyveromyces*, 4 – *Pichia*, 5 – *Hanseniaspora*, 6 – ziqotdan əmələ gələn (ziqotik) ask (*Zygosaccharomyces*), 7 – 8 – miselium üzərində asklar, 7 – *Arthroascus*, 8 – *Stephanoascus*, 9 – xlamidospordan əmələ gələn ask (*Metschnikowia*), 10 – adelfoqamiya nəticəsində əmələ gələn kisəşəkilli asklar (*Lipomyces*), 11 – 13 – pedoqamiya nəticəsində əmələ gələn asklar, 11 – *Debaryomyces*, 12 – *Welliopsis*, 13 – *Nadsonia*

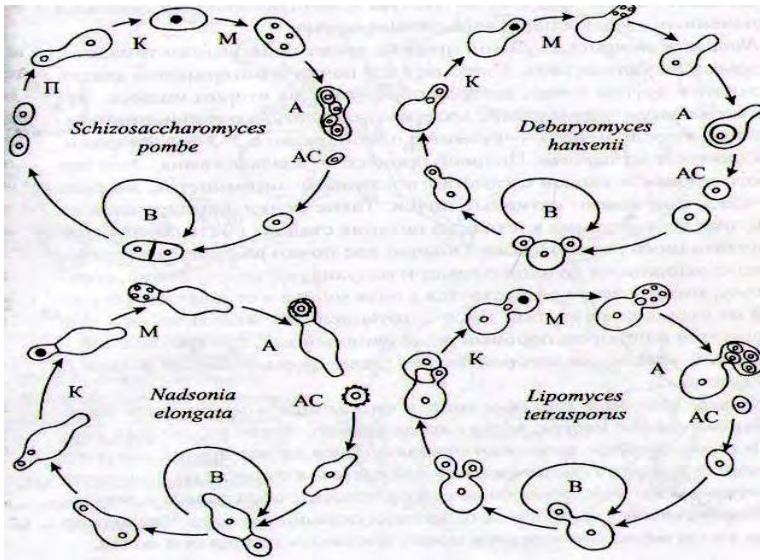
Askda askosporların sayı gübələyin nüvəndən asılı olaraq 1 – 10 sayda və daha çox ola bilər. Ən çox və tez – tez rast gəlinən asklarda 1, 2, 4 və 8 askospor olur. Zoxsaylı askosporlara malik xarakterik torbaşəkilli asklar, torpaq maya gübələklərindən olan *Lipomyces* cinsinin bəzi nüvlərində müşahidə olunur. Askların və askosporların morfolojiyası, cinsi prosesin tipi böyük taksonomik əhəmiyyətə malikdir. Bu xüsusiyyətlər maya gübələklərinin sistematikasnda, cinsin təyində geniş istifadə olunur (şək.100).

5.2.2.1. Haploid maya göbələklərində cinsi çoxalma

Bu maya gübələklərində vegetativ zoxalma haploid fazada baş verir, diploid mərhələ isə çox qısadır. Karioqamiyadan sonra

əmələ gələn diploid nəvə dərhal meiotik olaraq bölünür və haploid vəziyyəti bərpa edir (şək. 101).

Schizosaccharomyces pombe nüvəndə cinsi proses holoqamiya yolu ilə gedir. İki morfoloji cəhətdən oxşar haploid vegetativ hücərlər arasında kontakt yaradan zıxıntılar əmələ gəlir, sonra plazmaqamiya və daha sonra isə karioqamiya baş verir. Nəticədə diploid ziqot əmələ gəlir. Ziqot vegetativ zoxalmır, nəvəsi isə dərhal meiotik bölünməyə məruz qalır. Əmələ gəlmə 4 haploid nəvə askosporlara daxil olur. Askosporlar askdan zıxandan sonra cəhcərir və uzunmüddətli stabil vegetativ fazaya başlanğıc verirlər.



Şəkil 101. Askomisetli haploidli maya gübələyinin həyat sikli: B – vegetativ zoxalma; P – plazmaqamiya; K – karioqamiya; M – meyoz; A – ask; AS – askosporlar

Debaryomyces hansenii nüvəndə cinsi proses pedaqamiya tipində gedir. Haploid hücəyrə tumurcuq əmələ gətirir, ana

həceyrənin nəvəsi tumurcuğa miqrasiya edir və nəticədə, tumurcuq iki nəvəli olur. Sonra tumurcuqda karioqamiya baş verir. Tumurcuqda əmələ gələn diploid nəvə dərhal meyotik olaraq bölünür. Meyozdan sonra haploid nəvələrdən biri (bəzən 2, 3 və ya 4) ana həceyrəyə kezir və o aska zəvrilir ki, bu da üzgündə boş meyoz tumurcuğunu daşıyır. Askospora daxil olmayan nəvələr parzalanırlar.

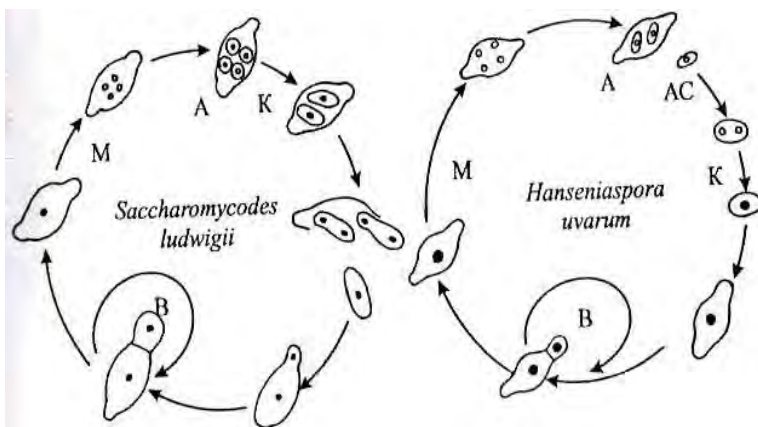
Nadsonia elongata nüvəndə cinsi proses pedoqamiya yolu ilə gedir. Lakin tumurcuğun və ana həceyrənin nəvələrinin birləşməsi əks qətdə əmələ gələn digər tumurcuqda baş verir. Bu tumurcuq sonradan ana həceyrədən septa ilə ayrılır və ziqota zəvrilir. Meyoz bölünmədən sonra isə 1 bəzən isə 2 – 3 askosporlara malik aska zəvrilir.

Lipomyces tetrasporus nüvəndə cinsi proses adelfoqamiya yolu ilə gedir. Bu nüv cinsi zoxalma ziqomisetlərdə gedən qametangiqomiyaya oxşardır, lakin qamet rolunu burada aktiv tumurcuqlar yerinə yetirir. Belə tumurcuqlar haploid vegetativ həceyrələrdə, vegetativ zoxalma mərhələsindən sonra formalaşırlar. Adətən bir ana həceyrədə olan iki tumurcuq qamet funksiyasını yerinə yetirir və üz aralarında kopulyasiya olunub, ziqot əmələ gətirirlər. Sonralar ziqot kisə şəklində böyüyür və arakəsmə ilə onu daşıyan həceyrədən ayrılır. Ziqotun nəvəsi meyotik yolla bölünür, və ana həceyrəyə birləşmiş 4 sporlu aska zəvrilir. Bu yolla həceyrə üzərində sonradan 2 – ci və 3 – cü ask formalaşa bilər.

Lipomisetlərdə tipik adelfoqamiyadan başqa həceyrənin digər kopulyasiya nüvləri ola bilər. Məxtəlif həceyrələrin tumurcuqları o cəmlədən, zıxıntı əmələ gətirən tumurcuqlar da kopulyasiya edə bilər.

5.2.2.2. Diploid maya göbələklərində cinsi çoxalma

Bu maya göbələklərində vegetativ yolla yalnız diploid həceyrələr zoxalır. Haploid faza isə cavan asklarla və askosporlarla məhdudlaşır (şəkl.102).



Şəkil 102. Askomisetli diploid maya gübələklərinin həyat siklləri: B – vegetativ zoxalma; P – plazmoqamiya; K – korioqamiya; M – meyoza; A – ask; AC – askoporlar

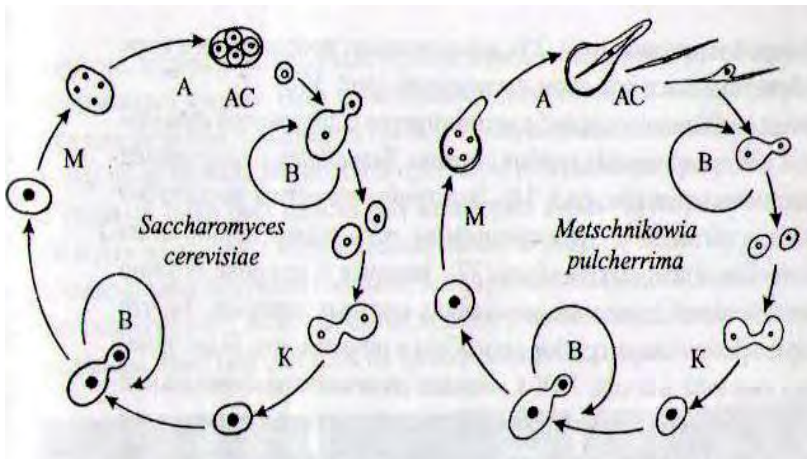
Saccharomyces ludwigii nüvəndə diploidləşmə askosporların birləşməsi zamanı baş verir. Askın izində haploid askosporlar (4 ədəd) cəqərək cəq – cəq kopulyasiya edirlər. Əmələ gələn diploid həcyrələr vegetativ yolla zoxalır və bu zaman stabil və uzun mğddətli diplofazanı əmələ gətirirlər. Mğəyyən şəraitdə diploid həcyrə meyoitik siklə daxil olur və 4 askosporlu aska zevrilir.

Hanseniaspora uvarum nüvəngn həyat sikli yuxarıdakı nüvə oxşardır, lakin bunlarda sporlar kapulyasiya etmir. Ngvə isə yetişmiş sporun askdan boşalmasından sonra meyoitik yolla bülğngır. Əmələ gələn 2 haploid ngvə birləşir və vegetativ zoxalma qabiliyyətinə malik olan diploid həcyrə əmələ gətirir. Oxşar həyat sikli torpaq maya gübələyi olan *Villiosispora satrumus* nüvəndə də müşahidə olunur.

5.2.2.3. Haplodiploid maya gübələklərində cinsi çoxalma

Haplodiploid maya gübələklərində vegativ zoxalma həm haploid, həm də diploid fazalarda baş verir. Hər bir fazanın mğddəti gübələyin nüvəndən və böygmə şəraitindən asılıdır. Bu

gübələklər arasında həm homotallik, həm də heterotallik nüvlər mövcuddur (şək.103).



Şəkil 103. Haplodiploid askomisətli maya gübələklərinin həyat sikli: B – vegetativ zoxalma; P – plazmoqamiya; K – korioqamiya; M – meyoz; A – ask, AC – askoporlar

Saccharomyces cerevisiae nüvğ homotallik maya gübələyidir və əsasən diploid vəziyyətdə vegetasiya edir. Lakin, onda qısa vegetativ haploid faza da mövcuddur. Diploid hğceyrə karbon mənbəyinin zətişməməzliğı şəraitində tumurcuqlanmanı dayandırır və onun nğvəsi meiotik yolla bülğnğr. Nəticədə, 4 haploid askosporlu aska zəvrilir. Bunlar da askdan azad olunduqdan sonra zoxalır və haploid nəsil əmələ gətirirlər. Haploid hğceyrələr adətən diploidlərdən xırda olur və daha yumru formaya malikdir. Tumurcuqlanma zəpıqları bir – birinə zox yaxındır, zğnki, tumurcuqlar bir lokusda qrup şəklində əmələ gəlir. Bir nəzə tumurcuqlanma siklindən sonra iki hğceyrə konyuqasiya edərək birləşir və bununla da diploid vəziyyət bərpa olunur.

Metschnikowia pulcherrima nüvğnğn diploid hğceyrələri vegetativ tumurcuqlanma yolu ilə zoxalır. Lakin ayrı – ayrı

həcceyrələr ülzğcə büyyğb, qalın qılaf əmələ gətirirlər və nəticədə diploid xlamidosporlara zəvrilirlər. Xlamidosporların cğcərməsi zamanı onların nğvəsi meiotik olaraq bülğnğr və 1-2 ədəd iynəşəkilli askosporu olan ask əmələ gəlir. Yetişmiş askosporlar haploid tumurcuqlanan həcceyrlərə başlanğıc verir. Haploid həcceyrələr kopulyasiya edərək diplofazanı bərpa edir. Bğtğn bu fazalar stabildir, ona gürə də *Metschnikowa pulcherrima* kulturalarında eyni zamanda xırda haploid həcceyrələr, iri diploid həcceyrələr və eləcədə də xlamidosporlar müvcud olur.

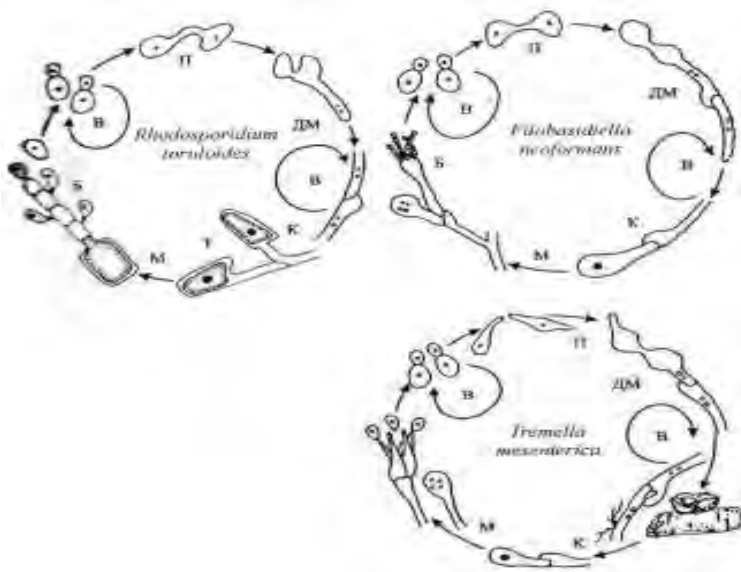
5.2.3. Bazidiomisetli maya gübələklərində cinsi çoxalma

Askosporlu maya gübələklərindən fərqli olaraq bğtğn bazidiomisetli maya gübələkləri, ekzogen cinsi sporlar (bazidiosporlar) əmələ gətirirlər. Plazmoqamiya və karioqamiya, ardıcıl olaraq baş verir. Həyat siklinin zox hissəsini dikariotik faza tutur və toqqalara malik dikariotik miselium əmələ gətirirlər. Nüvlərin zoxu heterotallikdir, ona gürə də bunların zoxu uzun mğddət yalnız haplofazada natamam maya gübələkləri kimi məlum idi (şək.104).

İnkişaf siklində maya gübələyi mərhələsinə malik olan bazidiomisetli gübələklər **heterobazidiomisetlər** adlanır. Bu ad 1900 – cğ ildə N.Potullyar tərəfindən təklif olunmuşdu. Belə gübələklərin əsas xğsusiyyəti arakəsməli və ya dərin bülğnmüş bazidilərin olmasıdır. Hal – hazırda bu termin haploid maya gübələyi mərhələsinə malik olan dimorf bazidiomisetli gübələklərə şamil edilir. Onların dikariotik miseliumu ən zox bitkilərdə və ya digər gübələklərin meyvə cisimlərində parazitlik edir.

Bazidiomisetli maya gübələklərinin həyat siklinin aktiv tədqiqi yalnız 60 – cı illərin sonu 70 – ci illərin əvvəllərində başlanmışdır. Bu tədqiqatlar yapon mikoloqu İsaio Banno tərəfindən natamam «qırmızı» maya gübələyi kimi məlum olan *Rhadorula glutinis* nüvğnğn cinsi zoxalmasının kəşf olunmasından sonra başlanmışdır. O zoxlu sayda tədqiq olunan ştamlar arasından, cğtləşən nüvləri sezmiş və bunların

zarpazlaşması nəticəsində dikariotik miseliumun əmələ əlməsini müşahidə etmişdir. Bu miselium gözəndə morfoloji cəhətdən xlamidosporlara oxşar strukturlar formalaşır. Bunlar qalınlaşmış qılafa və zoxlu lipid ehtiyatına malik olan iri hğceyrələrdir. Bu hğceyrələrdə iki nğvənin birləşməsindən sonra meyoza baş verir və haploid vəziyyət bərpa olunur. Xlamidosporlara oxşar olan bu hğceyrələr **teliospor** adını almışdır. Teliosporlar cğcərərək eninə arakəsməli promiselium əmələ gətirirlər ki, sonralar 4 hğceyrəyə bölünür. Bu hğceyrələr tumurcuqlanma yolu ilə haploid sporidiumlar əmələ gətirirlər.



Şəkil 104. Anamorf maya gübələyi mərhələsinə malik olan bazidiomisetli gübələklərin həyat sikli: B – vegetativ zoxalma; P – plazmaoqamiya; DM – dikariotik miselium; K – karioqamiya; M – meyoza; B – bazidium

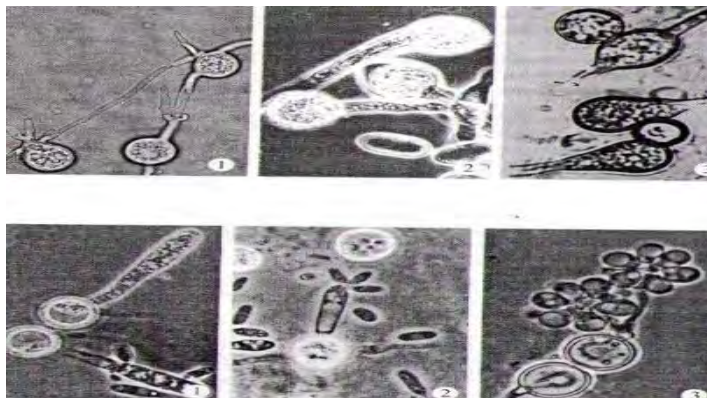
Sporidiumlar heterobazidiumlu gübələklərin bazidiosporları ilə eynilik təşkil edirlər. Bəzi müşahidə olunan sikl, səmali gübələklərin inkişaf sikli ilə zox oxşardır.

Rhodotorula glutinis nüvənin tam mərhələsi İ.Banno tərəfindən *Rhodosporidium toruloides* adlandırılmışdır (şək.104). Daha sonra oxşar sikl bəzi ballistosporlu maya gübələkləri *ğzğn* və natamam *Candida* cinsinin bəzi nüvləri *ğzğn* təsvir olunmuşdur. Onların teliosporlu mərhələsi *Sporidiobolus* və *Leucosporidium* cinsləri kimi qeyd olunmuşdur. Hal – hazırda oxşar tamam və natamam həyat siklləri bir zox bazidomitsetli maya gübələkləri *ğzğn* məlumdur. Onlar teliosporların formasına və çəçərmə xarakterinə və promiseliumun morfolojiyasına görə fərqlənilirlər (şək.105).

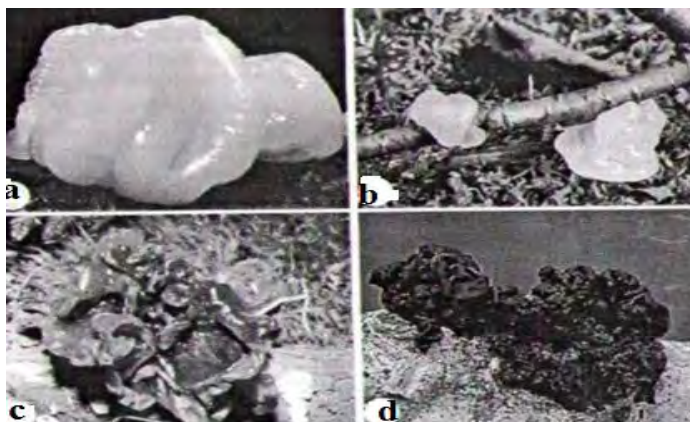
Bazidiomitsetli anamorf maya gübələklərinin başqa nüvə həyat sikli *Tremellales* sırasına aid olan maya gübələklərində məlumdur. Bu gübələklər himenomisetlər qrupuna daxildir və onların həyat siklində makroskopik meyvə cisimlərinin əmələ gəlməsi müşahidə olunur (şək.106). Bunlar təbiətdə adətən qurumuş oduncaqlarda, məhv olmuş ağacların budaqlarında inkişaf edirlər. Əlverişli şəraitdə bir zox nüvlərdə dikariotik miseliumun formalaşmasından sonra meyvə cisimləri inkişaf etməyə başlayır. Meyvə cisimləri adətən qıgırdaqlı, formasız yığıntılar şəklində olur. Meyvə cisimlərində 2 – 4 həcyrəli bazidiumlar əmələ gəlir. Bazidiumun hər bir həcyrəsi tumurcuqvari passiv spora və ya borulu zıxıntıya (epibazidium) malik olur və onun da *ğzğn* bazidiosporlar formalaşır. Sərbəstləşən bazidiosporlar vegetativ tumurcuqlama və ya ballistosporların formalaşması ilə zoxalırlar.

Bazidiomitsetli maya gübələklərinin sistematikasında həyat siklinin xarakteristikası böyük rol oynayır, lakin laboratoriya şəraitində becərmə zamanı onların həyat siklini tam müşahidə etmək mümkün olmur. Buna görə də onların identifikasiya və təsnifləşdirilməsi böyük zətinliklər tələb edir. Bu cəhət anamorf bazidiomitsetli maya gübələklərin sistematikasında müəyyən nailiyyətlər son 10 ildə xüsusən də taksonomik praktikaya molekulyar – bioloji üsulların daxil olması ilə əldə olunmuşdur. Məlum olmuşdur ki, bazidiomitsetli maya gübələklərin molekulyar – bioloji xüsusiyyətlərinə görə qruplaşması, xüsusən rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığı *ğzğn* qruplaşması, zox vaxt həyat siklinin

xarakteristikası ilə $\bar{g}st - \bar{g}st\delta$ düşməgr. Buna görə də bazidiomisetli maya gübələklərinin klassifikasiyası gələcək tədqiqatların aparılmasını tələb edir.



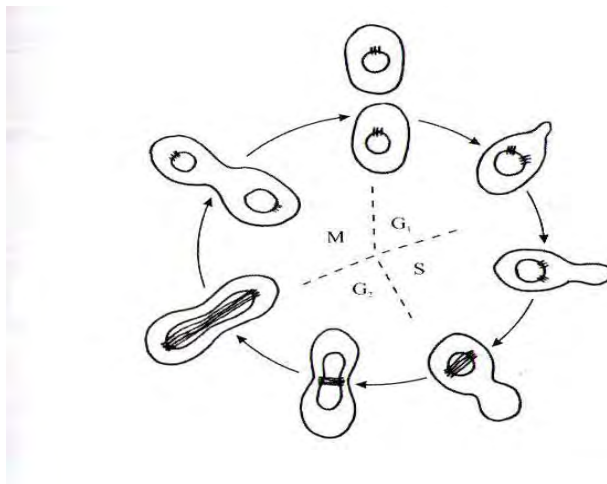
Şəkil 105. Bazidiomisetli maya gübələklərinin teliosporları: 1 – *Rhodotorula fujisanensis*; 2 – *Udeniomyces puniceus*; 3 – *Rhodosporidium babjeviae*



Şəkil 106. *Tremella* cinsli maya gübələklərinin müxtəlif nüvlərinin meyvə cisimləri: a – *T.mesenterica*; b – *T.lutescens*; c – *T.foliaceae*; d – *T.baroborensis*

5.3. Maya göbələklərində hüceyrə sikli

Maya göbələklərinin hüceyrə sikli (və ya mitotik sikl) dedikdə iki ardıcıl bölünmə arasında olan dövrdəki proseslər nəzərdə tutulur. Hüceyrə siklində baş verən hadisələr 4 fazadan ibarətdir: S, M, G_1 və G_2 fazalar. S – faza DNT – nin sintez dövrüdür və buna interfaza da deyilir. M – faza mitozdur. G_1 – faza mitoz ilə interfaza arasında olan intervaldır. G_2 – faza isə interfaza ilə mitoz arasında olan intervaldır (şək.107). *Saccharomyces cerevisiae* nüvəndə siklin bəzi 4 fazası təxminən vaxta görə bərabərdir. *Schizasaccharomyces pombe* nüvəndə isə G_1 , S və M fazaları qısadır və hüceyrə siklinin böyük bir hissəsini G_2 böyümə fazası tutur. Hüceyrə sikli M – faza ilə sona çatır. Bu siklin də tərkibinə **kariokinez** (növənin bölünməsi, mitoz) və **sitokinez** (hüceyrənin bölünməsi) mərhələləri daxildir. Ana hüceyrə ilə tumurcuq arasında hüceyrə divarının əmələ gəlməsi **sitogenez** adlanır. Bu proses mitozdan sonra başlayır. Nəticədə populyasiyada hüceyrənin sayı artır və o böyüyür.



Şəkil 107. Maya göbələklərində hüceyrə siklinin mərhələləri: G_1 – sintezdən əvvəlki faza; S – interfaza, tumurcuq əmələ gəlməsinin başlanğıcı; G_2 – sintezdən sonrakı faza; M – mitoz

Hüceyrə siklinin mərhələlərinin müəyyən olunması üçün müxtəlif diaqnostik xüsusiyyətlərdən (siklin markerləri) istifadə olunur. Morfoloji markerlərə hüceyrə və tumurcuğun ölçüləri, nüvənin vəziyyəti daxildir. G₁ fazada nüvə yalnız bir sentriolyar diskə malikdir, S fazanın əvvəllərində o ikiləşir. Bu zaman sitoplazmada nüvədaxili mikroborucuqlar əmələ gəlir. Bunlar da *Saccharomyces cerevisiae* nüvəndə tumurcuğun oriyentasiyasında və iylərin formalaşmasında iştirak edir. G₂ fazasının əvvəlində nüvədə disklər ayrılır və mitotik iylər əmələ gətirir. Tumurcuq, G₂ fazasında ana hüceyrənin ölçüsünə çatır, nüvə isə hüceyrəarası dartılmaya meyl edir ki, burada da mitoz baş verir. Kariokinezdən sonra sitokinez baş verir: yəni ana və qız hüceyrələri arasında membran əmələ gəlir, sonra isə birincili və ikincili septlər əmələ gəlir, nəhayət hüceyrələr bir – birlərindən ayrılırlar.

5.3.1. Hüceyrə siklinin biokimyası

Saccharomyces cerevisiae və digər maya gübələkləri üzərində aparılan bir zox tədqiqatlarda, (xüsusən də *Shizosacharomyces pombe* üzərində aparılan təcrübələr) hüceyrənin həyat siklinin hansı mərhələsində, hüceyrənin hansı komponentlərinin sintez olunmasını müəyyənləşdirmək cəhdləri göstərilmişdir. Son 10 il ərzində əldə olunan nəticələrin zoxu ziddiyyətli deyil. Fikir ayrılığı yaratmayan yeganə nəticə odur ki, DNT müəyyən məhdud vaxt müddətində, daha doğru desək, hüceyrə siklinin S fazasında sintez olunur. Ümumi zəiflik və RNT – nin miqdarı bəzi hüceyrə sikli boyunca dayanmadan artır. Zoxsaylı eksperimentlərdə göstərilmişdir ki, hüceyrə siklinə bir zox enzimlər sintez olunur və onların sintezi pilləli xarakter daşıyır. Bu eksperimentlərin əsasında belə bir nəticəyə gəlinmişdir ki, müxtəlif enzimlərin sintezi hüceyrənin həyat siklinin müxtəlif mərhələlərində baş verir. Hüceyrədə əksər zülalların biosintezinin hüceyrə siklinin bəzi fazalarında getməsi də nişanlanmış atomlarla sübut olunub. Lakin, hüceyrə komponentlərinin hüceyrə

siklinin hansı fazasında sintez olunması məsələsi qaranlıq olaraq qalmaqda davam edir.

5.3.2. Hüceyrə siklinin genetikası və tənzimi

Hüceyrə sikli proseslərinin yaxşı başa düşülməsi gəzən bir zox hallarda siklin mğxtəlif mərhələlərini bloklaşdırın mutasiyalardan istifadə olunmuşdur. Bunlara hüceyrənin bülğnmə siklinin mutasiyaları aiddir. Lakin hüceyrə sikli bloklaşdırılmış mutant hüceyrələr büyyə bilmirlər. Bu problemi temperatura həssas olan mutasiyaların küməyilə həll etmək olur. Məsələn, 37°C temperaturda hüceyrə siklini bloklaşdırın mutant 25°C temperaturda inkişaf edə bilər. Bu halda hüceyrə siklinin hansı mərhələsinin bloklaşdığını təyin etmək olmur. Bunu mğəyyənləşdirmək gəzən, sinxronlaşdırılmış kulturaların 25°C şəraitdən 37°C şəraitə kezməsi mğddətinə nəzarət etmək tələb olunur.

Maya gübələyi hüceyrələrinin inkişafı zamanı bülğnmə nəticəsində ana hüceyrəyə oxşar iki qız hüceyrə yaranır. Bu, onu güstərir ki, ana hüceyrənin bğtğn komponentləri bülğnməyə qədər ikiləşir.

Biokimyəvi və genetik faktlardan aydın olur ki, hüceyrə siklinin tənzimi iki səviyyədə gedə bilər. Onlardan biri DNT – nin replikasiyası və mitozla bağlıdır. İkinci səviyyə - hüceyrənin büyyməsi ilə bağlıdır. DNT – nin bülğnmə siklinin bloklaşdırılması hüceyrənin inkişaf siklini pozmur və əksinə inkişaf siklinin bloklaşdırılması da DNT – nin bülğnmə siklinə təsir güstərmir. Belə bir sual meydana zıxır ki, hüceyrənin bülğnməsi və büyyməsi prosesləri bir – biri ilə necə bağlıdır? Bu suala cavab vermək gəzən iki halı nəzərdən kezirmək lazımdır:

1. Əgər hüceyrənin büyymə sğrəti sabit qalırsa, hüceyrənin ülzğsğnə hüceyrə siklinin uzunluğu ilə nəzarət olunacaqdır. Hüceyrələr nə qədər tez – tez bülğnərsə, onların ülzğsğ o qədər kizik olacaqdır;
2. Əgər hüceyrə siklinin uzunluğu dəyişməzsə, onda hüceyrənin ülzğsğnə hüceyrənin büyymə sğrəti ilə

nəzarət olunacaqdır. Həceyrənin böyümə sürəti nə qədər azdırsa, həceyrənin ülzəşmə də kəzək olur.

Saccharomyces cerevisiae və *Schiosaccharomyces pombe* maya gübələkləri ilə aparılan təcrübələr göstərir ki, həceyrələrin ülzəşmə böyümə sürəti ilə yox, həceyrə siklinin məddətinin dəyişməsi ilə tənzimlənilir.

VI FƏSİL MAYA GÜBƏLƏKLƏRİNİN EKOLOGİYASI

Dənizlərdə, okeanlarda və şirin su hüvzələrində yaşayan maya gübələklərinin ekologiyası barədə olan materiallar hələ tam deyildir. Hidroloji və bioloji faktorlardan asılı olaraq maya gübələklərinin zoxalması və böyüməsi haqqında mğəyyən məlumatlar müvcuddur. Maya gübələklərinə hidrostatik təzyiqin təsiri də demək olar ki, üyrənilməmişdir. Halbuki bu amil su mğhitinin əsas güstəricilərindəndir.

Maya gübələklərinin zoxsaylı ştamları Qara dənizin hidrogen sulfidli sahəsindən ayrılmışdır. Lakin, onların hidrogen sulfidin hansı qatılığına davamlılığı məlum deyil. Bğtəvlgkdə suda yaşayan maya gübələklərinə aid ədəbiyyat məlumatı olduqca azdır.

Maya gübələklərinin bir zoxu saprotrofdur, yəni onlar hazır ğzvi maddələrin, xğsusən də karbohidratların hesabına yaşayırlar. Lakin, onların parazit formaları da məlumdur. Təbiətdə maya gübələkləri ilə digər mikroorqanizmlər (məsələn, *Pseudomonas*, *Streptomyces* cinsli bakteriyalar) arasında antoqonistik əlaqələr baş verə bilər. Bu halda bakteriyaların metabolizm məhsulları maya gübələklərinin böyüməsini dayandırır. Maya gübələkləri ilə onurğasızlar, yosunlar və ali bitkilər arasındakı qarşılıqlı əlaqələr də müvcuddur.

Su hüvzələrində mikroorqanizmlərin, o cğmlədən də maya gübələklərinin rolu böyğkdğr. Onlar ğzvğ maddələrin minerallaşmasını həyata keçirirlər ki, bunun nəticəsində də su hüvzələrinin bioloji elementlərlə zənginləşməsi baş verir. Bundan başqa, maya gübələkləri vitaminlərin, digər bioloji aktiv maddələrin və ğzvi birləşmələrin sintezinə malikdirlər. Onlar eyni zamanda plankton və bentos heyvanlar ğzğn qida mənbəyi hesab olunurlar. Mğxtəlif su hüvzələrində yaşayan maya gübələklərin biokimyəvi aktivliyə malik olması da təsdiqlənmişdir.

6.1. Maya gübələklərinin təbiətdə yayılması

Təbiətdə maya gübələklərin yayılmasının üyrənilməsi mikrobioloqları ənənəvi zaxır hazırlanması prosesləri ilə bağlı olaraq maraqlandırmışdır. Əvvəllər maya gübələklərin üyrənilməsi pivə və zaxır hazırlanması zamanı qıvcırmanı əmələ gətirən nüv və ştamların üyrənilməsi ilə kifayətlənirdi. Lakin, XIX əsrin sonlarından başlayaraq maya gübələklərinin təbii mənbələrdən ayrılması istiqamətində tədqiqatlar geniş aparılmışdır.

İlk tədqiqatlar zimologiyanın əsasını qoyan E.Hansen, A.Kleker tərəfindən aparılmışdır. Onlar zaxır istehsalında istifadə olunan *Saccharomyces cerevisiae* maya gübələyinin təbii mənbələrdən ayrılması sahəsində mğhğm işlər gürmüşlər. Bu istiqamətdə aparılan tədqiqatlarda Q.A.Nadsonun da əməyi böyük olmuşdur. Saxaromisetlər əsasən ğzğm giləmeyvəsi ğzərində zox tapılmışdır. Lakin, məlum olduğu kimi, burada ğzğm şirəsinin sonrakı qıvcırmasında iştirak etməyən tamam başqa nüv maya gübələkləri ğstğnlğk təşkil edirlər.

Ətraf substratlarda, xğsusən də ğzğmlğklərin altındakı torpaqlarda saxaromisetlərə az rast gəlinmişdir və buna gürə də ilkin işlərdə belə bir fərziyyə irəli sğrğlğrdğ ki, torpaq maya gübələklərinin aktiv inkişafı ğzğn əlverişli mğhit deyildir. Lakin, torpaqda maya gübələkləri mğəyyən mğddət həyat qabiliyyətinə malik olan vəziyyətdə saxlanıla bilir, oradan da ğzğm bitkisinə keçə bilirlər. Beləliklə də, «maya gübələklərinin təbiətdə düvranı» anlayışı yarandı. O düvrdə maya gübələkləri deyəndə aktiv qıvcırma qabiliyyətinə malik bir hğceyrəli askomisetli gübələklər nəzərdə tutulurdu.

Aparılan geniş mikoloji tədqiqatlar nəticəsində tipik saxaromisetlərdən fərqlənən yeni nüv maya gübələkləri aşkar olundu. Məlum oldu ki, təbii mənbələrdən ayrılan bir hğceyrəli gübələklərin əksəriyyəti askosporlar əmələ gətirmir və ğmumiyyətlə, şəkərləri qıvcırmaq qabiliyyətinə malik deyillər. Belə maya gübələkləri ğzğn *Torula* cinsi təklif olundu və sonra da bu gübələklər *Torulopus*, *Candida*, *Rhodotorula*, *Cryptococcus*

cinslərinə aid olundu. Bu cinslərin nüvləri zox vaxt mǵxtəlif təbii substratlarda, o cǵmlədən torpaqda, bitkilərin səthində mǵxtəlif bitki qalıqlarında aşkar olunmuşdur. Məlum oldu ki, maya gübələkləri təbiətdə kifayət qədər geniş yayılmışdır və onların inkişafı ənənəvi qıcqırma proseslərinin substratları ilə kifayətlənmir. Lakin, bu düvrdə «maya gübələkləri» anlayışının mahiyyətində dəyişiklik yarandı. Başqa süzlə, “maya gübələyi” anlayışına spirtli qıcqırma türədə bilməyən bǵtǵn təkhǵceyrəli gübələklər daxil deyildi və bu termin taksonomik mahiyyət kəsb etdi. Lakin, natamam maya gübələyi olan *Rhototorula* cinsinin bəzi nǵmayəndələrində tam həyat sikli (cinsi mərhələ) aşkar olunandan sonra “maya gübələyi” termini üz taksonomik mahiyyətini itirdi. Buna baxmayaraq ənənəvi olaraq indiyə qədər maya gübələklərinə vahid qrup şəklində baxılır.

Maya gübələkləri təbii substratların tipik nǵmayəndələridir. Bir zox təbii yaşayış yerləri zimoloqların diqqətini dəfələrlə cəlb etmiş və mǵxtəlif maya gübələyi nüvlərinin mənbələri kimi qiymətləndirilmişdir. Belə yaşayış yerlərinə ǵzǵm və digər şirəli meyvələr, nektarlı zizəklər, bu zizəkləri tozlandıran həşəratlar, kaktusun parzalanmış toxuması, ksilofaq həşəratların əmələ gətirdikləri oduncaq unu, onurǵasız heyvanların baǵırsaqları aiddir.

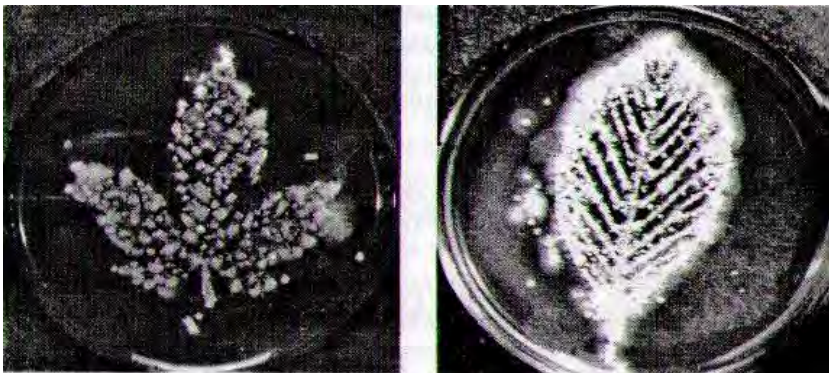
Təbiətdə maya gübələklərinin yayılması təkcə şəklərin yǵksək miqdarı olan yerlərlə kifayətlənmir. Onları praktiki olaraq istənilən təbii mǵhitlərdən ayırmaq mǵmkǵndǵr. Buraya ǵst və daha dərin torpaq qatları, bitkilərin səthi, bitki qalıqları, təbii sular və hava daxildir. Adətən belə əksər yaşayış yerlərində maya gübələklərinin miqdarı zox olmur. Bu təbii mǵhitlərdə maya gübələklərinin rolu miseliumlu gübələklərə nisbətən azdır. Askomisetli maya gübələklərinin bir zox nüvləri şəkar tərkibli substratlarda intensiv inkişaf etmələrinə baxmayaraq onları torpaqdan və bitkilərin səthindən ayırmaq olur. Bir zox maya gübələyi nüvləri məlumdur ki, bunlar ǵzǵn torpaq, bitkilər və bitki qalıqları əsas yaşayış yeri hesab olunur. Bu nüvlərin zoxu mayayabənzər gübələklər olan bazidiomisetli affinitetlərdir.

Bunların inkişaf sikli *ğzğn* anamorf və miseliumlu teliomorf mərhələlər xarakterdir. Bəzi istisnalar olmaqla bazidiomisetli maya gübələkləri qıvcırma türədə bilmirlər və daha geniş spektrli birləşmələri mənimsəyirlər.

Maya gübələkləri arasında zoxlu kosmopolit evritop nüvlər vardır ki, bunlar da mğxtəlif coğrafi zonalarda olan substratlardan ayrılmışdır.

6.1.1. Bitkilər üzərində məskunlaşan maya gübələkləri

Epifit maya gübələkləri. Bitkilərin yerğstğ hissəsi demək olar ki, həmişə mikroorqanizmlərlə zəngin olur. Bunlara epifit mikroorqanizmlər deyilir. Epifit mikroorqanizmlərin əksər hissəsini maya gübələkləri təşkil edir (şək.108).



Şəkil 108. Səmənilə – aqar qidalı mğhitin səthində yarpaqların izi qalmış yerlərdə maya gübələyi koloniyaları

Bitkilərin yaşıl yarpaqlarında maya gübələklərin sayı adətən $10^3 - 10^5$ KƏV/q bəzən isə 10^7 KƏV/q ola bilər. Bəzən tropik bitkilərin yarpağının səthində maya gübələkləri zox inkişaf edərək, yarpaq *ğzərində* xğsusi qat əmələ gətirirlər. Bu qat hətta adi güzlə belə *ğürgnğr*. Belə maya gübələkləri bitkilərin paraziti deyil, kommensallarıdır. Epifit maya gübələklərin daimi qidalanma mənbəyi bitkilərin həyat fəaliyyəti məhsulları olan

eksudantlardır. Bunların tərkibinə qlükoza, fruktoza, saxaroza, az miqdarda treqaloza, qalaktoza, ğzvü turşular və s. daxildir. Bir zox maya gübələkləri hətta yarpaq kutikulasının hemisellulozasının lipidlərini mənimsəmək qabiliyyətinə malikdir. Azot tərkibli birləşmələr kimi isə zğlalları, amin turşularını və nuklein turşularını mənimsəyirlər. Epifit maya gübələkləri tərəfindən ayrılan ekstrasellulyar polimerlər, onlara yarpaqların səthində kifayət qədər mühkəm adgeziya olunmasına imkan yaradır. Bəzi maya gübələkləri fitopatogen gübələklər kimi yarpağın səthində deyil, yarpağın toxuması daxilində ğğceyrələr arasındakı boşluqlarda inkişaf edirlər

. Maya gübələklərin bir zox nüvləri əsasən bitkilərin səthindən ayrılır və spesifik morfoloji, fizioloji xğsusiyyətlərə malik olur. Bu xğsusiyyətlər onların mğəyyən tip yaşayış yerinə uyğunlaşmasına sğbutdur. Belə xğsusiyyətlərə karotinoid piqmentasiyanı güstərmək olar. Bu piqment, ğğceyrələri gğnəş radiasiyasından qoruyur. Bunlara hava ilə yayılan ballistosporların əmələ gəlməsini, ğğceyrələri qurumaqdan qoruyan polisaxarid kapsulların formalaşmasını da aid etmək olar. Belə xğsusiyyətli maya gübələkləri fitobiontların ekomorfoloji qurupuna daxildir. Fitobiontların tipik nğmayəndələrinə bazidiomisətli affinitetin anamorf nüvləri olan *Sporobolomyces roseus*, *Rhodotorula glutinis* gübələklərini güstərmək olar.

Bitki yarpaqlarında maya gübələklərin nüv tərkibi geniş miqyasda variasiya edir. Lakin, mğxtəlif nüv bitkilərdə maya gübələyin spesifikliyi haqqında az məlumat var. Dəqiq fərqlər yalnız o halda aşkar olunur ki, bitkilər zox fərqli şəraitdə bitsinlər və ya mğxtəlif ekoloji quruplara aid olsunlar. Bu halda maya gübələyi nüvləri də fərqli olur.

Maya gübələklərin bitki yarpaqlarında sayı və nüv tərkibi vaxtaşırı dəyişə bilir. Bu halda epifit maya gübələklərinin dinamikası 3 qurup faktorla mğəyyən olunur:

- hava – iqlim faktorları. Bura temperatur, rğtubət, gğnəş radiasiyasının intensivliyi daxildir;

- bitkilərin fenoloji ritmləri və bununla bağlı sintez olunan eksudantlar, onların kimyəvi tərkibi. Eksudantlar epifit mikroorqanizmlər üçün əsas qida mənbəyi, stimulyator və inhibitor rolunu oynaya bilər;

- bitkilərlə assosiativ əlaqədə olan onurğasızların həyat fəaliyyətinin bioloji ritmləri, məsələn, fitofaqlar və tozlandırıcılar arasında olan assosiasiyaları buna misal göstərmək olar. Bu ritmlər, öz növbəsində həm hava şəraiti, həm də fenoloji dəyişikliklərlə və bitkilərin ontogenezinin xüsusiyyətləri ilə əlaqədardır. Bir qayda olaraq, maya gübələklərinin sayı, bitkilərin yerləşdiyi hissələrinin məhv olması zamanı artır. Lakin, bu mərhələdə maya gübələklərinin taksonomik strukturu nəzərə zərərli dərəcədə dəyişilmir.

Bitki qalıqları üzərində rast gəlinən maya gübələkləri.

Maya gübələklərin digər təbii yaşayış yeri bitki qalıqları hesab olunur. Bitki qalıqları anatomic quruluşunu itirərək müxtəlif destruktiv təsirlərə məruz qalır. Bir qayda olaraq, parzalanmış bitki qalıqlarında maya gübələklərinin taksonomik tərkibi elə həmin biosenozdakı bitkilərin canlı və məhv olmuş yerləşdiyi hissələrində aşkar olunan taksonomik tərkibdən çox da fərqlənmir. Adətən, burada tipik fitobiont nüvələr üstünlük təşkil edir. Bu, xüsusən təzə bitki qalıqları üçün xarakterikdir. Bunlar nisbətən qısa müddətdə formalaşır. Çox parzalanmış bitki qalıqlarında (meşə döşənəyinin aşağı qatları) maya gübələklərinin strukturu müəyyən qədər yenidən bərpa olunur. Maya gübələkləri üçün vacib olan sərbəst şəkərlərin və ya özvi turşuların miqdarı burada müəyyən qədər aşağıdır. Ona görə də belə yaşayış yerlərində maya gübələyi qruplaşmaları daha da “ekstremal” vəziyyət alır: aşkar olunan nüvələrin sayı azalır, dominantlar daha da nəzərə zərərli dərəcədə yığılır.

Meşə döşənəyində xarakterik morfo – fizioloji xüsusiyyətlər kompleksinə malik bazidiomisetli affinitet nüvələr böyük rol oynayır. Bu da onların yaşayış yerinə adaptasiya olunmasının sübutudur. Bu nüvələrin maya gübələklərinə aid olması şərtdir. Belə ki, maya gübələyi hüceyrələri ilə yanaşı

bunlar özünə həqiqi miseliumun olması xarakteridir. Bunlar bir zox maya gübələyi nüvlərindən yüksək hidrolitik aktivliyi ilə fərqlənir və polisaxaridləri mənimsəmək qabiliyyətinə malikdirlər. Belə nüvlər xüsusi ekomorfoloji qrup olan saprobiontlara aid edilir. Bunların tipik nümayəndələri *Trichosporon pullulans* və *Cystofilobasidium capitatum* gübələkləridir və xüsusən meşə döşənəyi özünə xarakterikdir.

6.1.2. Torpaqda rast gəlinən maya gübələkləri

Torpaqlarda yaşayan zoxlu mikroorqanizmlər arasında maya gübələkləri də mövcud olur. Adətən maya gübələklərinin sayı zox az olub, 10^3 KƏV/q – a bərabər olur. Torpaqda maya gübələklərin inkişafını müəyyən edən əsas amil asan mənimsənilən özvi maddələrin qatılığı hesab olunur.

Bütün torpaq tiplərində maya gübələklərin miqdarı yüksək olmayıb, ən zoxu dərinliyi 1 – 5 sm olan hissədə qeydə alınır. Ayrı – ayrı torpaq nümunələrində maya gübələkləri həmişə aşkar olunmur.

Maya gübələklərinin inkişafı eyni zamanda pH faktorundan da asılıdır. Turş torpaqlarda maya gübələkləri daha zox olur. Bunlara tundra qleyli, podzol, qonur meşə torpaqları aiddir. Neytral və xüsusən də qələvi xassəli quru – zül və səhra torpaqlarında maya gübələklərinin sayı zox məhdud olur.

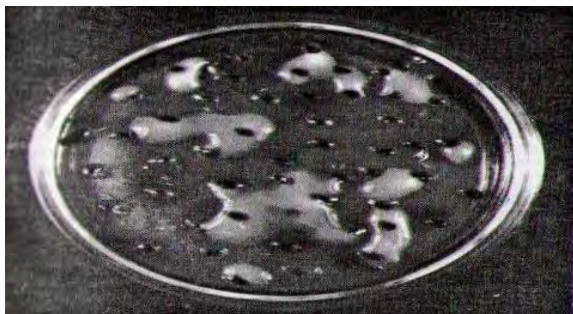
Aparılan – zooloji tədqiqatlarda maya gübələkləri, səmənili – aqar qidalı mühitdə turşuluğun pH 4 – 4,5 güstəricisində yaxşı inkişaf edirlər. Neytral və qələvi mühitlərə uyğunlaşan nüvlər turş mühitdə bitməyə bilir. Lakin, maya gübələklərin əsl alkalofil nüvləri indiyə qədər məlum deyil. Maya gübələklərin turş mühiti xoşlaması ola bilər ki, onların saxorolitik xassəsi ilə əlaqəlidir. Belə ki, şəkərlərin zox miqdarı, bir qayda olaraq mühitdə özvi turşuların əmələ gəlməsi və toplanması ilə şərtlənir.

Maya gübələklərin bitkilərdə və bitki qalıqlarında aşkar olunan bir zox nüvləri torpaqda rast gəlinir. Torpağın üst horizontalarında tipik fito – və saprobiontlara rast gəlinir. Bu

maya gübələkləri torpağın alloxtan qurupunu təşkil edir. Onlar tükəlmüş yarpaqlarla birlikdə torpağa düşür və onurğasız heyvanlar vasitəsilə digər yerlərə yayılır. Buna görə də torpaq onlar gəzən əsl yaşayış yeri hesab olunmur.

Alloxtan maya gübələkləri bitkilərin kükə ilə assosasiya edə bilir və ya bitki qalıqlarında müvcud ola bilir. Bu qurupun zox nüvləri tipik epifitlərdir. Lakin onlar yaşayış yerini dəyişdikdə məhv olmur, digər həyat tərzinə keçir. Belə orqanizmlərə *Aerobazidium pullulans* nüvənin göstərmək olar. Bu, həm yarpaqlarda epifitlər kimi, həm də meşə düşənəklərində və torpağın yuxarı horizantlarında gübələk komponenti kimi geniş yayılmışdır. Yarpaqlarda bu nüvənin populyasiyaları tipik epifit – ekrisotroflar kimi iştirak edir. Torpaqda isə onlar miseliumlu formada böyüyür və üzlərini aktiv hidrolitiklər kimi göstərərək pektinləri, hemisellulozanı parzalayırlar. Lakin, avtoxton torpaq maya gübələkləri, bəzi həyat siklini torpaqda keçirir və torpağın mineral horizantları onların təbii yaşayış yeri hesab olunur. Belə maya gübələklərinə *Lipomyces* cinsinin bəzi nüvləri aiddir.

Azotobakterlər olan azotsuz aqarlı Eşbi qidalı mğhitini uzun müddət (təxminən 20 gün) saxladıqda torpaq yığıntıları ətrafında selikli maya gübələklərinin inkişafını müşahidə etmək olar (şək.109). Həceyrələrində yağın miqdarı zox olduğu gəzən onlar *Lipomyces* adlandırılmışdır.



Şəkil 109. Eşbi qidalı mğhitində torpaq komacılıqlarının əhatə edən selikli

Lipomisetlər

Bərk qidalı mğhitlərdə lipomisetlər bir qayda olaraq axan selikli koloniyalar şəklində bitir. Bu hal polisaxarid kapsulasının intensiv əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Kapsulanın qalınlığı hğceyrənin diametrindən iki dəfə zox olur. Lipomisetlər digər maya gübələklərinə nisbətən asan diffirensasiya olunur və ülzğsğ 10 mkm və daha zox ola bilir. Kühnə kulturalarda hğceyrələr yağla dolur və xlamidiosporlara zevrilirlər. Lipomisetlərin cinsi sikli adətən bir ana hğceyrədə iki tumurcuğun kopulyasiyasından ibarətdir. Bunun nəticəsində də xarakterik kisəşəkilli asklar əmələ gəlir.

Lipomisetlər torpaq biotasının avtoxton quruplaşmasına aid olan tipik pedobiontlardır. Birincisi, bu maya gübələkləri mğxtəlif torpaqlardan həmişə ayrılır və digər substratlarda aşkar olunmur. İkincisi, lipomisetlərin sayı və onların torpaqda profil ğzrə yerləşməsi, konkret torpaq əmələ gəlmə prosesin fiziki – kimyəvi və bioloji rejimlərinə uyğundur. Ğzğncğ, lipomisetlərdə bəzi morfoloji, fizioloji, büyğmə prosesi və biokimyəvi xğsusiyyətlər müvcuddur ki, bunlar gübələklərin torpaq mğhitinə adaptasiyasını sğbut edir. Lipomisetlərin bğtğn məlum nüvləri maddələr mğbadiləsinin oksidləşmə tipinə malikdir və spirtli qıqcırma türədə bilmirlər. Bunlar azotun aşağı qatılıqlarında büyğmə qabiliyyəti nğmayış etdirirlər. Bu da, onları azotsuz qidalı mğhitlərdə ayırmağa imkan verir.

Lipomisetlər zox geniş yayılmışlar. Onlar Antarktidadan başqa dğnyanın bğtğn qitələrində rast gəlinir. Şimal yarımkğrəsində meşə tundraya qədər yayılmışlar və yalnız tundrada və ya yğksək dağlıq ərazilərdə rast gəlinmir. Lipomisetlər səhralarda demək olar ki, olmur, lakin bəzən oazislərdə suvarılan torpaqlarda aşkar olunur.

Beləliklə, lipomisetlər əsasən daha yetkin və məhsuldar torpaqlarla assosiasiya olunmuşlar. Onlara torpaq əmələ gəlmə prosesinin inkişafının ilkin mərhələsində rast gəlinmir. Bu mərhələdə torpaq zəif olur, bu da tundra və yğksək dağlıq ərazilər ğzğn xarakterikdir. Qara torpaq izərisində lipomisetlər dərinliklərə

yayılır və bəzən də bu torpağın aşağı horizontlarında aktiv mikrobiotanın dominant hissəsini təşkil edir.

Ekoloji faktorlardan lipomisetlərin inkişafına daha güclü təsir göstərən rəqtubətdir. Onların sayının torpaqda azalması rəqtubətin azlığı ilə sıx bağlıdır.

Torpaqda lipomisetlərin funksiyası zoxtərəflidir. Trofik zəncirlərdə bu gübələklər vacib həlqə kimi onurğasızların qidalanmasında iştirak edir. Lipomiset koloniyalarında həmişə amüblərin kətləvi inkişafını müşahidə etmək olur.

Bitki qalıqlarının torpaqda destruksiyası prosesində lipomisetlərin rolu gürgəndəy kimi böyük deyil. Bu, onların digər gübələklərlə müqayisədə zəif rəqabət qabiliyyətinə malik olması ilə əlaqədardır. Buna yuxarıda qeyd olunan meşə torpaqlarının profili görə paylanması da şübutdur. Lipomisetlərin bəzi polisaxaridləri hidroliz etmək qabiliyyəti onların bu polimerlərin parzalanmasında rolu olduğunu göstərir. Beləliklə, lipomisetlərə əsas işlər kimi deyil, bitki qalıqlarının destruksiyası prosesini yerinə yetirən mikroorqanizmlərin peykləri kimi baxmaq olar. Lipomisetlər yalnız bu proseslərin son mərhələlərində işvi qalıqların parzalanmasında iştirak edirlər. Lipomisetlərin torpaqda bir zox funksiyası onların polisaxaridlər sintez etmək qabiliyyəti ilə əlaqədardır. Bununla onlar yğksək hidroskopikliyə malik həcyrəarası mğhit yaradır. Bu mğhit produsent həcyrələrin maddələr mğbadiləsini və xğsusi qidalanma rejimini təmin edir. Bunların arasında azot fiksə edən bakteriyalar da müvcuddur. Sonuncular, molekulyar azotu lipomisetlərlə assosiasiyada daha aktiv fiksə edirlər. Bu zaman lipomisetlərin həcyrəxarici polisaxaridləri bakteriyalar işğn karbon mənbəyi rolunu oynayır. Azotobakterlər tərəfindən fiksə olunmuş azot gübələklər tərəfindən istifadə olunur.

Digər nüv maya gübələklərinə gəldikdə, onların arasında yalnız torpaqdan ayrılan, bitkilərdə və bitki qalıqlarında işə rast gəlinməyən nüvlər yoxdur.

6.2. Maya gübələklərinin yayılmasının coğrafi qanunauyğunluqları

Mikroorqanizmləri adətən kosmopolitlər hesab edirlər. Onların kizik ülzğlərə malik olması hər hansı məhdudiyyət olmadan hər yerə yayılmağa və hər hansı kifayət qədər heterogen mğhitdə əlverişli mikrozonalar tapmağa imkan verir. Bununla yanaşı, orqanizmlərin yayılmasının xğsusiyyətləri coğrafi endairədə qanunauyğun olaraq dəyişən iqlim şəraitindən də asılıdır. XX əsrin 30 – 50 – ci illərində ilk dəfə torpaq mikroorqanizmlərinin yayılmasında qurşaq qanunauyğunluqları aşkar olunmuşdur. Bu işlər bir zox mikrobioloqların diqqətini cəlb etmiş və bu mənada ən yaxşı üyrənilmiş qrup maya gübələkləri olmuşdur.

Maya gübələyi qruplarının taksonomik strukturu qurşaq (zonal) sırada sadəcə olaraq dəyişmir və bu dəyişikliklər kifayət qədər qanunauyğun xarakter daşıyır. Maya gübələklərin sayı və mğxtəlifliyi və ya ayrı – ayrı nüvlərin zoxluğu monoton olaraq artır və ya mğəyyən qurşaq diapozonunda temperaturdan asılı olaraq azalır. Bğtğn bu ekoloji optimuma aid uyğun ideyalar, mğxtəlif nüvlər ğzğn mğxtəlidir. Mğxtəlif təbii zonalara uyğunlaşmasına ğürə maya gübələkləri arasında arktik (*Cryptococcus gilvescens*), arkto – boreal (*Cryptococcus lanrentii*), boreal (*Cryptococcus podzolicus*), zül – səhra (*Cryptococcus diffluens*) nüvlər ayırd edilir.

Maya gübələklərinin birlikləri tundrada iki mğxtəlif komplekslərlə təqdim olunub: 1) kifayət qədər rəngarəng epifit komplekslər. Bunlar bitkilərin yaşıllıq və məhv olmuş yergstğ hissələrində formalaşır; 2) eynicinsli döşənək – torpaq kompleksləri. Bunlar, parzalanmış bitki qalıqlarında və torpaq horizontlarında olur. Avtoxiton torpaq maya gübələkləri tundrada rast ğəlinmir. Lakin bitkilərinin yarpaqlarında onların sayı xeyli yğksək olur ($10^5 - 10^6$ KƏV/q). Bu zona ğzğn epifit maya gübələklərinin yğksək miqdarı xarakterikdir. Maya gübələkləri zox vaxt fillosferdə müvcud olan gübələklərin yeganə nüvğ kimi qeyd olunur.

Tundrada epifit maya gübələkləri sabit dominant nüvlərlə xarakterizə olunur. Həm canlı, həm də ülg bitki hissələrində, adətən *Cryptococcus laurentii* nüvə gətiricilik təşkil edir. Bir qayda olaraq onun miqdarı maya gübələklərinin ümumi miqdarının 30 – 80%-ni təşkil edir. Yarpaqlarda rast gəlinən *Mrakia frigida* və *Leucosporidium scottii* nüvləri psixrofillərə aid olan gübələklərdir.

Parzalanmış bitki qalıqlarında, döşənəkdə, tunduranın torflu horizontlarında, mamırlar üzərində maya gübələkləri həmişə mövcud olur və gübələklərin ümumi sayının 90% - ni təşkil edir. Lakin, bu maya gübələklərinə bitkilərin yarpaqlarında, cavan budaqlarda və torpaqda da rast gəlmək olur.

Meşə biogeosenozlarında maya gübələklərinin daha geniş yayılan nüvləri xarakterikdir. İqlim sahələrində bəzi maya gübələkləri superdominantlıq təşkil edirlər. Bu o deməkdir ki, bir və ya bir neçə nüvələr kəskin olaraq nəinki müəyyən tip substratlarda, həm də ümumiyyətlə biogeosenozda gətiricilik təşkil edirlər. Tundra zonasında belə nüvlərdən *Cryptococcus gilvescens* torpaq üzən və *Cryptococcus laurentii* yerləşən yaruslar üzən xarakterik hesab olunur. Subtropik səhralarda bəzi substrat tiplərində kəskin olaraq bir nüvə dominantlıq edir – *Cryptococcus diffluens*. Qeyd etmək ki, meşə biogeosenozlarında belə nüvlərin çox yayılması zərərli deyildir.

Meşə zolağında maya gübələklərinin epifit kompleksi çox müxtəlifdir. Meşə otlarının yarpaqları üzərində onların sayı orta hesabla 10^5 KƏV/q olur, bəzən 10^7 – 10^8 KƏV/q – a qədər ola bilər. Bitkilərin yerləşən hissələrində daha çox *Cryptococcus albidus*, *C. laurentii*, *Sporobolomyces roseus*, *Rhodotorula glutinis*, *Rh. lujisanensis*, *Rh. Mucilaginosa* nüvləri yayılır. Askomisetli maya gübələklərindən bu qrupa adətən *Metschumazia pulcherrima*, *Debaryomyces hansenii* və *Pichia* cinsinin müxtəlif nüvləri daxildir.

Meşə döşənəsində maya gübələklərinin sayı 10^4 KƏV/q – a qədər ola bilər. Burada onların nüvə müxtəlifliyi nəzərə alaraq dərəcədə bitkilərin yerləşən hissələri ilə müqayisədə azdır. Epifit mikrobiotanın nümayəndələri əsasən tükəlmüş yarpaqlar üzərində

məskunlaşır. Maya gübələklərinin torpaq nüvləri mğxtəlif torpaq heyvanlarının həyat fəaliyyəti nəticəsində əmələ gələn tullantılar üzərində məskunlaşırlar. Eyni zamanda epifit və torpaq nüvlərinin döşənəkdə yğksək miqdarı onların aktiv zoxalmasını sğbut edir. Döşənəyin yuxarı qatlarında adətən bitkilərdə olan nüvlər *Cryptococcus albidus* və *C. lavrentii* dominantlıq təşkil edir. Bunlar karotinoid və melanoid piqmentasiyalı gübələklərdir.

Dğzənlik sahələrdə maya gübələklərinin 2 mğxtəlif tipinə: epifit və torpaq nüvlərinə rast gəlinir. Maya gübələkləri kğtləvi dğzənlik bitkilərinin məhv olmuş yerğstğ hissələrində inkişaf edir. Burada onların sayı 10^6 KƏV/q – a zətir. Ən zox yayılmış epifit maya gübələkləri: *Cryptococcus albidus* və *C. laurentii*, qırmızı piqmentli ballistosporlu maya gübələkləri: *Sporobolomyces roseus* və *Bullera* cinsinin nüvləridir.

Dğzənliklərdə piqmentli maya gübələklərinin miqdarı meşəli sahələrə nisbətən mğəyyən qədər zoxdur. Karotinoid piqmentasiyaya malik nüvlərdən başqa dğzənlik bitkilərinin yarpaqlarında, “qara mayalar” zoxlu miqdarda inkişaf edir. Bunlardan *Aureobasidium pullulans* nüvğnğ göstərmək olar ki, o da melanoid piqmentlərini əmələ gətirir. Həmzinin meşə zolağında entomofil bitkilərdə *Metschnikowia pulcherrima* və *Metschnikowia reukaufii* nüvlərinə rast gəlinir. Bundan başqa dğzənlik bitkilərinin yarpaqlarında bazidiomisetli fitopatogen gübələklər də geniş yayılmışdır.

Qara torpaqdan ayrılan maya gübələkləri arasında epifit nüvlər müvcuddur. Eyni zamanda dğzənlik biogesenozlarda əsl torpaq maya gübələkləri də yayılmışdır. Bunlara *Cryptococcus aerius* nüvğ aiddir ki, bu da cənub sahələrinin torpaqlarında digər yaşayış yerləri ilə mğqasiyədə daha zoxdur. Lakin, qara torpaq dğzənliklərində əsl pedobiontlar – lipomisetlər daha zox yayılmışdır. Onlar dğzənlik torpaqlarında 50 sm dərinlikdə müşahidə olunur və əsasən bir nüv *Lipomyces tetrasporus* ilə təmsil olunur.

Şimal zonalarla mğqaisədə, səhralarda bitki qalıqlarında epifit maya gübələklərinin miqdarı orta hesabla 10^4 KƏV/q – dan

zox olmur. Xəsusən sukkulent bitki nüvlərində səhra zonası gəzən xarakter olan maya gübələkləri azdır. Maya gübələyi həcyrələrinin bitkilərin canlı hissələrində əsas qidalanma tipi ekrisotrofdur, ona görə də kserofitlərin qalın kutikulası və həyatı ifrazatların məhdud olması epifitlərin inkişafını zəiflədir. Eyni zamanda yaz yağışlarından sonra, səhralarda efemerlər və efemeroidlər zoxlu inkişaf edən zaman onların yarpaqlarında epifit maya gübələkləri zoxalmağa başlayır və bunların sayı 10^6 KƏV/q -dən zox ola bilər. Efemerlər tez məhv olur, lakin onların qurumuş qalıqlarında həyat qabiliyyətli maya gübələkləri uzun müddət torpağın səthində və zoxillik bitkilərin xəzərində 10^5 – 10^6 KƏV/q səviyyəsində saxlanılır.

Səhra torpaqlarında maya gübələklərinin sayı zox aşağıdır və onların miqdarı bir qayda olaraq 10^2 KƏV/q –dan aşağı olur.

Orta və Mərkəzi Asiyanın səhralarında maya gübələklərinin növ tərkibi şimal təbii zonalarla müqayisədə kasıbdır. Həm bitkilərdə, həm də torpaqda anamorf bazidiomisetli affinitet maya gübələklərindən *Cryptococcus albidus* növü zox aşkar olunur. Bitki yarpaqlarında və qalıqlarında bu növün payına adətən maya gübələklərinin ümumi sayının yarısından zoxu aiddir, torpaqda isə 90% və daha zoxdur. Zoxsaylı tədqiqatlar göstərir ki, Orta Asiyanın səhralarında bitki yarpaqlarında və bitki qalıqlarında *Cryptococcus diffluens* gəzənlik təşkil edir.

Cryptococcus laurentii gübələyi Neqev səhrasında gəzənlik təşkil edir və gəzən polisaxaroid kapsulasını formalaşdırmaq qabiliyyətinə malikdir. Belə kapsula havadan nəmliyi yaxşı adsorbsiya edir. Bu da tez – tez duman olan şəraitdə inkişaf prosesini sürətləndirir. Beləliklə, səhra maya gübələklərinin strukturunda regional fərqlər nəzərə zarpacaq dərəcədə gəzənlik göstərir.

Səhra zonasının xarakterik xüsusiyyətlərindən biri də mikroskopik gübələklərin tənə rənglərinin gəzənliyə gəzən. Bunlar arasında *Aerobasidium* və *Phacococcomyces* cinslərinə aid olan “qara mayalar” gəzənlik təşkil edirlər. Bitki yarpaqlarında belə mayayabənzər gübələklərin sayca zoxluğu, gəzənliklə

mğqayisədə, səhrada yğksəkdir. Yğksək dağlıq ərazilərdə yğksəkliyin artması ilə əlaqədar maya gübələklərinin yayılmasında əsaslı dəyişikliklər baş verir. Belə ki, Pamir, Tyan – Şan və Qafqazın yğksək dağlıq ərazilərində (3000 m) maya gübələklərinin sayı dağlıq meşə torpaqlarına (2000 m) nisbətən azdır. Eksterimal şəraitlərdə subnival və nival yğksək dağlıq qurşaqlarda maya gübələklərinin nüv mğxtəlifliyi aşağı düşür. Burada askomisetli nüvlər aşkar olunmur və *Cryptococcus* cinsinin nğməyəndələri gštğnlğk təşkil edir.

6.3.Təbii ekosistemlərdə maya gübələklərinin funksiyası

Maya gübələkləri təbii ekosistemlərdə sayına və kğtləsinə görə digər qrup mikroorqanizmlərdən azlıq təşkil edirlər. Ğzvi maddələrin miqdarı az olan yerlərdə onların sayı daha azdır. Torpağın mineral horizonlarında onların sayı adətən 10^2 KƏV/q – dan zox olmur. Maya gübələkləri arasında mğrəkkəb təbii polimerləri, o cğmlədən, sellğloza və liqinini parzalamaq qabiliyyətinə malik olan nüvləri yoxdur. Ona görə də torpaqda məskunlaşan maya gübələkləri əsasən, asan mənimsənilən kizik molekululu birləşmələri mənimsəyirlər. Bu birləşmələr isə bakteriya və kif gübələkləri tərəfindən polimerlərin parzalanmsı zamanı əmələ gəlir. Bununla belə, lokal yaşayış yerlərinin zoxunda maya gübələkləri şəkərlərin və ya ğzvi turşuların utilizasiyasına görə mikroorqanizmlər arasında gštğnlğk təşkil edirlər. Ğmumiyyətlə, maya gübələklərinin təbiətdə funksiyası aşağıdakılardan ibarətdir:

- yğksək miqdarda asan mənimsənilən qida mənbələri olan lokusları tez tutması (zəptetməsi). Bu, bir zox askomisetli gübələklər ğzgñ xarakterikdir. Belə lokuslarda onların zoxlu miqdarda biokğtləsi toplanır ki, bu da onurğasız heyvanlar ğzgñ qida mənbəyi rolunu oynaya bilir.

- bitkilərin ifrazatlarının mənimsəməsi və bitki qalıqlarının parzalanması zamanı epifit maya gübələkləri özünə suksessiyanın yaradılması;

- bitki mənşəli bəzi polimerlərin yuxarı qat torpaqlarda ilkin hidrolizi;

- torpağın mineral horizonlarında asan mənimsənilən maddələrin mənimsənilməsi və qeyri əlverişli şəraitdən sağ çıxması (L – strateq) .

Bu funksiyaların yerinə yetirilməsi torpaqda, müxtəlif növ maya gübələklərin ixtisaslaşmasına gətirib çıxarır və onların müxtəlif həyati formaları barədə danışmağa imkan verir. Ümumi ekologiyada “həyati forma” dedikdə müəyyən yaşayış mühitinə uyğunlaşan orqanizmin müəyyən morfoloji tipi nəzərdə tutulur. Deməli, maya gübələkləri müəssir anlamda gübələklərin müəyyən həyati formalarıdır. Mikroorqanizmlərdə uyğunlaşma əsasən fizioloji xarakter daşıyır və belə ekoloji qrupların ayrılması zamanı fizioloji əlamətləri nəzərə almaq vacibdir. Ona görə də həyati formaları morfo – fizioloji qruplarda adlandırmaq olar.

Beləliklə, yuxarıda göstərilən funksiyalarla bağlı olaraq maya gübələklərinin saxarobiontlar, fitobiontlar, saprobiontlar və pedobiontlar kimi həyati formaları ayırd edilir (cədv.6).

Saxarobiontlar əsl maya gübələkləridir və onların tipik nümayəndəsi *Saccharomyces cerevisiae* nüvəddir. Bu gübələklərin bir zox xüsusiyyətləri onların asan mənimsənilən substratlar olan mühitə uyğunlaşmasını göstərir. Bunlarda pigmentlərin, miseliumlu strukturların, xlamidosporların və selikli kapsulanın olmaması, intensiv qıcırma qabiliyyətinə malik olma və məhdud sayda maddələri mənimsəmək qabiliyyəti onların xarakterik xüsusiyyətləridir. Saxaromisetlərdən başqa saxarobiontlara *Debaryomyces*, *Kluyveromyces*, *Torulaspora*, *Zygosaccharomyces*, həmçinin də *Pichia* və *Candida* cinslərinin əksər nüvləri aiddir.

Fitobiontlar bitkilərin canlı hissələrinin səthində yaşamağa adaptasiya olunmuşlar və bir qayda olaraq karotinoid

piqmentləri əmələ gətirirlər. Onlar, zox vaxt inkişaf siklində xlamidosporlar və ya xlamidosporlarabənzər quruluğa davamlı strukturlar əmələ gətirirlər. Bir zox nüvlərin xarakter əlaməti hava axını ilə yayılan ballistosporları əmələ gətirməsidir. Fitobiontların tipik nəmayəndələrinə *Sporobolomyces* və *Sporidiobolus* cinslərinin nüvləri, *Rhodotorula* və *Cryptococcus* cinslərinin bəzi nəmayəndələri aiddir.

Saprobiontlar nisbətən yüksək hidrolitik aktivliyə malik olub, bitki qalıqlarının destruksiyasında (orta və sonrakı mərhələlərdə) iştirak edirlər. Tipik saprobiontlara *Trichosporon* cinsinin nəmayəndələri, *Cystofilobasidium capitatum*, *Cryptococcus podzolicus*, *C.humicola* nüvlər aiddir.

Pedobiontlar torpaq hissəciklərinin bərk səthlərində yaşamağa uyğunlaşblar. Onlarda həceyrə arası mğhit yaradan selikli kapsula var. Bununla onlar quraqlıq mğhitdə yaşamaq qabiliyyəti əldə edirlər. Bu maya gübələkləri zoxlu miqdarda ehtiyat maddələrini toplamaq qabiliyyətinə malikdirlər. Bu maddələr əsas etibarilə lipidlər şəklində toplanır və uzun mğddətli aclıq düvrğnğn kezməsini təmin edir. Bu gübələklər gğğn hənzinin zox aşağı qatılıqda azotlu maddələri mənimsəmək qabiliyyəti xarakterikdir. Başqa süzlə, onlar oliqonitrofillərdir. Pedobiontların tipik nəmayəndələri lipomisetlərin bğğn nüvləridir. Gğğndğğyğ kimi, pedobiontlara hənzinin kriptokokları və xğsusən də *Cryptococcus terreus*, *C. aerius*, *C.terricola* nüvlərini aid etmək olar.

Təbii ekosistemlərdə maya gübələkləri tərəfindən yerinə yetirilən digər vacib funksiyalar da müvcuddur. Bazidiomisetli maya gübələklərinin kapsulaları bakteriyaların yaşama yeri rolunu da oynayırlar. Belə bakteriya – maya gübələyi assosiasiyalarında bir zox vacib proseslər, məsələn; azotfiksasiya prosesi gğğlənə bilir. Torpaq maya gübələklərinin həceyrəxarici polisaxaridləri, torpağın aqreqat vəziyyətinə təsir edir və bakteriyalar gğğn substrat rolu oynayırlar. Bir zox torpaq heyvanları, məsələn, amüblər, mikroartropodlar, qurdlar tərəfindən maya gübələyi həceyrələri aktiv olaraq yeyilir. Enerji və karbon mənbəyindən

əlavə maya gübələkləri heyvanların rasionunda vitaminlərin vacib mənbəyi kimi də iştirak edirlər.

Cədvəl 6

Maya gübələklərin həyat formaları

Tip	Adaptiv xüsusiyyətlər	Əsas yaşayış məhiti	Tipik nüvləri
Saxarobiontlar	Morfoloji adaptasiyaları yoxdur, qıvcırma türədirilər. R-strateqlərdir.	Şirəli meyvələr, nektar, ağacların şirəsi, onurğasız heyvanlar	<i>Saccharomyces cerevisiae</i> <i>Saccharomycodes ludwigii</i> <i>Hanseniaspora uvarum</i> <i>Metschnikowia pulcherrima</i>
Fitobiontlar	Pigment, balistospor və kapsula əmələ gəlirlər. oksidləşdirici məbadiləyə və lipaza aktivliyinə malikdirlər. R-strateqlərdir	Bitkilərin canlı və cansız qalıqları	<i>Sporobolomyces roseus</i> <i>Rhodotorula glutinis</i> <i>Cryptococcus flavus</i>
Saprobiontlar	Miseliumlu-maya gübələyi dimorfizmi var, oksidləşdirici məbadiləyə və hidrolaza aktivliyinə malikdirlər. K-strateqlərdir	Meşə döşənəyi	<i>Trichosporon pullulans</i> <i>Cystofilobasidium capitatum</i> <i>Cryptococcus podzolicus</i>
Pedobiontlar	Pigmentasiya yoxdur, həceyrədaxili lipidlərə və oksidləşdirici məbadiləyə malikdirlər, oligonitrofilidirlər, L-strateqlərdir	Torpağın mineral qatı	<i>Lipomyces spp.</i> <i>Cryptococcus aerius</i> <i>Cryptococcus terricola</i>

VII FƏSİL

MAYA GÜBƏLƏKLƏRİNİN QIDALANMASI VƏ METABOLİZMİ

7.1. Maya gübələklərinin qida maddələrinə tələbatı

Maya gübələklərinin ən zox üyrənilən və xarakterik nüvğ *Saccharomyces cerevisiae* gübələyidir. Bu gübələk aerob şəraitdə qlğkoza, saxaroza, maltoza və treqaloza şəkərlərini mənimsəyir, lakin laktoza və sellobioza olan qidalı mğhitlərdə inkişaf edə bilmir. Qeyd etmək lazımdır ki, maya gübələklərinin nüvğndən asılı olaraq karbon mənbələrini mənimsəməsi zox fərqlidir. Digər tərəfdən, şəkərlərin mənimsənilməsi aerob və anaerob şəraitindən asılı olaraq dəyişilə bilir. Məsələn, *Saccharomyces cerevisiae* gübələyi aerob şəraitdə saxaroza və treqaloza yaxşı inkişaf etdiyi halda, anaerob şəraitdə bu maddələri mənimsəyə bilmir.

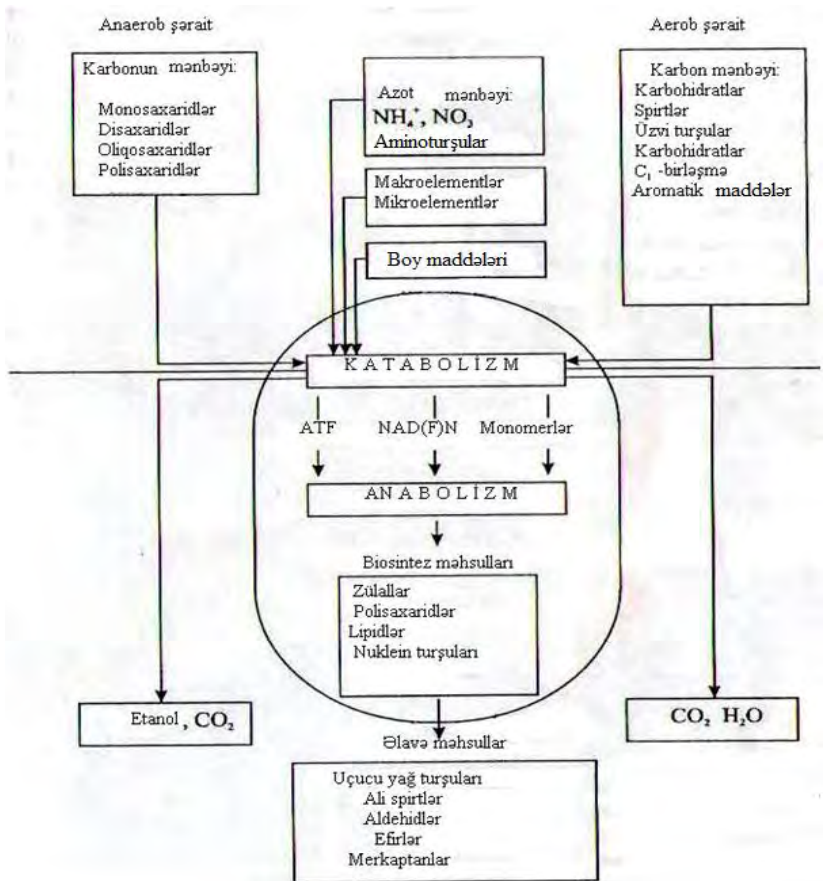
Saccharomyces cerevisiae maya gübələyi vahid azot mənbəyi kimi ammonyakı və sidik cühvərini mənimsəyir, lakin nitratları istifadə edə bilmir. Azot mənbəyi kimi aminturşuları və peptidlər də istifadə oluna bilir. Lakin bəzi amin turşuları, məsələn, histidin, qlisin, sistin və lizin maya gübələkləri tərəfindən zətin mənimsənilir. *Saccharomyces cerevisiae* proteaza enzimini sintez edə bilmədiyi ğzğn zğlalları mənimsəyə bilmir.

Maya gübələkləri vitaminlərə zox az tələbkardırlar, zğnki onlar mğxtəlif vitaminləri sintez etmək qabiliyyətinə malikdirlər. Maya gübələklərinin bu xassəsinə ğürə onlara “vitmainlər fabriki” adı verilmişdir. Maya gübələkləri fosfora, kğkğrdə də tələbat duyurlar. Fosfor mənbəyi kimi dihidrofosfat ionları, kğkğrd mənbəyi kimi isə sulfat duzlarını mənimsəyirlər. Onlar ğzvı kğkğrd mənbələrindən (metuonin, sistin) də istifadə edə bilirlər. Bu gübələklər kalium, maqnezium, kalsium, sink, dəmir və mis kimi elementlərə də ehtiyac duyurlar.

7.2. Maya gübələklərinin metabolizmi

Baxmayaraq ki, maya gübələkləri bakteriyalar kimi rəngarəng metabolizmə malik deyil, onlar mğxtəlif nüv karbon və

azot birləşmələrini mənimsəyə bilir və müxtəlif metabolitlər əmələ gətirirlər (şək.110).



Şəkil 110. Maya gübələklərin metabolizminin ümumi sxemi

7.2.1. Maya göbələklərində qıvcırma prosesi

Maya gübələkərinin çox geniş məlum olan xassələrindən biri spirtli qıvcırma türədə bilməsidir. Onların əksər nüvləri şəraitindən asılı olaraq qıvcırma prosesindən tənəffüs prosesinə və əksinə tənəffüs prosesindən qıvcırma prosesinə keçə bilirlər.

Oksigen olan mğhitdə qıqırma tormozlanır və maya gübələyi tənəffğs etməyə başlayır. Oksigen olmayan mğhitdə isə spirtli qıqırma prosesi baş verir. Oksigenli mğhitdə baş verən tənəffğs prosesi qıqırmaya nisbətən energetik cəhətdən zox sərfəlidir. Oksigenli mğhitdə qıqırma prosesinin tormozlanmasını ilk dəfə fransız alimi L.Paster müşahidə etmiş və bu hadisə **Paster effekti** adlanır.

Spirtli qıqırma bəzi hallarda aerob şəraitdə də gedə bilər. Qlğkozanın qatılığı yğksək olan aerob şəraitdə maya gübələyini becərdikdə qıqırma prosesi baş verir. Bu halda qlğkoza tənəffğs prosesini tormozlayır. Bu hadisəni ilk dəfə Kребtri müşahidə etmiş və **Kребtri effekti** və ya **katabolit represiya** adlanır.

Bir zox maya gübələkləri qıqırma prosesini türədə bilmirlər və onları aerob və anaerob metabolizmə güərə aşağıdakı qruplara bölğğrlər.

1. Yalnız qıqırma prosesi türədən və aerob şəraitdə inkişaf edə bilməyənələr. Məsələn, gəmiricilərin bağırsağında yaşayan *Arxiozyma telluris* nüvğ.
2. Mğxtəlif substratları aktiv qıqırdan lakin aerob şəraitdə tənəffğs prosesinə kezənələr. Məsələn, *Saccharomyces cerevisiae*, *Schizosaccharomyces pombe*.
3. Aerob tənəffğs həyata kezirən, lakin anaerob şəraitdə zəif qıqırma aparanaqlar. Bura *Pichia* və *Debaromyces* cinsli askomisetli maya gübələkləri və qıqırma türədən buzidiomisetli maya gübələkləri aiddir.
4. Yalnız aerob şəraitdə inkişaf edib, qıqırma türədə bilməyənələr. Bura *Lipomyces* cinsli aksomisetli gübələklər və bazidiomisetli affinitədən olan zoxlu natamam (*Cryptococoos*, *Rhodotorula*, *Sporobilomyces*) gübələklər.

Anaerob şəraitdə maya gübələkləri qlğkozanın qlikolitik yolla piruğziğm turşusuna zevirir və bu zaman 1 molekul qlğkozadan 2 molekul ATF əmələ gəlir. Qıqırma türədən bğtğn maya gübələkləri qlğkoza və fruktozanı qıqırda bilirlər. Ona güərə ki, qlikolitik parzalanma yalnız bu şəkərlərdən başlayır. Bununla

belə qlikolitik yolun intermediatlarına asan zəvrilə bilən digər maddələr də qıcqırmaya məruz qalırlar. Monosaxaridlərdən qalaktoza, disaxaridlərdən isə saxaroza, maltoza və treqaloza asan qıcqırdıla bilir. Laktoza və melibiozanı qıcqırda bilən maya gübələkləri zox az rast gəlinir.

Bəzi maya gübələkləri heksoza qalıqlarından ibarət polosaxaridləri də qıcqırda bilir. Məsələn, *Kluyveromyces fragilis* inulini (polifuruktozan), *Schwanniomyces occidentalis* və *Saccharomycopsis fibuliger* nişastanı aktiv qıcqırdırlar.

Pentoza şəkərlərini qıcqırdan maya gübələklərinə zox az rast gəlinir. Bunlara *Pichia stipitis*, *Pachysolen tannophilus* nüvləri aiddir. Ksilozanın qıcqırması onun ksilitə reduksiya olunması ilə başlayır.

7.2.2. Maya gübələklərində tənəffüs prosesi

Aerob şəraitdə qlğkozanın az miqdarında belə maya gübələkləri ATF-i tənəffüs prosesi hesabına əmələ gətirir. Maya gübələklərində substratın karbon qazı və suya qədər parzalanması 3 yolla gedə bilər: ğz karboksilli turşular sklində, qlioksilat siklində və pentozofosfat siklində.

Aerob tənəffüs zamanı istifadə olunan karbonlu maddələrin spektri qıcqırma zamanı istifadə olunan maddələrə nisbətən zox genişdir. Gəmiricilərin bağırsağında yaşayan *Arxiozoma telluris* nüvəndən başqa bğtğn maya gübələkləri aerob şəraitdə qlğkozanı mənimsəyirlər. Əksər heksozalar da aerob şəraitdə asanlıqla mənimsənilir.

Anaerob şəraitdə bəzi maya gübələkləri beş atomlu şəkərləri qıcqırda bilir, bəziləri isə oksigenli mğhitdə pentozaları (arabinoza, ksiloza) və metilpentozatı mənimsəyə bilirlər.

Bir zox maya gübələkləri şəkərlərin mğxtəlif türəmələrini (Məsələn, şəkər spirtləri: sorbit, ribit, eritrit, mannit, inozit və ya qlikozidləri: arbutin, salisin) aerob olaraq assimulyasiya etmək qabiliyyətinə malikdirlər.

Maya gübələkləri polisaxaridlərdən nişastanı, petkini və hemisellulozanı mənimsəyə bilirlər. Sellğloza isə demək olar ki,

maya gübələkləri tərəfindən mənimsənilir. Bir neçə maya gübələyində, məsələn, *Trichosporon pulluans* kulturasında sellüloza enzimi müşahidə olunsada onun aktivliyi zox zəif olmuşdur.

Bir zox maya gübələkləri uzun zəncirli yağ turşularını və normal parafinləri aerob şəraitdə mənimsəyirlər. Bunlara *Candida* cinsinin bəzi nüvləri (*Candida tropicalis*, *Candida intermedia*, *Candida lipolytica*, *Candida guilliermondii*) aiddir.

Birkarbonlu birləşmələrdən metil spirti 20 nüvə yaxın maya gübələkləri tərəfindən karbon və enerji mənbəyi kimi aerob şəraitdə mənimsənilir. Bunlara *Candida baidinii*, *Candida methylica*, *Pichia polymorpha*, *Pichia pastoris* nüvlərini aid etmək olar. Butun bu nüvlər fakültativ metilotroflardır.

Maya gübələkləri aromatik karbohidrogenlərini mənimsəyə bilməsələr də oksigen tərkibli aromatik maddələri oksidləşdirə bilirlər.

7.3. Maya gübələklərinin inkişafını məhdudlaşdırma bilən amillər

Temperatur. Bir neçə soyuq sevən nüvlərdən başqa, maya gübələkləri izərisində ekstremofillər yoxdur. Yəni temperaturun, mğhit turşuluğunun, osmotik təzyiqin, rğtubətin ya zox yğksək, ya da zox aşağı həddlərində inkişaf edən maya gübələkləri yoxdur.

Əksər maya gübələklərində minimum inkişaf temperaturu 0 – 5⁰C, maksimum temperatur isə 30 – 40⁰C həddindədir. Demək olar ki, bğtğn maya gübələkləri otaq tumberaturunda (20 – 25⁰C) bitə bilirlər.

Bəzi maya gübələkləri, məsələn, *Kluyveromyces thermotolerans*, *Arxiozyma telluris*, *Candida tropicalis* 45⁰C – dən yğksək temperaturda bitə bilirlər. Lakin onların minimum böyymə temperaturu 0 – 5⁰C arasında yerləşir. Ona görə də onları yğksək termotolerant nüvlər adlandırmaq olar.

Bir neçə nüvə maya gübələkləri məlumdur ki, onlar yalnız istiqanlı heyvanların daxili orqanlarında yaşayırlar. Belə nüvlərə,

məsələn, dovşanların bağırsaq sistemində yaşayan *Cyniclomyces guttulatus* aiddir. Bu gübələklər bətgən həyat sklini sahib heyvanın bədən temperaturuna uyğun olaraq kezirirlər. Ona görə də onların böyümə temperaturunun diapazonu zox azdır, adətən 30 – 40°C arasında dəyişir.

Aşağı temperaturda (0°C) yaxşı bitən maya gübələklərinə zox rast gəlinir. Əgər belə maya gübələklərin maksimum böyümə temperaturu 20 – 25°C – dən aşağı deyilsə, onda onları soyuğa davamlı və ya psixrotolerantlar adlandırırlar. Adətən psixrotolerant nüvlər bazidiomisetli affinitet maya gübələkləri arasında rast gəlinir. Əgər böyümənin minimum temperaturu 20°C aşağıdırsa, onda onlara psixrofillər deyilir. Obleqat psixrofillərə *Leucosporidium scottii*, *Mrakid frigida* kimi nüvlərin ştampları arasında rast gəlinir. Bu maya gübələkləri adətən tundra torpaqlarında və Antarktik dənizinin sularında rast gəlinir.

Psixrofil ştamplar natamam bazidiomisetli affinitet maya gübələkləri arasında rast gəlinir (Məsələn, *Cryptococcus*, *Bullera*, *Sporo bolomyces* və s.). Askomisetli maya gübələkləri arasında psixrofil nüvlər məlum deyil.

Beləliklə, bətgüvlükdə maya gübələkləri soyuq sevən mikroorqanizmlər qrupudur. Aşağı temperaturda becərməklə onları digər gübələklərdən asanlıqla ayırmaq olar.

Suyun aktivliyi. Suyun aktivliyi (a_w), onun tərkibində həll olmuş maddələrin miqdarı ilə üzləşir. Suyun tərkibində həll olmuş maddələrin miqdarı yəksək olduqca onun aktivliyi aşağı düşür. Təmiz suyun aktivliyi vahid (1) qəbul edilmişdir. Maya gübələklərinin bir zox nüvləri $a_w=0,9$ bərabər olduqda böyümərlər. Suyun belə aktivliyinə qləkozanın 50 % məhlulu və ya *NaCl* 14 % məhlulu malikdir. Lakin maya gübələklərinin bir sıra nüvləri məhiddə qləkozanın qatılığı 60 % - ə və ya *NaCl* qatılığı 20 % - ə zətdə belə inkişaf edirlər. Belə maya gübələkləri kserotolerant adlandırılır. Bunlara askomisetli maya gübələkləri: *Zygosaccharomyces pombe*, *Debaryomyces panseii* və b. daxildir. Bu nüvlər zox vaxt məxtəlif məhrəbbələrdə,

cemlərdə, siporlarda, quru meyvələrdə rast gəlinir və məhsulların xarab olmasına səbəb olur. *Debaryomyces panseii* maya gübələyi xəsusilə *NaCl* duzunun yüksək qatılığına davamlıdır. Bu gübələklərə dah zox məxtəlif turşularda, konservləşdirilmiş ət məhsullarında, dəniz suyunda rast gəlinir.

Mühit turşuluğu. Bir zox maya gübələklərin aktiv inkişafı məhit turşuluğunun pH 4,0 – 6,0 intervalında baş verir. Yəni, bu interval onlar üçün optimaldır. Məsələn, *Saccharomyces cerevisiae* nüvənin bəzi şamları pH 2,5 – 3,0 – də yaxşı bitirlər. Turş məhitə davamlı maya gübələyinə heyvanların həzm sistemində yaşayan *Cyniclomyces guttulatus* gübələyi də aiddir. Bu gübələk turşuluğun pH 2 güstəricisində daha yaxşı inkişaf edir.

Qeyd etmək lazımdır ki, bəzi maya gübələkləri pH 4,0 – 4,5 diapazonunda bitə bilər. Belə zəif turş məhiddə əksər bakteriyalar inkişaf edə bilmir. Belə turş mühit maya gübələklərini asanlıqla bakteriyalardan ayırmağa imkan verir.

İngibitorlar. Maya gübələklərinin böyüməsi aktinomiset və gübələk mənşəli antibiotiklər tərəfindən tormozlanır. Maya gübələklərinin inkişafını gəclə ingibirləşdirən antibiotiklərə sikloheksimid, xloramfenikol, flukonazol və amfoterisin B aiddir.

Sikloheksimid (aktidion) poliribosom səviyyəsində sitoplazmatik zəhlənin sintezini tormozlayır. Məxtəlif maya gübələklərində bu antibiotikə olan həssaslıq məxtəlifdir. Bu antibiotikə davamlılıq əlamətinə görə bir maya gübələyi nüvəni digərindən ayırmaq olur və bu əlamət taksonomiyada istifadə olunur. Məsələn, *Saccharomyces cerevisiae* və ona yaxın nüvələr sikloheksimidin bir neçə mq/l qatılığında tamamilə ingibirləşirlər. *Lipomisetlər*, *Kluyveromyces* cinsinin əksər nüvləri, *Kloeckera hanseniasspora* gübələyi bu antibiotikə davamlıdır və onun 100 mq/l qatılığında inkişaf edirlər.

Xloramfenikol mitoxondrial zəhləllərin sintezini ingibirləşdirir, lakin sitoplazmada zəhlə sintezinə təsir etmir.

Tunikamisin antibiotiki selektiv olaraq hüceyrə divarının mannan – protein kompleksinin, invertaza və fosfatazaların

sintezini və sekresiyasını bloklaşdırır. *Saccharomyces cerevisiae* gübələyinin isə yalnız böyüməsini zəiflədir, lakin onun həcyrələri litik enzimlərin təsirinə həssaslıq qazanır.

Maya gübələklərinin gəclə ingibitorları polien antibiotiklərdir. Bu antibiotiklər kif gübələklərinin böyüməsini tormozlayır, lakin bakteriyalara təsir göstərmirlər. Polien antibiotiklər həcyrədə sitoplazmatik membran ilə mühkəm kompleks əmələ gətirirlər və onun keziriciliyini pozurlar. Nəticədə həcyrənin sitoplazmasının komponentləri üz – üzünə xaricə tükəlgir.

Maya gübələklərində killer effekti. Killer effekti ilk dəfə 1963 – cü ildə *Saccharomyces cerevisiae* maya gübələyində Makour və Bevan tərəfindən kəşf olunub. Killer maya gübələkləri toksin ifraz edirlər. Bu toksinə onlar üzləri davamlı olur, lakin digər həssas şamlara letal təsir göstərir. Killer şamlar əvvəlcə *Saccharomyces*, *Candida*, *Debaryomyces*, *Kluyveromyces*, *Pichia* sonra isə bazidiomisetli maya gübələklərində və onların anamorflarında aşkar olunmuşdur.

Killer aktivliyinin mğəyyən olunması gəzgən həssas maya gübələyi şamları bərk qidalı mğhitin bğtən səthinə yaxılmaqla əkilir, killer ştam isə ştrix gşulu ilə səthə əkilir və inkubasiya olunur. Əgər ştrix ətrafında təmiz sahə yaranırsa, deməli ştrix ilə əkilən ştam killerdir.

Üyrənən maya gübələklərinin killer toksinləri peptidlər və ya qlğkopeptidlərdən ibarətdir. *Saccharomyces cerevisiae* gübələyinin toksinləri daha ətraflı üyrənilmişdir və mğəyyən edilmişdir ki, onun polipeptidi bir – biri ilə disulfid əlaqəsi ilə birləşən iki α və β komponentlərdən ibarətdir. Killer toksinləri inkişafın ekspotensial fazasında sekresiya olunur.

Killer toksininin təsir mexanizmi bir neçə mərhələdən ibarətdir. Bu mərhələlərin ardıcılığı aşağıdakı kimidir: 1) toksinin β qlğkanla birləşməsi; 2) membranda reseptorla birləşməsi; 3) membranda məsələlərin əmələ gəlməsi; 4) həcyrənin elektrokimyəvi potensialının dəyişməsi; 5) həcyrənin ülgmğ.

Killer maya gübələkləri onların praktiki istifadəsinin perspektivliyi ilə əlaqədar olaraq intensiv üyrənilir. Sənayedə zaxır və pivənin hazırlanmasında səməni şirəsinin qıqırması zamanı arzu olunmaz yad maya gübələkləri prosesə yoluxur və qıqırma prosesini pozurlar. *Saccharomyces cerivisiae* maya gübələklərinin killer ştamlarının qıqırma prosesində istifadəsi yad maya gübələklərinin inkişafının qarşısını alır. Oxşar problemlər digər növ maya gübələklərinin tətbiqində də əmələ gəlir və bu zaman təmiz kulturalar istifadə olunur.

Killer toksinləri spesifik təsirə malikdir. Buna görə də killer toksinlərə davamlılığın və həssaslığın mğəyyənləşməsi, gübələklərin sistematikasında nüvlərin differensasiyası gğzgn vacib taksonomik əlamət kimi istifadə olunur.

VIII FƏSİL

MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN KULTURALAR KOLLEKSİYASINDA SAXLANMA METODLARI

8.1. Dövri əkilmə

Mikroorqanizm kulturalarının uzun müddətli saxlanma metodlarından biri dövri əkilmə metodu olmuşdur. Bu metodla kultura vaxtaşırı (3 – 6 aydan bir) yeni zəp aqarlı qidalı mğhətə 2 nğsxədə əkilir. Hal – hazırda da bu metod mikrobiologiyada geniş tətbiq olunur. İş zamanı kulturaların həmişə həyat qabiliyyətini saxlamaq və onların inkişafı zamanı təmizliyinə bilavasitə nəzarət etmək gğzğn bu metodun mğsbət cəhəti vardır. Lakin, daha tez – tez əkilmələr zamanı mikroorqanizmlərin bəzi morfoloji və fizioloji xğsusiyyətlərinin itirilməsi və ya dəyişilməsi baş verə bilər. Dövri əkilmələr daha tez yoluxma imkanını artırır. Əgər dövri əkilmə vaxtında aparılmayıbsa, onda kulturalar quruyur və ya toplanmış mğbadilə məhsullarının zərərli təsirindən tələf ola bilirlər. Bundan başqa bu metod zox əmək sərf olunmasını tələb edir: zox vaxt aparır, əlavə qidalı mğhitlərin və qabların istifadəsini tələb edir.

Kulturaların saxlanması gğzğn bu metodun istifadəsi zamanı, gğ şərt nəzərə alınmalıdır: uyğun qidalı mğhitin olması, saxlanma şəraiti və əkilmələrin lazım olan tezliyi. Bu metodun mğsbət tərəflərinə onun sadəliyini, iş gğzğn lazımı kulturaların həmişə əl zatan olmasını, onların təmizliyinə və xassələrinə nəzarət imkanlarının olmasını aid etmək olar. Elə şamlara rast gəlinir ki, onlar digər saxlanma metodlarını pis keçirir, bu metod isə onları uzun müddət saxlamağa imkan verir. Lakin bu metodun da üz zatsızmazlıqları vardır. Belə saxlanma metodları zamanı zox vaxt orqanizmlərin dəyişilməsi, itirilməsi və ya onların fizioloji xğsusiyyətlərinin dəyişilməsi baş verə bilər.

Maya gübələyi kulturalarının zoxu ildə 2 – 3 dəfə yeniləşdirilməlidir (yenidən əkililməlidir). Bitmiş kulturalar 4 – 6⁰C temperaturda saxlanılır. Bu temperatur bir zox gübələklərin saxlanması gğzğn qənaətbəxş hesab olunur.

Kulturaların aqarlı qidalı mğhitlərdə saxlanması metodu, gübələklərin morfoloji və kultural xğsusiyyətlərini həmişə izləməyə imkan yaradır. Bu halda onların xğsusi qidalı mğhğtlərə əskilməsinə ehtiyac duyulmur. Aqarlı qidalı mğhğtdə düvri əskilmə anabioz vəziyyətdə pis saxlanılan, zəif həyat qabiliyyətinə malik olan kulturaların saxlanması gğzn əvəzolunmazdır.

8.2. Mineral yağ altında saxlanma

Bu metod zox asandır və ona gürə də həm böyğk, həm də kizik kolleksiyalarda geniş tətbiq olunur. Yağ, kulturaların qurumasının qarşısını alır və ona oksigenin daxil olmasını azaldır. Bu metodun mahiyyəti ondan ibarətdir ki, zəp aqarlı qidalı mğhğtdə mikroorqanizm kulturalarının gğzərinə steril vazelin və yaxud mineral yağı tükğlğr. Adətən tıxacla qapanmış aqarlı qidalı mğhit, artıq 2 – 3 aydan sonra quruyur. Yağ altında isə onlar uzun mğddət saxlanılır. Digər tərəfdən, belə şəraitdə mikroorqanizmlərin metabolism prosesləri ləngiyir. Yağ, qidalı mğhğtə havanın kezməsinin qarşısını tam ala bilmir. Buna gürə də yağ altında kulturalar zəif də olsa inkişaf etməyə davam edirlər. Lakin inkişaf zox ləng gedir, oksigendən istifadə etmə gğrəti tədricən aşağı düşür və kulturaların spor əmələ gətirmə qabiliyyəti zox ləngiyir. Nəticədə, kulturaların (yenidən əskilmədən) saxlanma mğddəti bir qədər artır.

Maya gübələklərinin bir zoxu yağ altında 6 aydan 2 il mğddətinə qədər sağ qala bilirlər, bəziləri isə (*Hansenula anomnla var. productive*, *H.cifferri*, *H. javunicu*, *Pichia belgica*, *Saccharomyces albus*, *Sacch. carlsbergensis*, *Sacch. cerevisiae*, *Zygosaccharomyces priorianus* və s.) 7 – 14 il ərzində canlı olaraq qalır. Bu zaman kulturalar üz morfoloji, fizioloji və biokimyəvi xğsusiyyətlərini saxlayırlar. Bəzi kulturalarda ilkin kultura ilə mğqaisədə fərqlər müşahidə olunsə da, bu fərqlər adətən sonrakı əskilmələr zamanı bərpa oluna bilər.

Bu metodda istifadə olunan yağ, yaxşı təmizlənmiş və təmiz zəkisi 0,8 – 0,9 q olmalıdır. Bu məqsədlə adətən tibbi vazelin yağından istifadə olunur. Bu yağ 1 atm. təzyiqdə 120⁰C

temperaturda avtoklavda sterilizə olunur, sonra isə onun tərkibindən rəgtubətin çıxarılması gəzən, quruducu şkafda 150⁰C – dən yuxarı olmayan temperaturda saxlanılır. Kulturaların gəstgəndə yağın qalınlığının 1 sm – dən zox olmaması məsləhət gürəlgə.

Maya gübələyi kulturalarının gəzərinə yağ tükədgədən sonra onlar adətən otaq temperaturunda və ya 4 – 6⁰C temperaturda soyuducuda saxlanılır. Məxtəlif orqanizmlər gəzən optimal saxlanma temperaturu məxtəlifdir, lakin bir zox hallarda otaq temperaturu optimal hesab olunur. Yağ altında qalan kulturaların yenidən əkilməsini adətən ildə bir dəfə aparmaq lazımdır. Kulturaları yenidən əkmək gəzən təzə hazırlanmış qidalı məhətdən istifadə olunması məsləhət gürəlgə. Vazelin yağı altında maya gübələyinin yaxşı vəziyyətdə qala bilməsi, bu metodun geniş tətbiq olunmasına gətirib çıxartdı. Belə ki, Amerikanın Milli kulturalar kolleksiyasında yağ altında 1244 maya gübələyi ştamı, kif gübələkləri, streptomisetlər və bakteriyalar saxlanılmış və 12 – 18 aylıq saxlanmadan sonra kulturaların 96% - i sağ qalmışdır. Digər NURB (Northern Utilization Research Branch) Amerika kolleksiyasında 1300 maya gübələyi ştamı ilə yaxşı nəticələr əldə olunmuşdur. Londonun Gigiyena və Tropik Tibbi Təhsil İnstitutunun mikoloji laboratoriyasındakı kolleksiyada, Sankt – Peterburqda Kənd Təsərrəfatı Mikrobiologiyası elmi – tədqiqat institutunda və bir sıra digər institut və laboratoriyalarda da oxşar nəticələr əldə olumuşdur.

Yağ altında saxlanmanın temperaturu barədə məxtəlif məlumatlar mövcuddur. Bir zox tədqiqatçılar kulturaları soyuducuda, digərləri otaq temperaturunda, gəzəncələr isə həmin orqanizmin optimal inkişaf temperaturunda məvəffəqiyyətlə saxlayırlar. Əksər tədqiqatçılar, bu metodla kulturaları otaq temperaturunda saxlamağa gəstənlə verirlər.

Mineral yağ altındakı aqarlı qidalı məhətin qalınlığı və zəpəki aqar qatının həndərləyğ də az mənə kəsb etmir. Edvard və əməkdaşları mikroorqanizmlərdə həndərləyğ 0 – 30 mm – ə qədər yağ qatı ilə ürtəlmüş məhətlərdə oksigen məbadiləsini üyrənmişlər. Gəzəri yağla ürtəlməyən kulturalarda oksigenin

udulması 100%, 5 mm qalınlığında olan yağ qatı altında oksigenin udulması 21,3% , 10 mm qalınlığında olan yağ qatı altında udulma 11,4 % və 30 mm qalınlığında olan yağ qatı altında udulma 1,4 % təşkil etmişdir. Nəticədə, yüksək qalınlıqlı yağ qatı altında qidalı mğhitdə kulturalar oksigen zətişməzliğından məhv olmuşlar. Mğəyyən edilmişdir ki, 1 cm qalınlığında yağ qatı qidalı mğhitin dehidratasiyasının qarşısını alır və kulturaların həyat fəaliyyətinin uzun mğddət saxlanmasına imkan yaradır. Daha nazik qat isə qidalı mğhiti qurumaqdan xilas elə bilmir.

Bu metodun sadəliyi, xğsusi cihazların tələb olunmaması, vaxta, işçi qğvvəsinə, qablara, qidalı mğhitlərə qənaət olunması, onun geniş istifadə olunmasına səbəb olmuşdur. Lakin bununla yanaşı, bakterioloji qələmin və iynənin küzərdilməsi zamanı yağ damcılarının səpələnməsi ilə laboratoriyaya mikrobların yayılması təhlğkəsi müvəqəd olur. Bundan başqa bu metodun tətbiq olunması nəticəsində qabların yağdan təmizlənməsi vacibliyi kimi əlavə iş ehtiyac olur.

Yağ qatı altında saxlanma metodu bğtğn gğbələklərin həyat fəaliyyətinin saxlanması gğzğn, xğsusən də bazidiomisetlərin və digər spor daşımayan formaların həyat fəaliyyətinin saxlanması gğzğn də böyğk əhəmiyyət kəsb edir. O, həminin insan gğzğn patogen sayılan fikomisetlərin və gğbələklərin saxlanmaası gğzğn də səmərəlidir. Yağ altında saxlanma kulturalarda gənələrin əmələ gəlməsinə imkan vermir. Bu metod həm də bahalı cihazların olmasını tələb etmir.

8.3. Kulturaların liofilizə olunmuş şəkildə saxlanması

Dondurulmuş vəziyyətdə kulturaların vakum altında qurudulması prosesinə **lioofilizasiya** deyilir. Bu metodda sərbəst su və hğceyrənin hidrofily maddələri ilə zəif birləşən su dondurulur, sonra sublimasiya olunur. Maddənin bərk haldan maye hala keçmədən qaz halına zəvrilməsinə **sublimasiya** deyilir.

Zoxillik təcrğbələr gğstərmişdir ki, mikroorqanizmlərin və digər bioloji obyektlərin liofilizasiyası yaxşı nəticələr verir. Liofilizasiya prosesində susuzlaşdırılmanın zədələyici təsiri azalır

və qurudulmuş materialın uzun müddətli saxlanması imkanı artır. Kezən əsrin sonunda elmə daxil olan liofilizasiya metodu, sonradan bakteriyaların, virusların, toxumaların, qan plazmasının və vaksinlərin saxlanması üçün geniş tətbiqini tapmışdır.

Maya gübələri hüceyrələri liofilizasiya prosesində sağ qala bilirlər. Amerikanın Milli kulturalar kolleksiyasındakı məlumata görə *Cryptococcus*, *Schizosaccharomyces* və *Saccharomyces* istisna olmaqla maya gübələri kulturaları ümumiyyətlə liofilizə olunmuş vəziyyətdə daha yaxşı saxlanılır və bu zaman nüvlərin identifikasiyası üçün istifadə olunan fizioloji xüsusiyyətlər dəyişilmir.

Müxtəlif sistematik qrupların liofilizasiya prosesinə olan həssaslığı müxtəlifdir. Məsələn, *Debaryomyces* cinsli maya gübələrinin həyat qabiliyyəti liofilizasiya olunduqdan 9 ay sonra 26,5 %, *Cryptococcus* — 1,6 %, *Endomycopsis* — 0,8% - ə, *Brettanomyces* — 0% olmuşdur. Hətta eyni nüvə aid olan ayrı – ayrı maya gübələri ştamları üzlərini müxtəlif cür aparmışlar. Məsələn, *Saccharomices cerevisiae* nüvəsinin 29 ştamından 5 – də yaşamaq qabiliyyəti 11—30%, digərlərində isə — <0,01—8% olmuşdur. Bəzi hallarda liofilizə olunmuş maya gübələklərində, məsələn zaxır və spirt əmələ gətirən maya gübələklərində hüceyrələrin morfologiyasında dəyişiklər qeyd olunur. Hüceyrələr uzanır, iriləşir və qıqant koloniyalar əmələ gəlir.

Digər mikroorqanizmlər kimi maya gübələrinin müvəffəqiyyətli liofilizasiyası üçün, onların qabaqcadan optimal olan şəraitdə bəcərilməsi vacibdir. Lakin bu halda bəcərilmə üçün qidalı maddələrilə kifayət qədər zəngin olan qidalı mühitlərdən istifadə olunması məsləhət görülür.

Liofilizasiya olunan kulturaların yaş həddi müxtəlif maya gübələklər üçün müxtəlif olur. Məsələn, zaxır əmələ gətirən 2 sutkalıq maya gübələkləri, 7 sutkalıqlarla müqayisədə liofilizasiyanı daha yaxşı keçirirlər. *Pichia membranaefaciens* maya gübələrinin bəzi ştamları üçün 4 gün keçdikdən sonra liofilizasiya olunması məsləhət görülür. Bu yaş həddi *Cryptococcus terricolus* üçün — 5 gün, *Brettanomyces* üçün — 8

gğn təşkil edir. Deməli, maya gübələyi kulturalarının saxlanması gğn onların daha mğvafiq yığılma vaxtını bilmək vacibdir.

Liofilizasiya aparılan qidalı mğhitin tərkibi böyük mənə kəsb edir. Adı su və fizioloji məhlul kulturanın yaşama qabiliyyətini və onun saxlanma mğddətini yaxşı təmin etmir. Qoruyucu mğhit adlanan qidalı mğhitlərin istifadəsi zamanı mikroorqanizmlərin məhv olma dərəcəsi, mğəyyən qədər azalır. Qoruyucu mğhətlər zox saylı və mğxtəlifdir. Onlar əsasən gğz qrupa bülğnğr: 1) bitki, heyvan və mineral mənşəli kolloid qidalı mğhitlər (qan zərdabı, plazma, jelatin, aqar – aqar və b.); 2) tərkibində karbohidratlar (adətən saxaroza, laktoza, bəzən də qlğkozanın 1 — 10% məhlulları) və zğlalların hidroliz məhsulları (pepton və amin turşuları) olan qidalı mğhitlər; 3) tərkibində həm kolloid və həm də məhlul əmələ gətirən maddələr olan mğrəkkəb qidalı mğhitlər.

Hal – hazırda daha zox gğzncğ qrupa daxil olan qidalı mğhitlər tətbiq edilir. Maya gübələkləri gğn ükğz və at qan zərdabları, at zərdabının qlğkoza ilə qarışığı; saxarozanın 10%-li məhlulu; tərkibində 10% saxaroza, 1,5% jelatin və 0,1% aqar – aqar olan məhlul istifadə olunur. Zaxır əmələ gətirən maya gübələklərin səmərəli liofilizasiyası 7 ballıqlı səməni suyunda müşahidə olunur. Bu mğhitdə 10°C temperaturda 3 il saxlandıqdan sonra hğceyrələrin 50% - dən zoxu canlı olaraq qalır. Eyni şəraitdə at zərdabında saxlanılan kulturaların cəmi 15% - i sağ qala bilir.

Adı zəkilən maddələrin qoruyucu təsir mexanizmi indiyə qədər tam aydınlaşdırılmayıb. Belə hesab edilir ki, onlar hğceyrə qlafının zədələnməsinin qarşısını alırlar. Liofilizasiya zamanı qurudulan obyektin tam dondurulması təmin olunmalıdır. Məlum olduğu kimi, mğxtəlif maddələrin sulu məhlullarının soyudulması zamanı əvvəlcə buz kristallarının əmələ gəlməsi baş verir. Buz kristalları arasında kanalcıqlar şəbəkəsi qalır. Bunlar da maye ilə dolur və burada maddələrin qatılığı evtektik qatılığa yaxınlaşır. Bğtğn məhlulun tam kğtlə şəkilində donması gğn tələb olunan qatılığa **evtektik qatılıq** deyilir. Bu qatılıqda məhlul bğtöv kğtlə

şəklində donur, burda əmələ gələn temperatur isə **evtektik temperatur** adlanır.

Maya gübələklərinin liofilizasiyası, zox vaxt — 30°C –dən — 70°C -yə qədər soyutmaqla aparılır. Zaxır əmələ gətirən maya gübələklərinin liofilizasiyası — 30 və — 40°C temperaturda dondurmaqla aparılır.

Liofilizasiyadan sonra əldə olunan preparatlarda, rəgtubətin miqdarı bir qədər qalmış olur. Bu qalıq rəgtubətdə yaşamaq uğrunda mğbarizəyə və liofilizə olunmuş mikroorqanizmlərin (o cəmlədən maya gübələklərinin) xəsusiyətlərinin saxlanmasına böyğk təsir göstərir. Mğəyyən edilmişdir ki *Saccharomyces vini* nüvğnğn iki ştamında $1,52$ — $2,63\%$ qalıq rəgtubət olduqda canlı hğceyrələrin sayı daha zox ($15 - 32\%$) müvcud olur. Belə maya gübələkləri, zoxalma intensivliyinə və qıqcırma aktivliyinə gürə kontrol kulturalardan zoxda fərqlənir.

Qalıq rəgtubətin optimal miqdarı mğxtəlif orqanizmlər gğğn mğxtəlifdir. Bəzi tətqiqatçıların fikrincə, orqanizm təkamğğn inkişaf pilləsinin nə qədər aşağı pilləsində yerləşirsə o, qalıq rəgtğbət az olan mğhitdə həyat qabiliyyətini daha yaxşı saxlaya bilir.

Qalıq rəgtubətin miqdarı liofilizə olunmuş materialın saxlanma mğddətinə də üz təsirini göstərir. Rəgtubət nə qədər az olarsa, liofilizə olunmuş kultura bir o qədər də zox qala bilir, lakin bu zaman həddindən zox qurudulma aparılmamalıdır.

Liofilizə olunmuş kulturaların saxlanması adətən qaranlıqda otaq temperaturunda və ya soyuducuda həyata keçirilir. Liofilizasiyadan sonra kulturaların aşağı temperaturda ($0 - 10^{\circ}\text{C}$) saxlanması daha yaxşı nəticə verir. Belə şəraitdə kulturalar qalıq rəgtubətin daha yğksək miqdarına düzğmğ olurlar. Saxlama temperaturu $20 - 30^{\circ}\text{C}$ olduqda isə qalıq rəgtğbətin zox az olması tələb olunur. Liofilizə olunmuş kulturalar, bir qayda olaraq, vakuum altında qapanmış ampulalarda saxlanılır. Zğnkğ molekulyar oksigen onlara mənfi təsir göstərir. Bununla belə, bəzi maddələr oksigenin letal təsirinə manezilik türədir. Bu maddələrə tiosidik turşusu və onun analoqları, şəklər (xğsusən monozaalar)

və onun türəmələri, qeyri – özvi turşuların bəzi duzları aiddir. Belə hesab olunur ki, bu maddələr liofilizə olunmuş materialda oksidləşdirici reaksiyaların qarşısını alır.

Liofilizasiya prosesi bitəndən sonra qurudulmuş kulturanın təkcə sağ qalmasını deyil, həm də canlı hücəyrələrin sayını mğəyyənləşdirmək vacibdir. Baxmayaraq ki, liofilizasiya üz – üzləyində, mutasion dəyişikliklər əmələ gətirmir, lakin az miqdarda canlı hücəyrələrin saxlanması zamanı ilkin kulturadan fərqlənən formaların seleksiyası baş verə bilər.

Canlı hücəyrələrin sayına nəzarət etmək özünə onların miqdarı həm liofilizasiyadan əvvəl, həm də sonra mğəyyən edilib, mğqayisə olunur. Mğəyyən edilmişdir ki, təkrar liofilizasiya kulturanın həyat qabiliyyətini artırır. Bunun özünə bir dəfə qurudulmaya məruz qalan hücəyrələr əkilir və yenidən liofilizasiyaya olunur. Bu proses bir neçə dəfə belə təkrərlənir. Bu yolla 5 dəfə liofilizasiya olunmuş zaxır əmələ gətirən maya gübələklərinin həyat qabiliyyətini 0,18 % - dən 19,2 – ə qədər artırmaq mğmkən olmuşdur.

8.4. Kulturaların digər saxlanma metodları

Bir zox kolleksiyalarda kulturaların saxlanması steril torpaqda, qumda, silikageldə həyata keçirilir. Torpaqda və qumda saxlanma daha zox kif gübələyi və aktinomiset kulturaları özünə, bəzən də sporlu bakteriyalar və maya gübələklər özünə istifadə olunur. Məsələn, liofilizasiyanı pis keçirən maya gübələyi kulturaları İngiltərənin Milli kolleksiyasında silikageldə saxlanılır.

Aydınlaşdırılmışdır ki, *Candida guilliermondii*, *C.tropicalis* və *C.lypoltica* kulturaları silikageldə və mikroelementli (Fe, Mg) silikageldə bir illik saxlanmadan sonra həyat qabiliyyətini 100% - ə qədər saxlaya bilirlər. Bu o deməkdir ki, populyasiyaların tərkibi stabil saxlanılır və sezmə prosesi getmir. Silikageldə saxlanma prosesinə mğxtəlif temperaturun təsiri aşkar olunmuşdur. Otaq temperaturunda saxlanma zamanı bəzi kulturalar həyat qabiliyyətini itirə bilirlər. Lakin bu kulturalar aşağı temperaturda həyat qabiliyyətini saxlayırlar. Kulturaların

daha yaxşı qalması - 60°C temperaturda soyudulma (saxlanma) zamanı müşahidə olunur.

Kif gübələyi və bakteriya kulturaları gəzən torpaqda saxlanma metodu geniş tətbiq olunur. Maya gübələklərinin bu metodla saxlanması haqqında ədəbiyyat məlumatı azdır. Amerikanın Milli kolleksiyasında bu metodla yalnız *Cryptococcus* və *Rhodotorula* cinsli maya gübələklərinin saxlanması barədə məlumat var. *Cryptococcus neoformans* maya gübələyi kulturası bağ torpaqlarında 420 gən ərzində canlı olaraq qalmış və üz virulentliliyini saxlamışdır.

Saccharomyces və *Pichia* cinslərinin torpaqdan ayrılmış nüvləri, həmçinin də *Saccharomyces pasteurianus*, *Sacch. intermedium*, *Schizosacch. octosporus*, *Schizosacch. pombe*, *Schwanniomyces occidentalis*, *Hansenula unomala*, *Pichia chodatii*, *Hansenula saturnus*, *Sacchuromyces ludwigii*, *Sacch. Chevalieri* və *Sacch. cutrlsbergensis* kulturaları steril bağ torpağında 5—10° C temperaturda 6 – 8 ay ərzində saxlanılmışdır. Bu kulturalarda həyat qabiliyyətinin saxlanması ilə bərabər, onlarda spor əmələ gətirmə yaxşılaşmışdır.

Cryptococcus neoformans, *Cr. albidus*, *Cr. diffluens*, *Cr. vierreus* və *Rhodotorula tnucilaginosa* maya gübələkləri 244 gən ərzində quru zay qumunda saxlanılmışdır. Zaxır əmələ gətirən bəzi maya gübələkləri kvarts qumunda 2 il müddətində üz həyat qabiliyyətini saxlayırlar. Bəzi məlumatlara görə maya gübələkəri 5 – 20 ay ərzində karton yapıdırılmamış kağızda saxlanıla bilər. Pambıq liflər gəzərinə yerləşdirilmiş 8 maya gübələyi kulturası 34 ildən sonra canlı olaraq qalmışdır. Zürəkbişirmədə istifadə olunan və pivə əmələ gətirən maya gübələkləri pambıq liflərində və filtr kağızının zolaqlarında 6 ay ərzində həyat qabiliyyətini saxlaya bilərlər.

Saxarozanın 10% - li məhlulunda maya gübələyinin saxlanmasını ilk dəfə L.Paster tədqiq etmişdir. O, bu metodu *Saccaromyces cerevisiae* kulturasının saxlanması gəzən tətbiq etmişdir. Bu şulla 15 – 16 il saxlanılan 6 maya gübələyi kulturasından 3-ü həyat qabiliyyətini saxlamışdır.

Maya gübələklərin 10% - li saxaroza məhlulunda uzun müddətli saxlanması bir zox müəlliflər tərəfindən sınaq edilmişdir. Belə ki, bu şulla *Saccharomyces*, *Monilia*, *Torula* cinsindən olan maya gübələklərini 10—16 il ərzində saxlamaq mümkün olmuşdur. Bu təcrübələrdə maya gübələyinin cavan kulturaları saxaroza məhlulunda kolbalara yerləşdirilmiş və otaq temperaturunda saxlanılmışdır. Bəzi məlumatlara görə 10% - li saxaroza məhlulunda 16 – 17 il saxlanmış maya gübələyi kulturalarının 16 – 22%-i həyat qabiliyyətini itirməmişdir. Pasterə məxsus olan kolbalarda saxlanılan *Saccharomyces cerevisiae* kulturası 44 il sonra azalmış və canlı olaraq qalması göstərilmişdir. Zaxır əmələ gətirən maya gübələkləri 3 il ərzində 10%-li saxaroza məhlulunda saxlanılan zaman, aqarlı səmənə suyunda saxlanılan kulturalardan yalnız zoxalma enerjisi və qıcırma aktivliyinə, tənəffüsə görə fərqlənmişlər. Lakin canlı hüceyrələrin sayı bu zaman yalnız 0,5 % təşkil etmişdir.

Maya gübələklərin spor şəklində saxlanması da məlumdur. Özünə qıcırmasından sonra əmələ gələn zaxır maya gübələkləri zükəntüsgə “ac” aqarın səthinə küzürülmüşdür (100 ml suya 2 – 3 q aqar). Belə şəraitdə ayrı-ayrı kulturalarda 60 – 80% - ə qədər sporlu hüceyrələr əmələ gəlir və onlar “ac” aqarda 1,5 – 4,5 il ərzində sağ qala bilərlər. Bu halda maya gübələkləri öz əvvəlki xüsusiyyətlərini dəyişmədən saxlayırlar. Tədqiqatçılar hesab edirlər ki, maya gübələklərinin spor şəklində saxlanması daha təbii və səmərəli şəkildədir. Əslində təbii şəraitdə maya gübələkləri spor halında uzun müddət qala bilər.

Spor halında saxlanmanın digər 3 metodla (müxtəlif mühitələrdə nüvbə ilə əkilmələr, 10% saxaroza məhlulunda saxlanma və liofilizə olunmuş vəziyyətdə saxlanma) müqayisəsi göstərmişdir ki, maya gübələklərində zoxalma enerjisinin, qıcırma aktivliyinin və tənəffüs enerjisinin artımı, digər metodlardakı güstəricilər arasında bu metod orta müvqə tutur.

Aşağı temperaturun mikroorqanizmlərə təsirinin öyrənilməsi üçün ilk işlər, göstərdi ki, maya gübələkləri dondurulmuş vəziyyətdə saxlanıla bilər. Müxtəlif maya gübələyi

şamlarında bu qabiliyyət müxtəlif formada üzəg biruzə verir. İki sutkalıq kulturalar bir sutkalıqlara nisbətən donmuş vəziyyətdə daha yaxşı qala bilirlər. Başqa süzlə, sporların miqdarı zox olan iki gğnlğk *Schizosaccharomyces octosporus* maya gübələyi kulturaları, hələ sporları əmələ gətirməyən cavan bir gğnlğk kulturalara nisbətən dondurulmaya daha davamlı olurlar.

Məlumdur ki, müxtəlif mikroorqanizmlərin, o cəmlədən maya gübələklərin dondurulmaya davamlılığı bəzi qoruyucu maddələrin : qliserin, qlğkoza, saxaroza, polietilenqlikol, demetilsulfoksid, dimetilformamidin əlavə olunması ilə bir xeyli artır. Qliserinin qoruyucu təsiri daha səmərəlidir. Maya gübələklərinin dondurulması zamanı 15% qliserin əlavə etmək tövsiyyə olunur. Qliserinin miqdarının artıq (20%) gütğrgləməsi, *Endomyces magnusii* maya gübələyinin hğcəyrələrinin daha zox zədələnməsinə səbəb olmuşdur. Qliserinin və bəzi digər birləşmələrin qoruyucu funksiyası onların aşağıdakı fiziki – kimyəvi xğsusiyyətləri ilə əlaqəlidir: hidratlaşma qabiliyyəti, su – duz məhlullarında həll olma, soyuma, suyun donma nüğtəsinin azaltması, kristalizasiya sğrətini ləngidilməsi, kristalların əmələ gəlmə xarakterinin dəyişdirilməsi. Son illərdə zox sğrətli dondurma gşglu tətbiq olunmaqla (saniyədə -100°C) *Saccharomyces cerevisiae* gübələyinin yaşama qabiliyyəti 42% - ə zətdirilmişdir. Dondurmadan sonra sağ qalan maya gübələklərində kəskin morfoloji və sitoloji xğsusiyyətlərin dəyişməsi aşkar olunmur. Baş verən bəzi cğzi dəyişiklər bəcərmə zamanı reaktivasiya prosesində itir. Bu gşglı dondurulmuş zürəkbişirmədə istifadə olunan *Saccharomyces cerevisiae* gübələyi üz spesifik xğsusiyyətlərini yaxşı qoruyub saxlaya bilər.

8.5. Maya gübələyi kulturalarının dəyişilmiş xassələrinin elektromaqnit sahəsinin təsiri ilə bərpasının mümkünlüyü

Hər – hansı saxlanma metodunun qiymətləndirilməsi zamanı mğəyyən olunub ki, kulturaların birdən məhv olması və ya bəzi xğsusiyyətlərinin dəyişilməsi halları baş verir. Xassələri

itirilmiş və ya dəyişilmiş mikroorqanizmlər işıq şüalarının və mğhitin turşuluğunun təsiri ilə, mğxtəlif nüv mikroorqanizmlərlə birgə becərməklə bərpa oluna bilər.

Son illərdə xğsusi cihazların küməyi ilə elektromaqnit sahələrlə bioloji obyektə təsir etmək mğmkğn olmuşdur. Başqa süzlə, orqanizmlər tərəfindən buraxılan fiziki sahələri aşkar etmək və eyni zamanda da onu korreksiya etmək imkanı əldə olunmuşdur.

Xğsusi rezonans tezliklərə əsaslanan bioenerjiinformasiyalı texnologiyanın istifadəsi ilə *Candida kefir BD2* ştamının morfoloji xğsusiyyətlərinin bərpa olunma imkanları üyrənilmişdir. Bu ştam 2 il ərzində distillə suyunda 4 – 6°C temperaturda saxlanılmış və bu dövrdə zox gğclğ spontan dəyişikliklərə məruz qalmışdır. Belə ki, hğceyrələrin forması yumurtavari formadan oval formaya zəvrilmiş, əvvəlki kultura ilə mğqayisədə hğceyrələrin ülzğsğ kizilmiş, həyat qabiliyyəti kəskin aşağı düşmüş, həmçinin bəzi fizioloji və biokimyəvi xğsusiyyətlər itirilmişdir. Təcrğbələrin nəticələri göstərmişdir ki, *Candida kefir BD2* ştamının hğceyrələrinin forma və ülzğləri, bioenerjiinformasiyalı metodların təsirindən sonra, bəzi eksperimentlərdə ilkin vəziyyətə qədər bərpa oluna bilər. Bu zaman hğceyrələrin oval forması yumurtaşəkilli formaya qayıtmış, hğceyrələrin ölçüsğ isə əvvəlki ülzğlərə qədər böyümüşdür.

Bioenerjiinformasiya ğsullarının təsiri ilə *Candida kefir BD2* maya gübələyinin zəifləmiş həyat qabiliyyətinin də bərpası mğmkğn olmuşdur. Bəzi hallarda, hətta hğceyrələrin həyat fəaliyyətinin artması mğşahidə olunmuşdur.

Mğəyyən edilmişdir ki, kolleksiyada 2 il ərzində distillə suyunda saxlanılan *Candida kefir BD2* ştamının hğceyrələrinin dəyişilmiş bəzi fizioloji və biokimyəvi əlamətlərinin bioenerjiinformasiya ğsulu ilə bərpa olunması da mğmkğndğr. Belə ki, bioenerjiinformasiya texnologiyasının (elektromaqnit dalğalarının) təsirindən sonra *Candida kefir BD2* ştamın hğceyrələrinin laktoza qıvcırtma aktivliyi 50%, ureaza aktivliyi isə tam (100%) bərpa olunmuşdur. Enerji informasiya

siqnallarının *Lactobacillus* cinsli bakteriyalara ütgrğlməsi, nəinki onların həyat fəaliyyətini bərpa etmiş, həm də kulturaların liofilizasiyadan sonra böygmə xğsusiyyətlərini də artırmışdır.

Beləliklə, bioenerjiinformasiya texnologiyaların küməyilə *Candida kefir* BD2 ştamının kolleksiyada uzun mğddətli saxlanma nəticəsində itirilmiş xassələrin bərpa olunmasının prinsipə mğmkğnlğyğ göstərilmişdir. Bu ğsulla hğceyrələrin həm forma və ülzğsğnğ, həm də həyat qabiliyyətini, zoxalma enerjisinə, bəzi fizioloji-biokimyəvi xassələrin bərpa etmək mğmkğn olmuşdur.

IX FƏSİL

MAYA GÜBƏLƏKLƏRİNİN SƏNAYEDƏ TƏTBİQİ

Zaxırzılıq, pivə istehsalı və zürəkbişirmə artıq bir neçə minilliklər müvcuddur. Təbii ki, bu vaxt ərzində zoxlu sayda maya gübələyi nüvləri seleksiya olunmuşdur. Bunlar da müxtəlif növ zaxır və pivə hazırlanmasında istifadə olunur. Lakin yalnız XIX əsrin əvvəlində belə bir fərziyyə irəli sürülmüşdü ki, spirtli qıcqırmanı həyata keçirən 1678 – ci ildə Hollandiya alimi Anton Van Levenhuk tərəfindən ilk dəfə təsvir olunan mikroorqanizmlərdir. Maya gübələkləri 1834 – ci ildə Meyer tərəfindən aşkar olunub, o da bunlara *Saccharomyces* adını verib. Lakin, spirtli qıcqırmanın getməsində maya gübələklərinin rolunu 1868 – ci ildə Fransız alimi Lui Paster sübut etmişdir. XIX əsrin sonunda məlum oldu ki, müxtəlif növ pivə və zaxırdan ayrılan maya gübələkləri üz fizioloji xüsusiyyətlərinə (məsələn, müxtəlif şəkərləri qıcqırtma qabiliyyətinə) görə fərqlənilirlər. Belə fizioloji müxtəlifliyin əsasında *Saccharomyces* cinsinin müxtəlif nüvləri ayırd olunmuşdur. Lakin son zamanlar molekulyar və genetik taksonomiya işulları ilə göstərilmişdir ki, bu nüvlər müxtəlif fizioloji əlamətləri ilə fərqlənən bir nüvənin irqəlidir. Buna misal olaraq *Saccharomyces cerevisiae* nüvəninə göstərmək olar. Əvvəllər növ kimi təyin olunmuş *Saccharomyces vini*, *Sacch. ellipsoides*, *Sacch. oviformis*, *Sacch. cheresiensis* və *Sacch. chevaleuri* maya gübələkləri *Sacch. cerevisiae* nüvəninə fizioloji əlamətlərinə görə fərqlənən irqəldir.

Zaxır və pivədən başqa dünyada digər populyar alkoqollu izkilər də var. Məsələn; Şərqdə sake, Cənubi Amerikada pulka və tekila, Afrikada pomlee və s. Bunlar ilkin xammalın tipinə, polisaxaridlərin parzalanma usuluna və prosesə edilən əlavələrə görə fərqlənilirlər. Bəzi hallarda qıcqırma üçün *Saccharomyces cerevisiae* nüvəndən fərqli maya gübələyi istifadə olunur. Rom izkisinin istehsalı zamanı, məsələn, *Schizosaccharomyces* cinsinin nüvləri istifadə olunur. Beləliklə, bir neçə min illər ərzində zaxır, pivə və zürək hazırlanmasının texnologiyası

incəsənət səviyyəsinə gəlib zıxmışdı və daha keyfiyyətli məhsullar əldə edilmişdi. Lakin qeyid etmək lazımdır ki, qıcırma proseslərinin inkişafında yeni mərhələ fransız alimi Lui Pasterin işlərindən sonra başladı.

XIX əsrin sonuna qədər maya gübələkləri yalnız zaxırzılıqda, pivə hazırlanmasında və zürəkbişirmədə istifadə olunmuşdur. XX əsrin əvvəllərindən başlayaraq maya gübələklərin tətbiq sahəsi sığrətlə genişləndi. Maya gübələklərini geniş miqyasda becərməyə başladılar. Bunlardan kənd təsərrüfatı heyvanları ǵzǵn zǵlal və vitamin mənbəyi kimi istifadə olunur. Maya gübələklərindən etil spirti alınır. Onların küməyi ilə geniş spektrli birləşmələr, məsələn, vitaminlər, mǵxtəlif polisaxaridlər və lipidlər alınır.

Genetik mǵhəndisliyin inkişafı asan becərilə bilən maya gübələklərindən bir zox heyvan və bitki mənşəli vacib maddələrin (hormonların) alınmasına imkan verdi. Bu ǵsulla ilk dəfə insan insulini sintez edə bilən maya gübələyi quraşdırılmışdır.

9.1. Spirtli qıcırma törədən maya göbələklərinin məhsulları

Saccharomyces cinsinin məlum olan 18 nüvǵndən 6 – sı şərəbzılıqda geniş tətbiq olunur.

1. *Saccharomyces vini* və ya *Sacch.ellipsoideus* meyvə və giləmeyvə şirələrindən şərəb alınmasında istifadə edilir. Bu mikroorqanizmlər şirəni qıcırdıb 18 % - ə qədər etil spirti əmələ gətirir və spirtin yǵksək qatılıǵı təsirindən tezliklə ülgürlər. Bunlara şərəb mayası da deyilir.

2. *Saccharomyces cerevisiae* etil spirti istehsalında, zürəkbişirmədə və pivə istehsalında geniş istifadə edilir. Bu orqanizm spirt mayası adlanır və birinci nüvdən əsas fərqi nişastalı və dekstranlı substratları qıcırda bilməsidir.

3. *Saccharomyces uvarum* şərəb və pivə istehsalında, zürəkbişirmədə istifadə edilir. Bu nüvǵn nǵmayəndələri 12 – 13% etil spirti əmələ gətirirlər.

4. *Saccharomyces chevalieri* şərab istehsalında istifadə edilir və 16% etil spirti əmələ gətirir.

5. *Saccharomyces oviformis* şampan şərabı istehsalında geniş tətbiq edilir və 18% spirt əmələ gətirir.

Etil spirtinin (etanolun) istehsalı. Kimya sənayesində etanol geniş tətbiq olunur. Etanol bir zox maddələrin sintezi gəzən həlledici agentdir. Şaxtalı yerlərdə antifriz kimi istifadə olunur. Tibbdə antiseptik kimi tətbiq edilir.

Prinsip etibarilə etanolu hər hansı karbon mənbəyini qıcqırtmaqla almaq olar. Bu prosesi aparan məhz maya gübələkləridir. Belə ki, 200 nüvə qədər maya gübələyi qlükozanı qıcqırtmaq qabiliyyətinə malikdir. Etanol iri miqyasda alınıb yanacaq kimi, əsasən, Braziliyada və digər Cənubi Amerika ölkələrində istifadə olunur. Karbon mənbəyi kimi şəkər züğundurundan, etanolun produsenti kimi *Saccharomyces cerevisiae* maya gübələyi istifadə olunur. Spirtin alınmasında selluloza (substrat) mənbəyi kimi kağız və ağac sənayesinin tullantılarında istifadə olunur. Lakin oduncağın hidrolizatları zoxlu miqdarda pentoza şəkərlərdən ibarətdir. Kezən əsrin 70 – ci illərinə qədər pentoza ləri aktiv qıcqırdan maya gübələkləri məlum deyildi. Lakin hal – hazırda pentoza ləri qıcqırda bilən *Pachysolin tannophilus* və *Pichia stipitis* nüvləri məlumdur.

Etanolu digər substratlardan da, məsələn, sğd cüvhərindən də almaq olur. Bu zaman laktozanı qıcqırdan *Kluyveromyces* cinsinin nğmayəndələrindən istifadə olunur.

Maya gübələkləri fakğltətiv anaerob mikroorqanizmlərdir. Anaerob şəraitdə onlar enerjisinin hğceyrə daxili oksidləşmə - reduksiya proseslərindən alırlar. Aerob şəraitdə isə şəkəri ilk mərhələdə anaerob parzalayır, sonra isə əmələ gələn məhsulu aerob şəraitdə oksigenin iştirakı ilə parzalayırlar. Hər iki şəraitdə şəkərin anaerob parzalanması maya gübələkləri gəzən ilkin mərhələni təşkil edir.

Şərab istehsalı. Şərab gəzən şirəsinin normal spirtli qıcqırması zamanı alınan məhsuldur. Onun aşağıdakı nüvləri məlumdur:

- 1) Şirin və ya şəkərli;
- 2) Quru və ya şəkərsiz;
- 3) Tənd;
- 4) Küpəklənən;

Keyfiyyətli şərabın alınması hər şeydən əvvəl sezilmiş ǧzǧmǧn yetişmə dərəcəsi və nüvǧndən asılıdır. ǧzǧmǧn tam yetişməsini təyin etmək ǧzǧn onun şirəsində şəkərin qatılıǧını (ballıqlıyını) yoxlayırlar. Tam yetişmiş ǧzǧmǧn şirəsi 21 – 23 ballıqlı olur.

Yıǧılmış ǧzǧmǧ xǧsusı qısqac altında sıxıb şirəsini xıxadırlar. Bu zaman ǧzǧmǧn səthində olan spontan mikroorqanizmlər (kif və maya gǧbələkləri, bakteriyalar) də şirəyə kezir. Şirənin qıcxırması iki ǧsulla spontan mikroorqanizmlər və xǧsusı maya gǧbələkləri ilə aparılır. Spontan qıcxırma zox vaxt tam getmir az miqdarda spirt əmələ ǧəlir, arzu olunmayan uzucu turşular yaranır və sonradan şərabın şəffaflaşması zəif gedir. Bu, ilk nüvbədə, ǧzǧmdə spirtli qıcxırma əmələ ǧətirən spontan maya gǧbələklərinin kifayət qədər olmaması ilə əlaqədardır. Digər tərəfdən, kif gǧbələkləri və bəzi bakteriyalar şirənin spontan qıcxırması zamanı onu xarab edir.

Qıcxırma prosesini stabil və optimal şəraitdə aparmaq ǧzǧn maya gǧbələklərinin təmiz kulturalarından ibarət mayadan istifadə olunur. Bu məqsədlə şirəni pastemizasiya və ya sulfid duzları, sulfid qazı əlavə etməklə sterilizasiyala. Nəticədə kif gǧbələkləri və bakteriyalar maya gǧbələklərinə nisbətən tez məhv olurlar. Sonra şirəyə təmiz maya gǧbələyi kulturaları (maya) əlavə edilir və qıcxırdılır. Qıcxırmanı təmiz kulturalarla aparmaq ǧzǧn aşǧıdaki şərtlərə əməl olunmalıdır:

1) ǧzǧmdən alınan şirəni elə şəffaflaşdırmaq lazımdır ki, tərkibində maya gǧbələkləri cǧzi miqdarda olsun;

2) spontan maya gǧbələklərilə rəqabət aparan ştamlardan istifadə etmək;

3) şirəyə kifayət qədər zoxlu təmiz maya vermək və tez qarışdırmaq;

Təzə gızgım şirəsinin 1ml - də adətən 1000 – 10000 – ə qədər spontan maya gübələyi hıceyrəsi olur. Qıcqırmanı təmiz kultura ilə aparmaq gızgın şirədə onun miqdarının spontan hıceyrələrdən 10 dəfə zox olması tələb olunur.

Qıcqırma zox vaxt 29⁰C temperaturda gedir. Şərabın nüvğndən asılı olaraq fermentasiya 21 – 32⁰ C temperaturda aparılır. Qıcqırmanın 3 – 5 – ci gıgınləri gızgım zezəsi qalıqlarından piqmentlər və tannin ayrılıb məhlula kezərək onun rəngini tıgınləşdirir. Tannin və piqmentin miqdarı mıgıyyən dərəcəyə zatdıqda, şəkərin tam qıcqırmamasına baxmayaraq, şərabı tez sızgıb zükıntıgdən ayırırlar. Ayrılmış şərab 4 ballıqlı olur, qıcqırmanı axıra zatdırmaq gızgın onu anaerob şəraitdə 7 – 11 gıgın də saxlayırlar. Sonra şərabı sızgıməklə maya gübələyi kıgtləsindən və şərab daşı adlı duzdan ayırırlar. Şərabın turşuluğunu artırmaq gızgın bəzən limon turşusu əlavə edilir. Belə şərabı palıd oduncağından hazırlanmış xıgsusi zənlərə tükıgb kip qapamaqla tam yetişdirirlər. Şərabın yetişməsi uzun sıgrən proses olub, oksigen zatışmamazlığı şəraitində gedir. Təzə şərab tam oksigensiz şəraitdə saxlandıqda onun yetişməsi normal getmir. Şirin şərabların yetişməsi adətən 2 ilə qədər, bəzi yıgksək keyfiyyətli şərabların yetişməsi isə 5 il davam edir. Yetişmiş şərab zox vaxt tıgınd və ya rəngli olur. Onu sızgımək, qızdırıb soyutmaq və hidrolitik enzimlər əlavə etməklə durulaşdırır və qablaşdırırlar.

Təbii yolla CO₂ ilə zənginləşmiş şərablara kúpıgıklənən şərablar deyilir. Kúpıklənən şərabın alınması gızgın gızgım şirəsinə yarımızıq qıcqırtıdıqdan sonra onu xıgsusi qapalı qablara doldurub qıcqırma prosesini tədricən başa zatdırırlar. Bu zaman əmələ gələn CO₂ xaric olunmayıb şərabın üzıgdə həll olmuş halda qalır və orada xıgsusi təzyiq yaradır. Kúpıgıklənən şərablar ağı və qırmızı olurlar. Şampan şərabı kúpıgıklənən ağı şərabdır. Onu almaq gızgın maya gübələkləri nisbətən aşagı (10 – 12⁰C) temperaturda 10 – 12% etil spirti olan şərabda anaerob becərilir. Bu məqsədlə butulka divarına yapışmayan və tez zükən dənələr əmələ gətirən ştamplar sezilir. Sovet şampan şərabı yuxarıda gıstərdiyimiz

ğsulla *Saccharomyces oviformis* və *Saccharomyces vini* maya gübələklərindən alınır.

Sğni yolla CO₂ verməklə də mğxtəlif küpğklənən şərablar almaq olur. Bunlara qazlaşdırılmış şərablar da deyilir.

Şərabı təkzə ğzğmdən deyil, mğxtəlif meyvə (alma, armud, narıngi və s.) və giləmeyvələrdən (nar, gilənar, quşüzğmğ və s.) alırlar. Bunun ğzğn meyvə və giləmeyvə şirələri ğzğm şirəsində olduğu kimi maya gübələkləri ilə qıcqırdılır. Alınan şərab adətən meyvənin adı ilə adlandırılır, məsələn, alma şərabı, gilənar şərabı, nar şərabı və s. Bu şərablar da küpğklənən və qazlaşdırılmış ola bilirlər.

Pivə istehsalı. Pivə istehsalı ən qədim proseslərdən biri olub b.e.ə. ərəblər tərəfindən Misirdə ixtira edilmişdir. Pivə almaq ğzğn əvvəlcə mğxtəlif dənli bitkilərdən səməni hazırlanır. Səmənidən alınan cüvhər (suslo) maya gübələyi ilə qıcqırdılıb pivəyə zəvrilir.

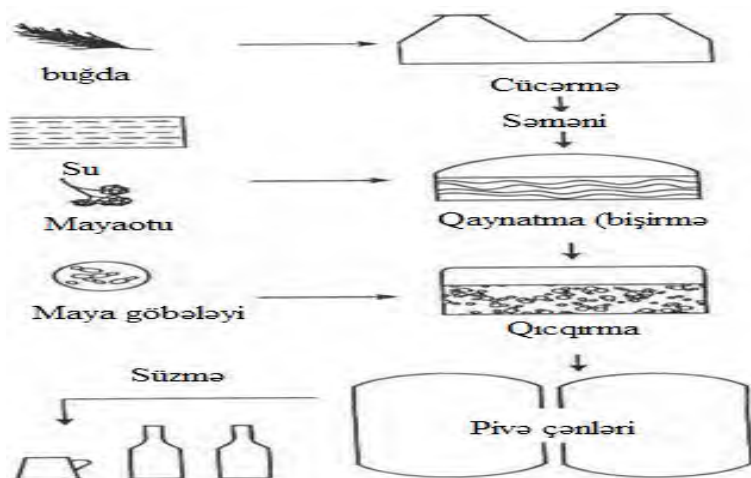
Səməni almaq ğzğn arpanı 45 – 47% nəmləndirib 15 – 25⁰C temperaturda 5 – 7 ğğn mğddətində saxlayırlar (becərilər). Əmələ gələn cğcərtinin yarpağının ülzğsğ dənin ülzğsğndən 3 – 4 dəfə büyğk olduqda proses başa çatır. Prosesi dayandırmaq ğzğn səməni tədricən 75 – 100⁰C temperaturda qızdırmaqla 5% nəmliyə qədər qurudulur. Quru səməni sğrtğb ovxalamaqla qabığından ayırırlar. Ona temperaturu 40 – 50⁰C olan su əlavə edib, qarışdırmaqla əzir və bu vəziyyətdə 1 saat saxlayırlar. Sonra temperaturu 70⁰ C – yə qaldırırlar. Bu zaman səmənidə olan amilaza enzimi nişastanı sadə şəkərlərə parzalayır. Səmənidəki şəkərlər və həll olan maddələr məhlulə keçdikdən sonra onu temperaturu aşağı salmadan sğzğrlər. Alınan məhlulə səməni cüvhəri deyilir. Cüvhərin tərkibində maltoza, dekstrin, pentozalar və b. şəkərlər, amin turşuları, tannin, piqmentlər, mineral elementlər olur. Cüvhərə mayaotu əlavə edib qızdırmaqla qatılaşıdır, sterilləşdirir və enzimləri aktivləşdirirlər. Bu zaman maya otundakı ekstraksiya olunmuş maddələr acı turşular, qətran, efirli yağlar, tannin və b. cüvhərin tərkibinə keçir, ona acı pivə dadı verir və stabilləşdirir. Qaynatdıqdan sonra cüvhəri

səzgəcdən kezirib ayırır, zənlərə doldurub aşağı temperaturda (6°C – də) saxlayırlar. Pivə almaq üçün cüvhəri *Saccharomyces* cinsli maya gübələyinin müxtəlif ştamları vasitəsilə qıcqırdırlar. Pivə hazırlanmasının texnologiyası bir neçə mərhələdən ibarətdir. Pivənin istehsalı zamanı gütlərlən məhsulun nişastaya malik olması məsələni birqədər zətinləşdirir. Zənkə maya gübələkləri nişastanı pis mənimsəyirlər. Ona görə də qıcqırmadan əvvəl, nişastanın hidroliz olunması vacibdir (şək. 111). Ənənəvi olaraq müxtəlif ölkələrdə pivə istehsalı üçün müxtəlif növ taxılardan istifadə edirdilər: Avropada – buğda, Asiyada – dğyğ və Amerikada – qarğıdalı tətbiq olunur.

Buğdanın şəkərləşdirilməsi üçün onun üzəngən tərkibində olan amilazadan istifadə olunur. Buğda cğcərəkən onun tərkibində zoxlu miqdarda bu enzim əmələ gəlir. Dğyğəngən tərkibində olan nişastanı hidroliz etmək üçün *Mukor* və *Aspergillus* cinsli kif gübələklərindən istifadə olunur.

Pivə hazırlanmasında 2 tip qıcqırmanı ayırd edirlər: üst (isti) və dib (soyuq) qıcqırmalar. Bu prosesləri əmələ gətirən maya gübələkləri bir sıra xüsusiyyətləri ilə fərqlənir və əvvəllər bunlara müxtəlif nüvlər kimi baxılırdı: üst *S.cereksial* və dib *S. carlsbergensis*. Dib qıcqırma $6 - 10^{\circ}\text{C}$, üst qıcqırma isə $14 - 25^{\circ}\text{C}$ temperaturda aparılır. Qıcqırmanın sonunda dib maya gübələkləri qabın dibinə zükərlər, üst maya gübələkləri isə qıcqıran kətlənin səthinə zıxırlar və “papaq” əmələ gətirirlər. Üst qıcqırma zamanı hğceyrələrin üzə qalxması daha intensiv qıcqırma ilə əlaqədardır. Bu zaman CO_2 qazının qabarcıqları əmələ gəlir ki, bu qabarcıqlar da maya gübələyi hğceyrələrinin qalxmasına səbəb olur.

Pivə hazırlanmasında istifadə olunan maya gübələklərinin vacib texnoloji xüsusiyyətlərindən biri onların flokkulyasiya qabiliyyətiə malik olmalarıdır. Flokkulyasiya – hğceyrələrin qıcqırmanın son mərhələlərində bir – birilə birləşməsidir ki, bunun nəticəsində hğceyrələr qabın dibinə zükərlər. Şəkərin etanola maksimum zəvrlməsi üçün maya gübələyi hğceyrəsinin qıcqırma mayesində qalması vacibdir.



Şəkil 111. Pivə hazırlanmasının texnoloji sxemi

Çörəkbişirmə. Zürək bişirmədə istifadə olunan maya göbələyi şamları *Saccharomyces cerevisiae* nüvəyə aiddir.

Aşağı nüvlərdə nişastanı parçalayan enzimlər mövcud olduğu halda təmizlənmiş əla nüvəyə bu enzimlər parçalanmış olur. Buna görə də, xəmirin qıcqırması gəzən unla şəkər əlavə etmək lazım gəlir. Qıcqırma zamanı CO_2 -nin intensiv əmələ gəlməsi baş verir ki, bu da xəmirin qalxmasına səbəb olur. Qıcqırma zamanı əmələ gələn etil spirti zürəyin bişirilməsi zamanı uzur.

Əvvəllər zürək bişirilməsi gəzən maya göbələklərindən ibarət mayanı pivə istehsalçılarından alırdılar. XIX əsrin sonunda preslənmiş və quru mayaların istehsalı gəzən bəgtüv bir istiqamət inkişaf etmişdir. Zürəkbişirmədə istifadə olunan mayaların istehsalı qıcqırma ilə mütəqayisədə bir sıra xüsusiyyətlərə malikdir. Belə istehsalın əsas məqsədi – xəmirə qıcqırma türədən, yığsək şüərlə CO_2 qazı yaradan maya göbələklərinin alınmasıdır. Maya göbələklərini maya kimi hazırlamaq gəzən onları aerasiya

şəraitində becərmək və gübələk biokətləsinin böyük zıxımına nail olmaq lazımdır. Alınan maya gübələkləri həm yığsək qıqırma aktivliyinə malik olmalı, həm də yaxşı saxlanmalıdır, yəni dondurulmuş və qurudulmuş vəziyyətdə üz xəsusyyətlərini itirməməlidir. Zürekbişirmədə istifadə olunan maya gübələklərini almaq gəzən onlar böyük qablarda, intensiv qarışdırılma və aerasiya şəraitində becərdilər. Bu zaman qidalı mğhit (melassa) tədricən və hissə - hissə becərmə zəninə verilir. Əgər mğhitə birdən – birə zoxlu şəkər əlavə olunsa, onda gübələk qıqırma prosesinə kezir və biokətlənin zıxımı azalar. Becərmə prosesi bitdikdən sonra sentrafuqalaşdırma və filtrasiya yolu ilə biokətlə qidalı mğhitdən ayrılır. Yaş biokətlə preslənərək “preslənmiş maya” alınır. “Quru maya” almaq gəzən isə biokətlə qurudulur və qablaşdırılır.

Zürəyin hazırlanması hələ qədim düvrlərdən Misir, Yunanıstan və İtaliyada geniş yayılmışdı. Xəmiri yoğurarkən ona acıxəmir (tərkibində maya gübələkləri olan xəmir) qatmaqla gəlməsinin tezləşdirirlər. Bu gəsul əhali tərəfindən hazırki düvrədə də böyük mğvəfəqiyyətlə istifadə olunur.

Zürəyin hazırlanması xəmirin bir zox fiziki və kimyəvi zəvrilmələrə məruz qalması ilə əlaqədardır. Unun tərkibində enzimlər və spontan mikroorqanizmlər vardır ki, bunlar zürəyin hazırlanmasında böyük rol oynayrlar. Mikroorqanizmlərin inkişafı gəzən unda əlverişli maddələr (şəkərlər, amin turşuları, vitaminlər, mineral maddələr) vardır. Undan xəmir hazırlandıqda onun tərkibindəki nişasta amilaza enziminin təsirindən sadə şəkərlərə, zəğlal isə proteza enziminin təsirindən amin turşularına qədər parzalanır. Mikroorqanizmlər isə bu maddələri, ilk nüvbədə şəkərləri mənimsəyərək xəmirin qıqırmasını türədirlər.

Unun tərkibində spontan mikroorqanizmlər həmişə kifayət qədər olmadığı gəzən zox vaxt xəmiri yoğurarkən maya kimi “acı xəmir” və ya “təmiz maya” əlavə edirlər. Xəmirin hazırlanmasında təmiz mayadan istifadə olunması gəzən ilk pərzimlənmiş maya Mezon tərəfindən 1792 – ci ildə alınmışdır.

Maya gübələkləri buğda və zovdar zürəyinin bişirilməsində geniş istifadə edilir. Bu məqsədlə duru və pərzimlənmiş mayadan istifadə olunur. Zovdar zürəyi bişirmək üçün tərkibində həm maya gübələkləri, həm də şədturşusu bakteriyaları olan mayadan istifadə edirlər.

Hazırda zürəkbişirmədə istifadə olunmaq üçün pərzimlənmiş və quru mayalar *Saccharomyces cerevisae* gübələyinin xüsusi sezilmiş ştamlarından alınır.

Maya gübələkləri həm də mənşəli zəifliyi artırmaq (turşud məhsullarının) alınmasında şədturşusu bakteriyaları ilə birgə şəddətli qıcqırtmaq üçün maya kimi istifadə olunur.

9.2. Maya gübələklərinin biotexnologiyada tətbiqi

Mikrob biokəməsindən yemlərin zəifliyi və əvəzlənməyən aminturşuları ilə zəiflədirilməsində istifadə olunması heyvandarlığın inkişafı üçün vacib problemlərdən biridir. Maya gübələkləri zəifliyi yem əlavələrinin alınması üçün perspektivli mikroorqanizmlər qrupu hesab olunur. Onların həcirlərində zəifliyin miqdarı quru zəifliyin 2/3 hissəsini təşkil edir və əvəzlənməyən aminturşuları isə 10% - dən çoxdur.

Maya gübələkləri qida mənbəyi kimi ilk dəfə Almaniyada I Dünya müharibəsi zamanı istifadə olunmuşdur. O, zaman kolbasa hazırlanmasında maya gübələyi kəməsi qatğı kimi istifadə edilmişdir. XX əsrin I yarısında istehsalatın yeni istiqaməti kimi – birhəcirlili orqanizmlərin biokəməsindən yem əlavəsi kimi istifadə olunması məsələsi ortaya qoyuldu və bəzi ölkələrdə 1930 – cu illərdə maya gübələyi biokəməsi alınaraq iribuynuzlu heyvanların yemində qatılırdı. Bu məqsədlə maya gübələyi qarğıdalı üzəyi hidrolizatında becərilmişdir. Hidrolizatın tərkibində çoxlu qlükoza olduğu üçün maya gübələkləri çox asanlıqla bu mənşədə inkişaf edib çoxala bilirlər. Lakin qlükoza insanlar üçün qida mənbəyi olduğundan gübələkləri becərmək məqsədilə digər xammalın axtarışına ehtiyac yarandı. Bu məqsədlə neft parafinlərindən istifadə olunmağa başlandı. Dünyada ilk dəfə Rusiyada 1973 – cü ildə *Candida* cinsli maya

gübələklərinin – parafinlərdə becərməklə heyvanlar ǵzǵn zǵlal – vitaminli yem əlavəsi alındı. *Candida* cinsli gübələklər şərti patogen olduqları ǵzǵn bu ǵsul geniş tətbiq tapa bilmədi. İnsan və heyvanlar ǵzǵn zişansız həm də yeməli sayılan *Saccharomyces* cinsli gübələklərdir. Bu gübələklər isə neft parafinlərində zoxala bilmirlər. Bu maya gübələkləri şəkərli mǵhitdə yaxşı inkişaf edə bilirlər. Buna gürə də onları becərmək ǵzǵn şəkər tərkibli kəndtəsərrǵfatı tullantılarından istifadə olunur. Bu məqsədlə maya gübələklərini becərmək ǵzǵn şəkər zuǵunduru tullantısı olan melassadan istifadə olunur.

Yem zǵlalının alınması ǵzǵn başqa bir substrat sǵd cüvhəridir. Bu pendirin hazırlanmasında əmələ gələn əlavə məhsuldur. Sǵd cüvhərinin tərkibində 4% laktoza vardır. Laktozanı mənimsəmək qabiliyyəti maya gübələklərinin 20% - nə xasdır. Laktozanın aktiv qıçqırdılması *Kluyveromyces* cinsindən olan maya gübələkləri ǵzǵn daha xarakterikdir.

Maya gübələklərindən sənaye miqyasında alınan məhsullardan biri etil spirtidir. Bu məqsədlə xammal kimi bitki tullantılarının hidrolizatlarından istifadə olunur. Məsələn, Cənubi Amerika ölkələrində, o cǵmlədən Braziliyada sənaye miqyasında etil spirtini şəkər qamışı və maniok hidrolizatlarını *Saccharomyces cerevisiae* maya gübələyi vasitəsilə qıçqırtmaqla alırlar. Bəzi ölkələrdə, məsələn, Rusiyada bu məqsədlə ağac şemalı sənayesinin tullantılarından alınan hidrolizatlardan substrat kimi istifadə olunur.

Hazırda maya gübələkləri mǵxtəlif enzim preparatlarının, ǵzvi turşuların, hǵceyrəxarici polisaxaridlərin, zoxatomlu spirtlərin, vitaminlərin sənaye miqyasında alınması ǵzǵn istifadə olunur.

Bu məqsədlə *Yarrowia lipolytica*, *Candida catenulata*, *Candida hidrocarbofumarica* və *Aerobasidium pullulans* gübələklərindən istifadə olunur. Sonuncu gübələkdən qida sənayesində geniş tətbiq olunan pullunan polisaxaridi alınır. Hǵceyrə xarici polisaxaridləri sintez etmək qabiliyyəti

Cryptococcus, *Rhodotorula*, *Lipomyces cinsli* maya gübələklərinə də xasdır.

Məlumdur ki, kimya və yeyinti sənayesində qliserin, ksilit, ertirit və arabit kimi zoxatomlu spirtlər geniş tətbiq olunur. Bu maddələrin alınmasının səmərəli yolu onların mikroorqanizmlər vasitəsilə istehsalıdır. Hazırda bu məqsədlə *Zigosaccharomyces rouxii*, *Zygosaccharomyces bailii* və *Pachysolen tannophilus* maya gübələklərindən istifadə olunur.

Hazırda qida və kimya sənayesində istifadə olunan bəzi enzimlər maya gübələklərindən alınır. Məsələn, invertaza (β – fruktofuranozidaza) enzimi *Saccharomyces cerevisiae* gübələyindən alınır. Bu enzim saxarozanı qlğkoza və fruktozaya parzalayır və mğxtəlif şokaladlı konfetlərin alınmasında istifadə olunur. Kondider məhsullarının hazırlanması zamanı saxarozanın kristallaşmasının qarşısını almaq gğzn də invertaza geniş tətbiq olunur. *Kluyveromyces marxianus* maya gübələyindən sənayedə tətbiq olunan β – qalaktozidaza enzimi alınır və sğd məhsullarının alınmasında istifadə olunur. *Yarrowia lipolytica* gübələyindən lipolitik (yağları parzalayan) enzimlər alınır. Bu enzimlər pendir hazırlanmasında, kosmetik məhsulların alınmasında, dəri də xəzin aşılansında və mğasir yuyucu vasitələrin hazırlanmasında tətbiq olunur.

Hazırda maya gübələklərindən bir zox digər enzimlər, məsələn, *Saccharomycopsis fibuliger* gübələyindən pektinaza, *Schwanniomyces occidentalis* – dən amilaza, *Cryptococcus laurentii* – dən ksilanaza, *Hyphopichia burtonii* – dən alkoholoksidaza, *Trigonopsis variabilis* – dən oksidazalar, *Rhodotorula glutinis* – dən fenilalanin ammoniaklizalar alınır.

Maya gübələklərindən vitamin mənbəyi kimi istifadə etmək hələ kezən əsrin 30 – cu illərdən başlanmışdır. *Saccharomyces serevisiae* gübələyindən D vitamininin ilkin maddəsi olan erqosterin alınır. Maya gübələklərindən B qrupu vitaminlərinə aid olan riboflavin alınır. Qırmızı maya gübələklərindən alınan β – karotin sənaye miqyasında istehsal olunur.

X FƏSİL

İNSANDA XƏSTƏLİK TÖRƏDƏN MAYA GÖBƏLƏKLƏRİ

Maya gübələkləri arasında insan orqanizmində zoxala bilən obliqat patogen nüvlər yoxdur. Lakin, təbii yaşayış yerlərində fakültativ – patogen və şərti – patogen maya gübələkləri rast gəlinir ki, bunlar zəif immunitetli insanlarda ciddi xəstəliklər əmələ gətirə bilirlər. Belə xəstəliklərə *Candida* cinsinin bəzi nüvləri tərəfindən törədilən kandidozu misal göstərmək olar. Məsələn, *Candida albicans* kandidoz, *Cryptococcus neoformans* kriptokokkoz xəstəliyini törədirlər.

10.1. Kandidoz xəstəliyinin törədiciləri

Kandidozun əsas törədicisi *Candida albicans* gübələyi hesab olunur. Lakin bu xəstəliyi digər nüvlər də o cümlədən, *C. tropicalis*, *C. parapsilosis*, *C. glabrata*, *C. krusei*, bəzən *C. lusitaniae*, *C. guilliermondii*, *C. rugosa* nüvləri də yarada bilər. Bəti bunlar natamam mayayabənzər gübələklərdir. Onlara daha zox mğxtəlif təbii yaşayış yerlərində rast gəlmək olar. Bunların zoxunu eyni zamanda insanın normal mikrobiotasına aid edirlər. Yəni bunlar daimi olaraq sağlam inasanların bədənində yaşayırlar. Onları zox vaxt dərindən, selikli qışalardan və kaldan ayırmaq olur. Bəti bu nüvlərin əsas vacib xğsusyyəti onların 37⁰C temperaturda büymə qabiliyyətidir ki, bu da insan bədəninin temperaturuna tamamilə uyğundur.

Maya gübələklərinin insan bədənində kğtləvi inkişafı kandidoza gətirib çıxarır. Bu xəstəlik əsasən immuniteti zəif olan insanlarda əmələ gəlir. Qeyd edək ki bədxassəli türəmələr, yanıqlar, ciddi cərrahi əməliyyatlar, geniş spektrli təsirə malik antibiotiklərlə uzun mğddətli mğalicə, vaxtından əvvəl doğuşlar, orqan və toxumaların transplantasiyası bu xəstəliyin yaranmasına səbəb ola bilər. Vaxtından tez doğulmuş kürpələrin, yaşlı insanların və steril olmayan şprislərdən istifadə edənlərin kandidoz xəstəliyinə tutulma ehtimalı zoxdur. Son zamanlar

kandidoz QİZS - ə tutulan xəstələrdə daha zox rast gəlinir. Kandidoz bədən dünyada rast gəlinən xəstəlikdir.

Kandidozun kliniki formaları zox müxtəlif ola bilər. Onlar selikli qişaların, dəri və dırnaqların səthinin, müxtəlif daxili orqan və toxumaların zədələnməsini törədirlər. “Südyarası” kandidoz xəstəliyinin yayılmış forması hesab olunur ki, bu zaman ağız və boğazın selikli qişaları zədələnir, dildə, ağızın selikli qişasında və damaqda ağıntılı ləkələr əmələ gəlir. Törədicilər ağız suyu və qida ilə birgə udulduğuna görə, müalicə olunmadıqda ağciyərlərin və mədə - bağırsaq traktının bu xəstəliyə tutulması baş verə bilər. Südyarasına oxşar olan əlamətlər cinsi orqanların (xüsusən qadınlarda) selikli qişasının zədələnmələri zamanı da əmələ gəlir. Səthi kandidoz zamanı dərinin dərin qatları da zədələnə bilər və əsasən sığ vəzilərinin altı, qulaqarxası qatlar, düyənəklər arası və qasıq sahələri zədələnir. Bu zaman dəridə ağ ülg sahələr əmələ gəlir ki, bunlar da sulu qırmızı eroziyalara zəvrilir. Belə xəstələri güynəmə və qaşınma zox narahat edir.

Daxili orqanların bu gübələklərlə zədələnməsi zamanı kandidozun ağır formaları əmələ gəlir ki, bunların da 30 – 70% - i letallıqla xarakterizə olunur. Törədicinin lokalizasiyasından asılı olaraq xəstələrin bədənində pnevmoniya kandidozu, meningit kandidozu inkişaf edə bilər.

10.2.Kriptokokkuz xəstəliyinin törədiciləri

Kriptokokkuz (torulez və ya avropa blastomikozu) xəstəliyi natamam bazidiomisetli affinitet gübələk *Cryptococcus neoformans* tərəfindən yaradılan xəstəlikdir. *Cryptococcus* cinsinin nüvlərinə təbii yaşayış yerlərində rast gəlmək olur. Lakin bunlara daha zox güyərzinlərin, sərşələrin və digər quşların zıllında rast gəlmək olar. Bu halda quşlar üzləri bu xəstəliyə tutulmuş olurlar. Quru kalda kriptokokklar bir neçə ay müddətində qala bilərlər. *Cryptococcus neoformans* həmçinin sağlam insanların selikli qişalarında da aşkar edilmişdir.

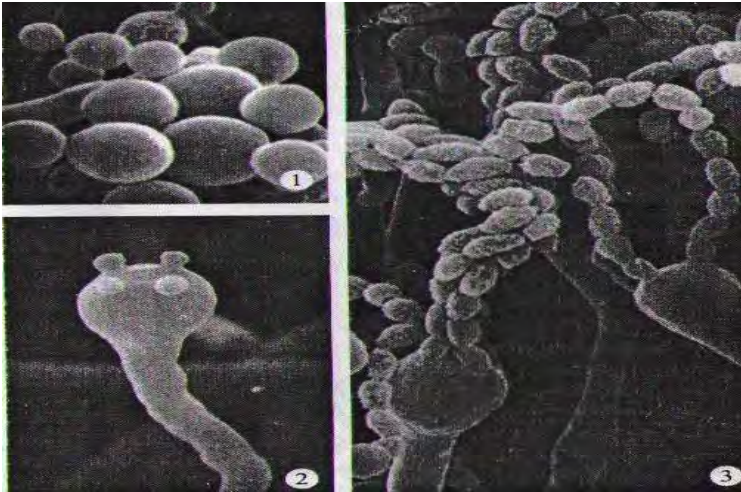
Insanda yoluxma adətən hava – toz yolu ilə baş verir. Kriptokokkozun ən təhlükəli forması meninqoensefalitdir. Bu

xəstəlik bir qayda olaraq sinir sistemini zədələyir. Xəstəlik baş ağrıları ilə başalayır ki, yavaş – yavaş artaraq düzəlməz vəziyyətə gəlib çıxır. Bu zaman iflic əlamətləri meydana çıxır və insanın huşu pozulur. Xəstəliyin inkişafı orqanizmin zəifləməsinə, sonra da komatoz hala gətirib çıxarır. Ülğm halı 4 – 6 aydan sonra tənəffəş paralicindən baş verir. Kriptokokk minengiti zamanı ülğm halları 100% - ə zətir.

Bir zox xəstələrdə sinir sisteminin pozulmasından başqa ağciyərlərin kriptokokkozu da inkişaf edir. Xəstəlik pnevmoniya şəklində üzngü göstərir (simptomlar pnevmoniyaya zox oxşardır). Kriptokokkozun yayılmış forması zamanı mğxtəlif orqanlar zədələne bilər. Həminin dəri və selikli qışaların pozulması da baş verir ki, bunlar nisbətən yüngül keçir. Kandidozda olduğu kimi kriptokokkozla yoluxmaya da immuniteti zəif olan adamlarda rast gəlinir. QİZS, leykoz, orqan və toxumaların küzərgəlməsi, uzun mğddət immunsupressantların qəbulu orqanizmdə immunitetin kifayət qədər zəifləməsinə səbəb olur.

Büyük tibbi məna kəsb etdiyinə görə *Cryptococcus neoformans* maya gübələyi zox geniş tədqiq edilib. Bu nüvğn üyrənilməsinin tarixi 100 ildən artıqdır. Qidalı mğhitlərdə o tumurcuq hğceyrələrindən ibarət olub haploid fazada inkişaf edir. Fenollu birləşmələrə malik qidalı mğhitlərdə meloninlərin sintezi hesabına qəhvəyi koloniyalar əmələ gətirir. Bu nüvğn 2 mğxtəlif serotipi ayırd edilmişdir: *Candida neoformans* var. *nerformans* və *Candida neoformans* var. *gattii* təbiətdə hər yerdə rast gəlinir. Quşların kalında daha zox müşahidə olunur. *Candida neoformans* var. *gattii* isə tropik və subtropik regionlar gğğn xarakterikdir. Hər iki nüvdə teleomorf *Filobasidiella* cinsinə aid olan tam mərhələ tapılmışdır. Belə ki, *Candida neoformans* var. *nerformans* gğğn bu *F. neoformans*, *Candida neoformans* var. *gattii* gğğn isə *F. Neoformans* var. *bacllispora* adları verilmişdir. Hər iki teleomorflar heterotallikdir və yalnız komplementar tip cğtləşməyə malik şamların qarışdırılması zamanı inkişaf edir. Bu zaman dikariotik toqqalı hiflər əmələ gəlir, bunların da gğzərində sancağabənzər arakəsməsiz bazidiumlar formalaşır.

Bazidiumlarda karioqamiya baş verir və diploid nəvənin bazidinin yuxarı hissəsinə miqrasiyasından sonra meyoza baş verir. Əmələ gələn haploid nəvələr mitotik olaraq bölünməyə davam edir və bazidiosporların uzun zəncirlərinə başlanğıc verir (şək.112). Bazidiosporlar hava axını ilə yayılır və insanlara yoluxur.



Şəkil 112. *Filobasidiella neoformans* gübələyinin teleomorf mərhələsi: 1 – tumurcuqlanan həcyrələr; 2 – bazidium; 3 – zəncirvari bazidiosporlara malik bazidiumlar

10.3. Müxtəlif tipli dəri xəstəliklərinin törədiciləri

Bəzi maya gübələkləri insanların və istiqanlı heyvanların obliqat simbiotları olub, dərilərin səthində və tğk ürtgöygdə yaşayırlar. Digər yaşayış yerlərində isə bu orqanizmlərə rast gəlinmir. Bu gübələklərin ilkin təsviri XIX əsrin ortalarına aid edilir. Onlar insan dərilərinin nəmunələrində aşkar olunmuş və *Malassezia* cinsinə aid edilmişlər. Onların türəddikləri xəstəliklərdən biri **əlvən dəmrövdür**. Dəri pulcuqlarına mikroskopda baxılması zamanı onlarda qısa hiqlər müşahidə olunur ki, bunlar da epidermis qatına qədər daxil olur. Belə

gübələklərin qidalı mğhitlərdə becərilməsi ilk düvrlərdə uğursuz olmuşdur. Dəri və saz ürtğklərində müşahidə olunan bəzi gübələklər maya gübələklərinin bitdiyi adi qidalı mğhitlərdə inkişaf edə bilmirlər. Bunlara dəri kəpəyi əmələ gətirən *Pityrosporum* cinsli gübələklər aiddir. XX əsrin 20 – ci illərində məlum olmuşdur ki, bu maya gübələklərinin becərilməsi gızğn qidalı mğhitə yağ turşularının əlavə olunması vacibdir. Bu məqsədlə qidalı mğhitə zeytun yağı əlavə olunur. *Pityrosporum* cinsli gübələklərin becərilməsi zamanı aşkar olunub ki, onlar hif əmələ gətirmək qabiliyyətinə malikdirlər və morfoiogiyasına gürə *Malassezia* cinsli gübələklərin hiflərinə tam oxşardır. Beləliklə, sğbut olundu ki, *Pityrosporum* və *Malassezia* eyni bir gübələyin tumurcuqlu və miseliumlu mərhələləridir. Nəticədə bğtğn bu gübələklər *Malassezia* cinsinə aid edilmişdir.

Malassezia cinsindən olan mayaya bənzər gobələklərin xarakter xğsusiyyəti geniş əsasda monopolyar enteroblastik tumurcuqlanmadır. Ayrılmış tumurcuq ana hğceyrədə yaxalığa bənzər zəpiq qoyur ki, bundan da sonrakı tumurcuq əmələ gəlir (şək. 113). Nəticədə hğceyrə armud və ya lampa şəkilli xarakterik formaya malik olur. *Malassezia* bazidiomisətli affinitet mayayabənzər gübələklərə aid edilir. Lakin, teleomorf mərhələ bunlarda məlum deyil. Hal – hazırda bu cinsin morfoloji və fizioloji xğsusiyyətlərinə gürə fərqlənən 8 nüvğ aşkar olunmuşdur.

Malassezia cinsinin nğmayəndələri mğxtəlif bakteriyalarla birgə insanın normal mikrobiotasının komponentlərinə aiddir və sağlam insanların dərisinin mğxtəlif nahiyyələrində rast gəlinir. Onlar adətən istiqanlı zül və ev heyvanlarının dərisində də rast gəlinir. Lakin, immun sisteminin mğxtəlif pozulmaları zamanı *Malassezia* cinsinin nüvləri mğxtəlif dəri xəstəlikləri əmələ gətirə bilir. Onlardan ən zox yayılanı yuxarıda adı zəkilən əlvən dəmrov və ya **pitiriaz** xəstəliyidir. Bu xroniki qeyri – kontakioz (keziçi olmayan) xəstəlikdir və ən zox da tropik ölkələrdə yayılmışdır.

Gübələyin hifləri epidermis qatına daxil olaraq peqmentasiyanı və dərinin səthi qatının normal strukturunu pozur. Bu gübələklər tərəfindən əmələ gələn digər xəstəlik

follikulit adlanır. Bu, zoxlu xırda follikulların (səpmələrin, qovucuqların) əmələ gəlməsi ilə xarakterizə olunur. Belə qovucuqlara beldə, döşdə, ziynlərdə rast gəlinir və qaşınma ilə müşayət olunur. Follikulit həmçinin ən zox isti iqlimli ölkələrdə rast gəlinir. *Malassezia* cinsli gübələklərin yaratdıqları digər xəstəliklərdən biri **seboreyli (piy vəzilərinin iltihabı) dermatitdir**. Onlar gəclə allergen kimi də zıxış edə bilər. Bu halda xəstəlik atipik dermatit adlanır.



Şəkil 113. *Malassezia* cinsli monopolyar entroblastik tumurcuqlanması olan maya gübələyi həcceyrələri

Malassezia cinsli gübələklərin əmələ gətirdikləri xəstəliklər əsas etibarilə xroniki hesab olunur və immun sistemi zəif olan, allergiyaya meyilli insanlar gəzən xarakterikdir. Sağlam insanlarda piy vəzilərinin normal funksiyası zamanı bu gübələklər dəridə müşahidə olunmur.

İSTİFADƏ EDİLMİŞ ƏDƏBİYYAT

1. Qənbərov X.Q., Cəfərov M.M. Azərbaycan ərazisində evdə hazırlanan (spontan) qatıqların mikrobiologiyası. Bakı – “ELM” – 2013, 345s.
2. Qənbərov X.Q., Abdullayeva N.A. Mikroorqanizmlərin biokimyası. Bakı, 2013, 172с.
3. Mehdiyeva N. Mikologiya. Bakı, 2006, 300s.
4. Бабьева И.П., Голубев В.И. Методы выделения и идентификации дрожжей . М.: Пищевая пром., 1979, 120с.
5. Бабьева И.П., Решетова И.С. Методы количественной оценки развития дрожжей в почвах и подстилках /В сб.: «Микроорганизмы как компонент биогеоценоза», М.: Наука, 1984, с.84-92
6. Бабьева И.П., Садыков Б.Ф. Состав и численность дрожжей в филлосфере растений //Микология и фитопатология, 1980, т.14, №6, с.473 – 476
7. Бабьева И.П., Чернов И.Ю. Биология дрожжей. М.: КМК, 2004, 222с.
8. Бери Д. Биология дрожжей. Москва, «Мир», 1985, 95с.
9. Билай В.И. Основы общей микологии. Киев, 1989, 390с.
10. Ганбаров Х.Г., Исмайылов Н.И., Джафаров М.М. Выявление исходных значений рН среды, этанола и хлористого натрия на рост дрожжей рода *Candida* // Вестник Бакинского Университета, Серия ест. Наук, 2005, №1, с.65 – 72
11. Ганбаров Х.Г., Таги – заде З., Гулиева Н.А. Биотехнология. Баку, 2005, 360с
12. Ганбаров Х.Г., Абдулгамидова С. М. Изменчивость дрожжей и коррекция их свойств электромагнитными полями. Берлин: Lambert Academic Publishing, 2012, 144р.
13. Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии. Москва, 2005, 213с.

14. Мюллер Э., Леффлер В. Микология. М.: Мир, 1995, 341с.
15. Максимова И.А., Чернов И.Ю. Структура сообществ дрожжевых грибов в лесных биогеоценозах //Микробиология, 2004, т.73, №4, с.558 – 566
16. Сатток Д., Фотергилл А., Рипальди М. Определитель патогенных и условно патогенных грибов. М.: Мир, 2001, 468с.
17. Черепанова Н.П. Систематика грибов. Санкт – Петербург, 2005, 344с.
18. Adams M. R., Moss M.O. Food microbiology. Royal Society of Chemistry, 2000, 479 p.
19. Andrews J.H., Harris R.F. The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces // Annual. Rev. Phytopathol., 2000, vol.38, p.145 – 180
20. Andrews J.H., Spear R.N., Nordheim E.V. Population biology of Aureobasidium pollutants on apple leaf surfaces //Can.J.Microbiol., 2002, vol.48, №6, p.500 – 513
21. Barnett J.A., Payne R.W., Yarrow D. Yeasts: Characteristics and identification (second edition). Cambridge University press. Cambridge, New. York, Port chester. Melbourne sydney, 1990, 1130p.
22. Davenport R.R. An introduction to yeasts and yeast like organisms, in Biology and activities of yeasts. Acad. Press, 1998, p. 1 - 27
23. Kun L.Y. (editor). Microbial biotechnology. Principles and Applications. World scientific., 2003, 724p.
24. Kurtzman C.P., Fell J.W. (editors) The Yeasts, a taxonomic study. Fourth edition. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 1998, 1055p.
25. Kurtzman C.P., Robnett C.J. Phylogenetic relationships among yeasts of the “*Saccharomyces complex*” determined from multigene sequence analyses //FEMS Yeast Research, 2003, vol.3, p.417 – 432

26. Lodder J. (Editor) The Yeasts, a taxonomic study. North-Holland Publishing Company–Amsterdam–London, 1977, 1358 p.
27. Maier R.M., Pepper I.L., Gerba Ch.P. Environmental microbiology. Academic Press., 2000, 585p.
28. Mc – Arthur J.U. Microbial ecology. An evolutionary Approach. Academic Press is an imprint of Elsevier, 2006, 415p.
29. Ogunseitan O. Microbial diversity. Blackwell publishing, 2005, 292 p.
30. Pepper I.L., Gerba Ch.P., T.J. Environmental microbiology (third edition) . Academic Press is an imprint of Elsevier, 2015, 705p.
31. Querol A., Bellach C. Molecular evolution in yeast of biotechnological interest // *Int. Microbiology*, 2003, v. 6, № 3, p. 201 – 205
32. Rose A.H. Chemical Microbiology. Butterworth, London, 1976, 300p.
33. Sloncrewski J.L., Foster J.W., Gillen K.M. Microbiology. An evolving science. Norton. New York. London, 2009, 1097p.
34. Seckbach J. (editor). Symbiosis. Mechanisms and model Systems. Kluwer Academic publishers. Dord recht. Boston, London, 2002, 736 p.
35. Stoley j., Reysenbach A. (editors) Biodiversity of microbial life. Wiley- liss. , 2002, 552 p.
36. Zacchi L., Vaughan – Martini A. Yeasts associated with insects in agricultural areas of Perugia, Italy. // *Annals of Microbiology*, 2002, vol.52, p.237 – 244
37. Walker G.M. Yeast physiology and Biotechnology. New – York., Toronto, 1999, 350p.

TERMİNLƏRİN İZAHLI LÜĞƏTİ

A

- Aqlütinasiya** – hissəciklərin və ya hğceyrələrin bir – birinə birləşməsi (kleylənməsi) və zükməsi
- Adefloqamiya** – tumurcuqlanma nəticəsində əmələ gələn iki qız hğceyrəsinin qovuşması ilə gedən cinsi zoxalma
- Adqeziya** – bioloji (kiprikciklərlə, hğceyrəxarici seliklə, enzimlərlə) adsorbsiya
- Affinitet** – iki canlı arasında oxşarlıq və qohumluq
- Akropetal** – ilkin hğceyrədən (konididən və ya spordan) ikincili hğceyrənin (konidinin və ya sporun) yaranması
- Alkolofil mikroblar** – qələvi (pH 9 – 11) mğhitdə yaşayan ekstremal mikroblar
- Allantoid** – sosissəkilli
- Alloxton mikrobiota** – ekosistemdə mğəyyən qida maddələrinin Qatılığının artması ilə bağlı meydana gələn və qid maddələri tğkənəndən sonra yox olan mikroorqanizmlər
- Anamorf** – gübələklərdə qeyri – cinsi zoxalma mərhələsi
- Apikulyant hüceyrə** - limon və ya armud şəkilli hğceyrə olub, bipolyar tumurcuqlanma zamanı əmələ gəlir
- Apressorium** – bitkilərdə xəstəlik türədən gübələklərdə əmələ gələn ixtisaslaşmış hüceyrələr. Bu hğceyrələr vasitəsilə gübələk bitki toxumasına daxil olur
- Arktik növ** – Arktikada yayılan (tapılan) növ
- Arkto – boreal növ** – Arktik – boreal coğrafi ərazidə yaşayan
- Artrik (tallomlu) çoxalma** – miseliumun hiflərinin ayrı – ayrı – təkhğceyrəli strukturlara (artosporlara) parzalanması ilə gedən qeyri – cinsi zoxalma
- Artrokonidium = oidium = tallokonidium = artrospor = tallaspor** – hifin bərabər ülzğdə bülğnməsi ilə yaranan qeyri – cinsi struktur
- Askofor** – gözərində ask formalaşmış struktur (türəmə)
- Asporogen** – spor əmələgətirməyən
- Askospor** – xğsusi meyvə cismi olan askın (kisənin) daxilində

əmələ gələn spor

Autoxton mikrobiota – ekosistemdə həmişə müvcud olan mikroorqanizmlər

Aziqotik – qeyri – ziqot (ziqot olmayan) diploid hğceyrə

B

Ballistospor – hğceyrənin steriqma adlanan zıxıntısının iti ucunda əmələ gələn və yetişdikdə ətrafa tullanılan qeyri – cinsi eksogen spor (və ya konidium)

Bazipetal zəncir – ucdan mərkəzə doğru əmələ gələn hğceyrələr (ucda yaşlı mərkəzə doğru isə cavan hğceyrələr yerləşir)

Bilateral böyümə - hifin hər iki yan hğceyrələrinin bülğnməsi ilə gedən böyğmə

Bipolyar cütləşmə tipi – iki allellə fərqlənən (məsələn AB x aB) hğceyrələrin cğtləşməsi

Blastospor (blastokonidium) – tumurcuqlanma yolu ilə əmələgələn spor (konidium)

Blastik (rüşeyimli) çoxalma – hğceyrənin tumurcuq əmələgətirməsi ilə gedən qeyri – cinsi zoxalma

Boreal növ – soyuq iqlimdə formalaşan (soyuğa davamlı) nüv

C

Cütləşmə tipi – cins (erkək və ya dişi) terminini əvəz edən mikoloji termindir. Biri – birindən fizioloji – genetik cəhətdən fərqlənən, lakin qovuşub (cğtləşib) yeni nəsəl sporlar əmələ gətirən hğceyrələrdir. Cğtləşmə tipi “+” və “-“ və ya “a” və “α” (və ya “h+” və “h-“) işarələrlə ifadə olunur.

Ç

Çoxtərəfli tumurcuqlanma – hğceyrə səthinin hər bir yerində ardıcıl olaraq zoxlu tumurcuqların əmələ gəlməsi

D

Dikariotik hüceyrə - ikingvəli hğceyrə

Diktosomlar – maya gübələyi hğceyrəsi daxilində paralel yerləşən membran diskilər (dəstlər). Bu diskilər Holci aparatının funksiyasını yerinə yetirir.

Dimorfizm hadisəsi – maya gübələyinin iki formada təkhğceyrəli və miseliumlu formalarda inkişaf edə bilməsi. Belə gübələklər dimorf adlanırlar.

Diploid növ – vegetativ zoxalması diploid fazada baş verən növ

Distal – mərkəzdən (ortadan) kənara (periferiyaya) tərəf

Doliporlu məsamə - Bazidiomisetlərə xas olan hğceyrələrarası mğrəkkəb məsamədir. Burada məsamə hər iki hğceyrə tərəfdən parentosom ilə əhatə olunub.

E

Efemer – həyat sikli zox qısa olan canlı orqanizm

Ekkrizotrof – hər hansı bir canlının ifrazat məhsulları ilə qidalanan orqanizm

Eksudat – ifrazat

Ekskretor- xaricə ifraz olunma

Ekstremofil – ekstremal şəraitdə inkişaf edə bilən orqanizm

Ekstrasellülyar – hğceyrəxarici

Ekzosporium – askosporları əhatə edən xarici qat

Endosporlar – bəzi maya gübələklərin kühnə kulturalarında hğceyrə daxilində qeyri – cinsi yolla formalaşan sporlar.

Enteroblastik tumurcuqlanma – Bazidiomisetli maya gübələklərində tumurcuqlanmanın bir şsulu. Bu zaman tumurcuq ana hğceyrənin daxilində yetişir, sanki itələnilir və ana hğceyrənin divarını partladaraq xaric olur.

Entomofil bitkilər – həşəratları sevən, həşəratlarla tozlanan

Epibazidium – bazidium hğceyrəsində formalaşan borulu zıxıntı. Bu zıxıntılar ğzərində bazidiosporlar əmələ gəlir.

Epifit mikrobiota – bitkinin yerğstğ hissəsində yaşayan mikroorqanizmlər.

Evtektik qatılıq – bğtğn məhsulun tam kğtlə şəklində donması ğzğn tələb olunan qatılıq

Evtektik temperatur - məhsulun tam kğtlə şəklində donmasını

türədən temperatur

Evritop növ – geniş yayılmış növ

Evritrop növ – geniş uyğunlaşmaya malik növ

F

Faqosomlar – maya gübələyi həcyrəsində diktisomu əhatə edən qabarcıqlar. Əsasən ekskretor və sekretor funksiyalar yerinə yetirir.

Fialid – natamam gübələklərdə hifin ucunda yerləşən təkhəcyrəli spordaşıyan Struktur

Fitobiont – bitkilərin canlı və cansız hissələrində yaşayan

Fitopatogen – bitkilərdə parazitlik edən

Fillosfera – bitkinin yerəstg hissəsinin səthi

Flokkullyasiya – həcyrələrin bir – birinə birləşib qabın dibinə zükməsi

Q

Qametangioqamiya – gübələklərdə cinsi zoxalmanın xəsusi forması. İki zoxnəvəli həcyrələrin (qametangilərin) qovuşması.

H

Halotolerant – duza davamlı

Haploid növ – vegetativ zoxalması haploid fazada baş verən növ

Haplodiploid növ – populyasiyası haploid və diploid həcyrələr qarışığından ibarət olan növ.

Haustorium – parazit gübələklərdə hifdə əmələ gələn yan şaxələr. Bunların küməkliyi ilə gübələk sahib həcyrədən qida maddələri alır.

Heterotallik növ – bir (“+” və ya “-“) tip cətləşməyə malik olan orqanizm. Eyni tip cətləşməyə malik həcyrələrdən ibarət olan maya gübələyi nüvə.

Hərtərəfli tumurcuqlanma – həcyrənin təkcə qətblərdən deyil, hər tərəfində tumurcuq əmələ gələ bilməsi.

Həyat sikli (və ya ontogenez) – orqanizmin bir mərhələdən

nüvbəti nəşildə həmin mərhələyə qədər olan bəşğn inkişaf prosesini. Gübələyin tam həyat sikli vegetativ və cinsi mərhələlərdən ibarətdir.

Hiqroskopik – suyu və ya su damcılarını üzşğnə zəkən

Holoblastik parçalanma – gübələklərdə tam parçalanma ilə gedən konidiogenezin tipi. Məşxtəlif tipdə (ikiterəfli, radial, spiral) gedən bülşğnmə

Holobazidium – təkhəşeyrəli bazidium

Holomorf – anamorf və telomorfa malik gübələklər. Belə həşeyrələr arasında cinsi proses (qovuşma) gedə bilər.

Holoqamiya – iki morfoloji oxşar olan somatik həşeyrələrin qovuşması ilə gedən cinsi proses

Holoblastik tumurcuqlanma – askomisetli maya gübələkləri şşğn xarakterik olan tumurcuqlanma şşsuludur. Tumurcuğun əmələ gəlməsi gübələk hifinin apikal vegetativ bülşğməsinə oxşar şəkildə gedir və həşeyrə divarı bəştəvlşğkdə bu prosesdə iştirak edir.

Homotallik növ – iki məşxtəlif (“+” və “-”) tip cəştləşməyə malik həşeyrələrdən ibarət olan maya gübələyi nüvşğ. Bu həşeyrələr arasında cinsi proses (qovuşma) gedə bilər.

I

İnterfertil – cəştləşərək zoxala bilən nəsl

İnterkaliyar bülşğmə – gübələk hifinin orta həşeyrələrinin bülşğnməsi hesabına gedən bülşğmə

K

Karioqamiya – iki qovuşan haploid həşeyrənin nəşvələrinin birləşməsi

Kariokinez – nəşvənin bülşğnməsi

Klassifikasiya – məşxtəlif orqanizmlərin qruplarda (taksonlarda) yerini üyrənən elmi sahə

Konidium – ekzogen cinsi spor

Konyuqasiya – iki həşeyrənin bilavasitə bir – birilə kontaktı zamanı genetik materialın üşğrşğlməsi

Kommensal – komensalizm tipli simbiotik əlaqədə fayda gütgrən orqanizm

Kommensalizm – iki orqanizm arasında müvcud olan simbioz əlaqə ğsuludur. Bu ğsulda bir orqanizm digərindən faydalanır, lakin ona ziyan vurmur.

Kopulyasiya – iki cinsi hğceyrələrin (qamətlərin) qovuşması

Kosmopolit növ – Yer kğrəsinin hər yerində geniş yayılmış növ

R – koloniya – səthi qırışıqlı (ingiliscə Rough – qırışıq) olan koloniya

S – koloniya – səthi hamar (Smoth – hamar) olan koloniya

M – koloniya – səthi tutqun (Mat – tutqun) olan koloniya

G – koloniya – səthi parlaq (Glossy – parlaq) olan koloniya

Krebtri effekti – aerob şəraitdə qlğkozanın yğksək qatılığının tənəffğs porsesi tormozlanması

Kristlər – mitoxondrinin daxili membranının qırışları

Kserofil – quraqlığı sevən orqanizm

Kserofit – quraqlıq olan mğhitdə yaşayan orqanizm

Kserotolerant – quraqlığa (susuzluğa) davamlı orqanizm

Ksilofaq – oduncaqla qidalanan və onu zədələyən orqanizm

L

Lamelyar – pulcuqlu

Lateral böyümə – hifin yan hğceyrələrinin bülğnməsi hesabına gedən bülğnmə

Liofilizasiya – dondurulmuş vəziyyətdə kulturaların vakuum altında qurudulması prosesi

Lizosom – hidrolitik enzimlərə malik zox kizik vakuol

M

Metilotrof – birkarbonlu (C_1) ğzvi maddələri mənimsəyən mikroorqanizm

Meyoz – xromosomun sayının iki dəfə azalması ilə gedən nğvənin iki ardıcıl bülğnməsi.

Mitotik sikl – hğceyrənin iki ardıcıl bülğnməsi arasında olan düvrdəki proseslər və bu sikl 4 fazadan ibarətdir.

Monofiletik – vahid mənşəli

N

Nival – dağın həyat olmayan yuxarı (qarlı) hissəsi

Nükleolemma – xromosomun histon zəğlallara malik DNT zəncirindən əmələ gələn struktur hissəsi

O

Oliqonitrofil – cəzi miqdarda azot olan mğhitdə yaşamaq qabiliyyətinə malik olan mikroorqanizm

Osmotolerant – osmotik təzyiqə davamlı

P

Parentosom – dolipor məsaməsini hər iki tərəfdən əhatə edən sancaqvari membran ürtgk. Bazidiumlu gübələklər gəzən xarakterikdir (funksiyası məlum deyil)

Paster effekti – oksigen olan mğhitdə qıcqırma prosesinin tormozlanması hadisəsi

Pedoqamiya – ana hğceyrə ilə tumurcuqlanma zamanı əmələ gələn qız hğceyrənin qovuşması ilə gedən cinsi zoxalma

Pedobiont – torpağın mineral qatında yaşayan orqanizm

Pitiriaz – dəridə pulcuqların əmələ gəlməsilə baş verən xəstəlik

Plazmolemma – sitoplazmatiki membran (ona hğceyrə membranı, plazmatik membran və sitolemma da deyilir).

Plazmoqamiya – iki qovuşan haploid hğceyrənin sitoplazmasının bir – birinə qarışması

Plazmodesma – iki qonşu hüceyrə arasında olan mikroülzəlgə sapşəkilli (iyvari) sitoplazmatik kürpəgəgk. Belə kürpəgəgkər iki hğceyrə arasında əlaqə yaradır.

Pleomorfizm hadisəsi – bir nüvə maye gübələyində iki və daha zox zoxalma strukturunun (ballistospor, endospor və xlamidospor) olması

Polistospor – xəsus (səni) şəraitdə əmələ gələn spor

Polyar (və ya bipolyar) tumurcuqlanma – tumurcuğun (və ya tumurcuqların) hğceyrənin qətblərində əmələ gəlməsi

Polifiletik növ – zoxməənşəli növ

Psevdomiseliu – yalanzi miseliu

Psevdohif – mğrəkkəb psevdomiseliuun tərkiibində olan uzun
hğceyrələr

Psixrofil – 0 –20⁰ C temperatur intervalında inkişaf edə bilən
orqanizm

Psixotolerant – 20⁰ C temteraturdan aşaağı həddə inkişaf edə
bilməyən, lakin 0⁰ C temperaturda tələf olmayan
mikroorqanizmlər

Protoplast – hğceyrə divarı parzalanmış (dağılmış) hüceyrə

R

Radial – radius boyu birləşən

Reassosiasiya – yenidən (təkrarən) birləşdirmək

Replikasiya – ikiləşmə (bülğnmə)

S

Saprobion – meşə döşənəyində yaşayanlar

Saxarobion – şirəli meyvələr gözərində, ağacların şirəsində,
nektarda yaşayanlar

Sekvenisiya – nuklein turşusunda nukleotidlər ardıcılığının təyini

Sekretor – ifrazetmə

Septa – miseliuun (hifin) hğceyrələrini ayıran arakəsmə

Simbion – simbioz həyat tərzi sğrən tərəfdaşlardan biri

Simpodial tumurcuqlanma – bir lokusda bir nezə tumurcuğun
yetişməsi və ya tumurcuqların ardıcıl olaraq biri digərinin
yanında əmələ gəlməsi

Sistematika – orqanizmlərin mğxtəlifliyi haqqında nəzəriyyə
olub, onlar arasında qarşılıqlı əlaqələri üyrənən elmi sahə

Sitokinez – hğceyrənin bülğnməsi

Sitogene – ana hğceyrə ilə tumurcuq arasında hceyrə divarının
əmələ gəlməsi

Somatoqamiya – iki somatik hğceyrənin qovuşması
(konyuqasiya) ilə gedən cinsi zoxalma

Steriqma – gözərində spor (konidi), tumurcuq əmələ gələn struktur

(zıxıntı)

K – strateq – zəif zoxalan və yayılan, lakin miqdarı nisbətən sabit qalan mikroorqanizmlər. Bu mikroblar zətin mənimsənilən substratları metabolizmə uğrada bilirlər.

L – strateq – qeyri əlverişli məhitə uyğunlaşıb, oradakı substratı mənimsəyən mikroorqanizmlər

R – strateq – yığsək şğrətlə zoxala bilən və yayıla bilən, lakin miqdarı tez – tez dəyişə bilən mikroorqanizmlər. Mğhitə substrat daxil olduqda aktiv zoxalır və substrat bitdikdə isə miqdarı azalır və yox ola bilir.

Sublimasiya – maddənin bərk haldan maye hala zevrilmədən qaz halına zevrilməsi

Sukkelent bitki – toxumasında zoxlu su toplaya bilən bitki

Suksessiya – fizioloji qrup mikroorqanizmlərin mğəyyən ekoloji məhitdə bir birini ardıcıl əvəz etməsi

T

Taksonomiya – orqanizmlərin qruplarının (taksonların) adlarını, sərhədlərini və əlaqələrini üyrənən elmi sahə

Takson – oxşar orqanizmlər qrupu

Teliospor və ya teleytospor – bazidiomisetli maya güpbələklərinin dikariotik toqqalı miseliumunda terminal və ya interkalyar olaraq əmələ gələn, izərisi lipidlə dolmuş qalın divarlı şğkunətdə olan hğceyrə (cinsi spor)

Telemorf – gübələklərdə cinsi zoxalma mərhələsi

Terminal böyümə – hifin uc hissəsinin hğceyrələrinin bülğnməsi hesabına gedən böyğmə

Tetrapolyar cütləşmə tipi – 4 allellərlə fərqlənən hğceyrələr (məsələn AB x ab)

Toqqa – dikariotik miseliumun hğceyrələri arasında əlaqə yaradan xğsusi struktur. Bu struktur vasitəsilə nğvə bir hğceyrədən digərinə kezə bilir.

Tumurcuq – maya gübələyi hğceyrəsi ğzərində zıxıntı şəklində əmələ gələn, ana hğceyrə ülzğsğnə qədər böyğyən və ondan ayrılan (sərbəstləşən) hğceyrə

Tumurcuqlu bölünmə – tumurcuq əmələ gələndən sonra ana həcyrədən arakəsmənin əmələ gəlməsi ilə ayrılması

Tumurcuqkonidi – ana həcyrənin gözündəki zıxıntının (steriqmanın) ucunda əmələ gələn tumurcuq

Tumurcuqbölünmə – həcyrənin ikiye bölünməsini xatırladan tumurcuqlanma (polyar tumurcuqlanma zamanı hər bir sonrakı tumurcuq əvvəlki tumurcuğun yerində əmələ gəlir. Bu zaman ana həcyrə ilə tumurcuq arasındakı boyuncuq zox geniş olur və həcyrənin ikiye bölünməsini xatırladır)

V

Valyutin – həcyrə vakuolunun daxilində olan polifosfat ehtiyat maddəsi

X

Xlamidospor və ya xlamidokonidium – qeyri – əlverişli mğhitdə vegetativ həcyrənin interkalyar və ya terminal olaraq qalın divarlı şgkunətdə olan həcyrəyə zevrilmiş forması

Xromatin – xromosomun DNT, RNT və zğlaldan ibarət olan hissəsi

Z

Ziqotik ask – ziqotdan əmələ gələn ask

Zimologiya – maya gübələklərini üyrənən elm (Latıncadan “ zimos” – maya gübələyi, “logos” – elm)

M Ü N D Ə R İ C A T

GİRİŞ.....	3
-------------------	----------

İFƏSİL. MAYA GÖBƏLƏYİ HÜCEYRƏSİNİN QURULUŞU VƏ KİMYƏVİ TƏRKİBİ.....5

1.1. Maya gübələklərinin morfolojiyası.....	5
1.2. Maya gübələyi hğceyrəsinin quruluşu	8
1.2.1.Kapsula.....	10
1.2.2. Hğceyrə divarı.....	12
1.2.3.Hğceyrə membranı.....	15
1.2.4.Nğvə.....	16
1.2.5.Mitoxondri.....	18
1.2.6. Endoplazmatik şəbəkə (və ya endoplazmatik retikulum)...	20
1.2.7.Holci aparatı və lizosomlar	21
1.2.8.Digər sitoplazmatik strukturlar.....	21
1.2.9. Sitoplazma.....	22
1.3.Maya gübələyi hğceyrəsinin kimyəvi tərkibi.....	24

II FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN SİSREMATİKAS.28

2.1.Maya gübələklərinin sistematikasına giriş.....	28
2.2. Maya gübələklərində nüv konsepsiyası.....	30
2.3. Maya gübələklərinin sistematikasında istifadə olunan kriteriyalar.....	32
2.4.Anamorf maya gübələklərin sistematikasının xğsusiyyətləri.....	34

III FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN TƏSNİFATI.....37

3.1.Askomisetli maya gübələkləri.....	37
3.2. Askomisetli affinitetin anamorf maya gübələkləri.....	77
3.3.Bazidiomisetli maya gübələkləri.....	85
3.4. Bazidiomisetli affinitetin anamorf cinsləri.....	103

IV FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN

İDENTİFİKASIYASI.....111

4.1. Maya gübələyi nüvənin standart təsviri üçün istifadə olunan əlamətlər.....	111
4.2. Vegetativ zoxalma prosesinin xarakteristikası.....	113
4.2.1. Vegetativ zoxalma şsulları.....	113
4.2.2. Xlamidosporların və ballistosporların əmələ gəlməsi.....	116
4.2.3. Bərk və maye qidalı mğhitlərdə inkişaf.....	117
4.3. Cinsi zoxalma prosesinin xarakteristikası.....	118
4.4. Fizioloji əlamətlər.....	121
4.5. Biokimyəvi və genetik əlamətlər.....	122
4. 6. Maya gübələyi nüvənin təsvirinin standart sxemi.....	124
4.7. Anamorf maya gübələklərinin identifikasiyasının xşsusiyyətləri.....	126

V FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN ÇOXALMASI.....129

5.1. Qeyri-cinsi zoxalma.....	129
5.1.1. Pseudomisetium.....	136
5.1.2. Dimorfizm və pleomorfizm.....	137
5.1.3. Əsl misetium.....	141
5.2. Cinsi zoxalma.....	141
5.2.1. Maya gübələklərində cinsi differensasiya.....	143
5.2.2. Askomisetli maya gübələklərində cinsi zoxalma.....	145
5.2.2.1. Haploid maya gübələklərində cinsi zoxalma.....	148
5.2.2.2. Diploid maya gübələklərində cinsi zoxalma.....	150
5.2.2.3. Haplo – diploid maya gübələklərində cinsi zoxalma....	151
5.2.3. Bazidiomisetli maya gübələklərində cinsi zoxalma.....	153
5.3. Maya gübələklərində hğceyrə sikli.....	157
5.3.1. Hğceyrə siklinin biokimyası.....	158
5.3.2. Hğceyrə siklinin genetikası və tənziimi.....	159

VI FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN EKOLOGIYASI161

6.1. Maya gübələklərinin təbiətdə yayılması.....	162
6.1.1. Bitkilər üzərində məskunlaşan maya gübələkləri.....	164
6.1.2. Torpaqda rast gəlinən maya gübələkləri.....	167

6.2. Maya gübələklərinin yayılmasının coğrafi qanunauygunluqları.....	171
6.3. Təbii ekosistemlərdə maya gübələklərinin funksiyası.....	175

VII FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN QIDALANMASI

VƏ METOBOLİZMİ.....	179
7.1. Maya gübələklərinin qida maddələrinə tələbatı.....	179
7.2. Maya gübələklərinin metobolizmi.....	179
7.2.1. Maya gübələklərində qıvcırma prosesi.....	180
7.2.2. Maya gübələklərində tənəffüs prosesi.....	182
7.3. Maya gübələklərinin inkişafını məhdudlaşdırı bilən amillər.....	183

VIII FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN KULTURALAR

KOLLEKSİYASINDA SAXLANMA METODLARI.....	188
8.1. Dövri əkilmə.....	188
8.2. Mineral yağ altında saxlanma.....	189
8.3. Kulturların liofilizə olunmuş şəkildə saxlanması.....	191
8.4. Kulturların digər saxlanma metodları.....	195
8.5. Maya gübələyi kulturlarının dəyişilmiş xassələrinin elektromaqnit sahəsinin təsiri ilə bərpaşının mümkünlüyü.....	198

IX FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN SƏNAYEDƏ

TƏTBİQİ.....	201
9.1. Spirtli qıvcırma türədən maya gübələklərinin məhsulları....	202
9.2. Maya gübələklərinin biotexnologiyada tətbiqi.....	210

X FƏSİL. İNSANDA XƏSTƏLİK TÖRƏDƏN MAYA GÖBƏLƏKLƏRİ.....

10.1. Kandidoz xəstəliyinin törədiciləri	213
10.2. Kriptokokkuz xəstəliyinin törədiciləri.....	214
10.3. Məxtəlif tipli dəri xəstəliklərinin törədiciləri.....	216

İSTİFADƏ EDİLMİŞ ƏDƏBİYYAT.....

TERMINLƏRİN İZAHLI LÜĞƏTİ	222
--	------------