

**AZƏRBAYCAN RESPUBLİKASI TƏHSİL NAZİRLİYİ
BAKİ DÖVLƏT UNİVERSİTETİ**

**A.Ş.İBRAHİMOV, Z.A.ABDULOVA,
L.N.MEHDİYEVA**

MİKOLOGİYA

(dərslik)

**Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirinin
24.06.2008-ci il tarixli 808 sayılı əmri ilə dərslik
kimi təsdiq edilmişdir.**

BAKİ - 2008

**AZƏRBAYCAN RESPUBLİKASI TƏHSİL NAZİRLİYİ
BAKİ DÖVLƏT UNİVERSİTETİ**

**A.Ş.İBRAHİMOV, Z.A.ABDULOVA,
L.N.MEHDİYEVA**

MİKOLOGİYA

(dərslik)

**Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirinin
24.06.2008-ci il tarixli 808 sayılı əmri ilə dərslik
kimi təsdiq edilmişdir.**

BAKİ - 2008

Elmi redaktor: b.e.d., prof. N.A.Qasimov

Rəyçilər: b.e.d., prof. E.M.Qurbanov
b.e.d., prof. R.A.Abuşov

A.Ş.İbrahimov, Z.A.Abdulova, L.N.Mehdiyeva. Mikologiya. Dərslik. B.: «Bakı Universiteti» nəşriyyatı, 2008, 324 səh.

Azərbaycan dilində ilk dəfə yazılan bu dərslikdə, göbələklərin fiziologiyasının ən mühüm problemlərinə aid müasir məlumatlar verilmişdir.

Dərslikdə, göbələklərin hüceyrəvi quruluşu, qidalanmaları, metabolizmi, su rejimi, böyüməsi, inkişafı, hərəkətləri və çoxalmaları barəsində ayrıca fəsillər vardır.

Dərslik, məzmununa görə, nəinki universitetlərin bakalavr və magistratura şöbələrinin tələbələri üçün, həm də mikologiya sahəsində çalışan mütəxəssislər üçün də faydalıdır.

$$I \frac{1906000000 - 12}{M - 658(07) - 018} - 018 - 2008$$

© «Bakı Universiteti» nəşriyyatı, 2008

G İ R İ Ş

Son illər ərzində göbələklərə münasibət kökündən dəyişmişdir. Belə ki, canlılar aləmində onların yeri artıq müəyyən edilmişdir. Lakin göbələklərin təsnifatı, sayı, ayrı-ayrı qrupların yeri məsələsi mübahisəli qalır.

Göbələklər canlıların böyük qrupu olub, 100000-dən 250000-ə qədər nümayəndəni cəmləyir. Bir qrup mikoloqlar hesab edirlər ki, bu gün göbələklərin sayı 1,5 milyonu keçmişdir. Bu mikoloqlar onu əsas götürürlər ki, bu gün dəniz və okeandakı yosunlar və su bitkiləri, su heyvanları, göbələk və digər orqanizmlər üzərindəki göbələklərin sayı və növü öyrənilməmişdir. Göbələklərin insan həyatında rolu böyükdür. Onlar bitkilərdə və heyvanlarda bir çox xoşagəlməz xəstəliklər törədirlər. Onlar habelə sənaye məhsullarını, ərzaq məhsullarını, optik cihazları və kitabları xarab edib yararsız hala salırlar. Bütün bunlarla yanaşı, göbələklər insan üçün bir çox bioloji aktiv maddələrin sintezində yaxından iştirak edirlər. Göbələklərin ən böyük rolu tibb aləmindədir. Bunlarla bərabər göbələklər fizioloqların, genetiklərin, biofiziklərin və nəhayət, mikoloqların tədqiqat obyektidir.

Bu kitabda ən son məlumatlar verilməklə, göbələklərin canlılar aləmində yeri verilir. Bu dərs vəsaitində göbələklərin müasir təsnifatı, quruluşu, fiziologiyası, biokimyası, çoxalmaları, ekologiyası, onların insan həyatında və təbiətdəki rolu geniş şərh olunur. Bu şərhlər Z.V.Qaribova və N.P.Çerepanova (2005) tərəfindən verilir. Dərs vəsaitində göbələklərin müasir təsnifatına dünya mikoloqlarının baxışı verilir. Dünya mikoloqlarının ən görkəmli nümayəndəsi sayılan alman mikoloqu

E.Müller və V.Zefflerin verdiyi təsnifat bütün dünya mikoloqları tərəfindən qəbul edilmişdir (1995). Bu kitabda göbələyə bənzər protistlərin və əsil göbələklərin quruluşu, canlılar aləmində onların yeri ətraflı şərh edilir. Həmçinin 2008-ci ilə kimi dünya mikoloqlarının ən son nailiyyətləri öyrənilmiş və onlardan lazımınca istifadə edilmişdir (Dyakov Y.T., 2008).

Dərs vəsaiti bu sahədə ixtisaslaşan gənc bioloq-alimlər və tələbələr üçün, habelə pedaqoji, tibb və kənd təsərrüfatı universitetlərinin müəllim və tələbələri üçün nəzərdə tutulub.

Göbələklərin fiziologiyası, onun predmeti və problemləri

Canlı orqanizmlərin ənənəvi bölgüsü zamanı göbələkləri adətən bitkilər aləminə aid edirdilər. Bunun əsas səbəbi, bitkilərdə olduğu kimi, göbələklərdə də qida maddələrinin məhlullardan (mühitdən) bütün səthi ilə absorbsiya olunması, yaxşı formalaşmış hüceyrə qılaflı (divarı), vegetativ vəziyyətdə hərəkətsizlik və s. olmuşdur. Lakin bitkilərdən fərqli olaraq göbələklər heterotrof qidalanmağa qabildir və bu xüsusiyyət onlarda maddələr mübadiləsinin xarakterində də özünü göstərir. Belə ki, metabolik proseslərdə sidik cövhərinin əmələ gəlməsi, ehtiyat qida maddəsi kimi nişasta deyil, qlikogenin toplanması, həmçinin də, xitin maddəsinin olması göbələklərin heyvanat aləminə oxşarlığını sübut edən dəlillərdəndir.

Beləliklə də, bir sıra fizioloji və biokimyəvi xüsusiyyətlərinə görə göbələklərin həm bitkilərlə, həm də heyvanat aləminə oxşarlığı vardır. Bunları nəzərə alaraq hazırda göbələkləri müstəqil aləm kimi eukariot orqanizmlərə aid edirlər. Göbələkləri, bitki və heyvanlardan əsaslı şəkildə fərqləndirən cəhətlər də, mövcuddur. Bunlara: əsasən sporlarla çoxalma, qeyri-məhdud böyümə, özlərinə xas olan sitoxrom «C», sürətlə böyümə, səthin həcmə olan nisbətinin çox böyük olması və s. aiddir.

Hazırda mövcud məlumatlara görə göbələklərin 120.000-dən çox növü məlumdur. Göbələk orqanizmində maddələr mübadiləsindəki spesifikliyin müəyyən edilməsi, həmçinin də, bu orqanizmlərdən praktiki məqsədlər üçün istifadənin effektivliyi, onların fiziologiyasının daha ətraflı öyrənilməsi ilə bilavasitə bağlıdır. Məlumdur ki, fiziologiya, sözün geniş mənasında «orqanizmlərin həyat fəaliyyətinin qanunauyğunluqları haqqında elmdir». Həyat fəaliyyəti anlayışı isə, canlı ilə onun mövcud olduğu mühit arasında spesifik münasibətlərin məcmuunu nəzərdə tutur. Belə bioloji münasibətlər çoxlu sayda

fizioloji funksiyalarla müəyyən edilir.

Göbələklərin fizioloji xassələrinin, xüsusilə də, qidalanmalarına aid nəticələrin, XIX əsrin ikinci yarısından başla-yaraq (L.Pasterin və başqalarının işləri) toplanmasına baxmayaraq, onların müasir fiziologiyası, əsas etibarilə, XX əsrin ikinci yarısından daha sürətlə inkişafa başlamışdır. Bunun başlıca səbəbi, hər şeydən əvvəl, biotexnoloji sənayenin inkişafı, həmçinin də göbələk xəstəliklərinin daha ətraflı öyrənilməsinə olan zərurətdən irəli gəlir. Belə ki, göbələklərdən istifadə etməklə, üzvi turşuların biosintezi, vitamin və digər preparatların alınması, bəzi ərzaq məhsullarının hazırlanması, antibiotiklərin istehsalı və s. üzrə güclü sənaye sahələrinin yaradılması üçün əlverişli imkan yarandı. Bütün bu problemlərin uğurlu həlli, göbələklərin fiziologiyasının dərinlən öyrənilməsinə tələb edir. Digər tərəfdən, fizioloji, biokimyəvi, genetik və seleksiya sahəsindəki tədqiqatlar, göbələklərdə maddələr mübadiləsinin arzu olunan istiqamətə yönəltməyə də imkan verir ki, bunun da sayəsində daha məhsuldar növlər yaratmaq mümkün olur.

Beləliklə, göbələklərin fiziologiyası, elmi biliklərin çox geniş sahəsini əhatə edir. Göbələklərin fiziologiyasında ən mühüm problem bu orqanizmlərdə maddələr mübadiləsinin ətraflı öyrənilməsidir. Göbələklərin böyüməsi və inkişafı, qidalanması, çoxalması, su rejimi və s. qarşıya qoyulan problemlərdəndir. Artıq indi göbələklərin fiziologiyasını, digər bioloji fənnlər sırasına qaldırmağın vaxtı çatmışdır.

Beləliklə də, mikologiyanın morfoloji, ekoloji və fizioloji aspektlərinin qarşılıqlı əlaqə prinsipi təcrübi işlər üçün də böyük əhəmiyyət kəsb edir.

I FƏSİL

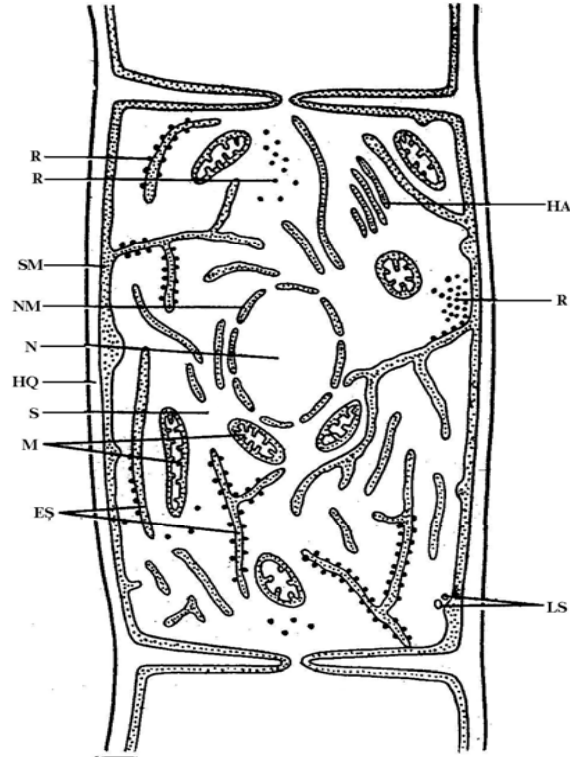
GÖBƏLƏKLƏRİN HÜCEYRƏVİ QURULUŞU VƏ YÜKSƏKMOLEKULLU KOMPONENTLƏRİ

1.1. Göbələk hüceyrəsinin quruluşu və funksiyası

Göbələk hüceyrələri çox müxtəlif görkəmdə olmalarına baxmayaraq, əsas quruluşları, xüsusilə də, hüceyrə orqanoidləri səviyyəsində bir-birlərinə çox oxşardır (şəkil 1). Bu xüsusiyyət, nəinki göbələklər, həm də eukariotların əksəriyyəti üçün də səciyyəvidir. Bununla belə, hüceyrələrin təşkilində ayrı-ayrı göbələk taksonları arasında müəyyən fərqlər də aşkar olunur. Əksər göbələklərin hüceyrələri qalınlığı adətən 0,2 mkm-ə qədər olan və yaxşı görünən qılafa (hüceyrə divarına) malikdir. Hüceyrə quruluşunun öyrənilməsinə onun qılafından başlamaqın əsas səbəblərindən biri də, onun ilk «hüceyrə» quruluşu kimi hələ 1665-ci ildə R.Huk tərəfindən aşkar edilməsi və hazırda ən çox öyrənilmiş sitoloji obyekt olmasıdır. Qılaf özü bir neçə təbəqədən ibarətdir. Onun xarici (birinci) təbəqəsi amorf xassəyə malikdir, daxili təbəqələri isə müəyyən qaydada səmtlənmiş və matriksin içərisində yerləşmiş mikrofibrillərdən təşkil olunmuşdur. Bəzən göbələk hüceyrəsinin qılafı daha mürəkkəb quruluşda olur. Belə ki, neyrosporlarda – (Neurospora), qılaf yaxşı diferensasiya etmiş dörd təbəqədən ibarətdir.

Onu da qeyd etmək lazımdır ki, hüceyrənin böyümə və inkişafı zamanı qılaf həmişə genişlənir və dəyişikliyə uğrayır. Qılaf mahiyyətə ekskretor orqanoid olub, paraplazmaya aiddir, lakin özündə ferment və digər bioloji aktivliyə malik olan maddələri də saxlaya bilir. Odur ki, şəraitdən asılı olaraq, qılaf yenidən maddələr mübadiləsində iştirak etməyə qabildir. Qonşu hüceyrələrin, həmçinin də, hüceyrədaxili turqor təzyiqinin (hidrostatik təzyiq) təsiri altında qılaf göbələk hüceyrəsinə

konkret forma verir və onun quruluşca sabitliyini və müstəqilliyini müəyyən edir.



Şəkil 1. Göbələk hüceyrəsinin quruluş sxemi:

R – ribosomlar; HA - holci aparatı; LS - lomasomlar; SM – si-toplazmatik membran; NM - nüvə membranı; N – nüvə; HQ – hü-ceyrə qılağı; S – sitoplazma; M – mitoxondrilər; EŞ - endo-plazmatik şəbəkə.

Göbələk hüceyrəsi qılafının 80 – 90%-ə qədəri zülal və lipidlərlə birləşmiş polisaxaridlərdən ibarətdir. Bundan başqa,

qılafın tərkibinə polifosfatlar, pıqmentlər (məsələn, melaninlər) və digər maddələr də daxil olur. Qılafın təbəqələrindəki mikrofibrilyar komponentlər kimyəvi tərkibinə görə sellüloza və ya xitindən təşkil olunur. Maya göbələklərinin çoxunda qılafın mikrofibrilləri sellülozadan fərqli olaraq, qlükan və mannandan ibarət olur. Qılafın amorf matriksi isə əsas etibarilə qlükanlardan əmələ gəlir.

Qılafın polisaxarid tərkibi, göbələklərin iri taksonomik qruplarının nümayəndələri üçün səciyyəvidir (cədvəl 1).

Cədvəl 1

Qılafın polisaxarid tərkibi və onun göbələklərdə yayılması

Polisaxaridlər (əsas komponentlər)	Əlavə mühüm monomerlər	Taksonlar
Sellüloza – qlükan Sellüloza – xitin Xitin - xitozan	Fukoza, qlükozamin qlükuron turşusu	Oomisetlər Hifoxitriomisetlər Mucorales (Ziqomisetlər)
Xitin - qlükan Qlükan-mannan	Qalaktoza, qalaktozamin fukoza	Xitridiomisetlər, Entomophthorales (Ziqomisetlər), Askomisetlər
Xitin– qlükan Xitin - Mannan	Ksiloza Fukoza	Bazidiomisetlər, Endomisetlər Sporobolomycetaceae

1-ci cədvəldən görüldüyü kimi, Oomisetlərdə qılafın əsas komponentləri – sellüloza-qlükan; Hifoxitriomisetlərdə – sellüloza və xitin; ziqomisetlərdə – xitin və xitozan; xitridiomisetlərdə – xitin və qlükan; Bazidiomisetlərdə və digərlərində isə xitin və qlükan olur.

Həm ali, həm də ibtidai göbələklərin çoxunda qılaf bəzən kutinləşir. Qılafda liqnin və suberinin olması faktı hələlik tam aydınlaşdırılmamışdır. Maraqlıdır ki, hif əmələ gətirməyən miksomisetlərdə qılaf yalnız sükunət və reproduktiv mərhələlərdə əmələ gəlir.

Ümumiyyətlə, hüceyrə qılaflı, hüceyrədaxili hidrostatik (turqor) təzyiqinə tab gətirməklə hüceyrəni osmotik qüvvələrin təsiri ilə dağılmaqdan qoruyur. Hüceyrə qılaflı, bir tərəfdən yüksək dərəcədə möhkəmliyə, digər tərəfdən isə böyümə qabiliyyətinə (ilk mərhələlərdə) malik olmalıdır. Hər iki şərtin ödənilməsi ona görə mümkündür ki, hüceyrə qılaflı, stabil elastik komponent – mikrofibrillərdən və plastik komponent – amorf matriksdən təşkil olunmuşdur. Hüceyrənin böyüməsi ilə əlaqədar olaraq, mikrofibrillərin sayı çoxalır ki, bunun da nəticəsində hüceyrə plastikliyini və böyümə qabiliyyətini itirir. Bu zaman hüceyrə qılaflının elastikliyi artır. Beləliklə də, qılaflı şişmiş (gərilmiş) vəziyyətdə olduğundan, onun suya və onda həll olmuş maddələrə qarşı müqaviməti azalır və başqa sözlə, qılaflı onlar üçün keçirici rol oynayır.

Hüceyrənin ən mühüm elementlərindən biri də protoplazmadır. Göbələk hüceyrəsinin protoplazması özünün quruluşu və funksiyasına görə digər orqanizmlərdəkindən bir o qədər də fərqlənir.

Aparılan tədqiqatlarla müəyyənləşdirildi ki, protoplazma çox mürəkkəb sistemdir. O, müxtəlif zülallardan, nuklein turşularından, yağlardan, karbohidratlardan, sudan və bir çox kiçikmolekullu üzvü birləşmələrdən və mineral duzlardan təşkil olunmuşdur.

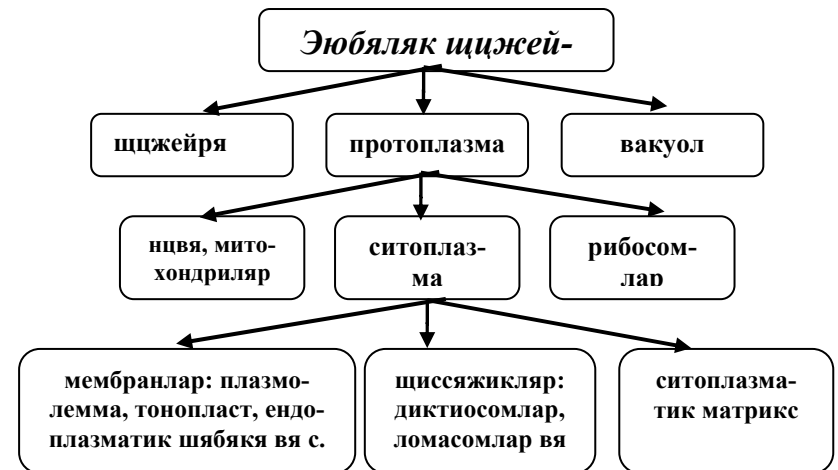
Protoplazmanın kimyəvi tərkibinin, quruluş və funksiyasının öyrənilməsi əsasında, onun aşağıdakı əlamətləri müəyyən edilmişdir:

1. Kimyəvi əlamət – sulu-duzlu mühitlə sıx əlaqə şəraitində fəaliyyət göstərə bilən spesifik liponukleoproteid kompleksi;
2. Fiziki əlamət – həm hüceyrənin özünü, həm də onun ayrı-ayrı elementlərinin mürəkkəb tərtibatını yaradan polimer törəmələrinin spesifik xarakteri;
3. Bioloji əlamət – hüceyrə sistemində iki tip proseslərin – assimilyasiya və dissimilyasiyanın vəhdəti və fasiləsiz gedişi.

Beləliklə, müasir təsəvvürlərə görə protoplazma dedikdə

«molekuldan böyük olan, müxtəlif quruluş elementləri əmələ gətirən və fasiləsiz yeniləşmə istiqamətində duzlu məhlullarla sıx əlaqə şəraitində fəaliyyət göstərən olduqca mürəkkəb liponukleoproteid kompleksi» başa düşülür. Bu tərifdə göründüyü kimi, protoplazmanın kimyəvi, fiziki və bioloji əlamətləri birləşdirilmişdir.

Protoplazmanın quruluş elementlərinin təsnifatı aşağıda sxem formasında göstərilmişdir.



Bu təsnifat qəbul olunmuş təsnifatdan bir qədər fərqlənir. Belə ki, əvvəlki təsnifata görə, hüceyrə nüvəsindən başqa, hüceyrənin bütün komponentləri sitoplazma adı altında birləşdirilmiş, mitoxondrilər isə sitoplazmanın orqanoidləri kimi nəzərdə tutulmuşdur. Lakin bu quruluş elementlərinin də nüvə kimi, xüsusi genetik aparatı və plazması (matriksi) olduğundan, onları sitoplazmadan fərqləndirmək mümkündür.

Protoplazmanın quruluş baxımından mürəkkəb təşkilinin öyrənilməsi, yalnız onun quruluş elementlərinin funksiyası ilə sıx əlaqə şəraitində mümkündür. Nəzərə almaq lazımdır ki, submikroskopik səviyyədə quruluşla funksiya arasında hədd

silinir.

Göbək hüceyrəsinin ən mühüm quruluş elementlərindən biri nüvədir. Nüvə aşağıdakı əsas funksiyaları yerinə yetirir: 1) genetik informasiyanın saxlanması; 2) informasiyanın hüceyrədən hüceyrəyə ötürülməsi; 3) informasiya RNT-nin sintezi vasitəsilə informasiyanın sitoplazmaya verilməsi.

Nüvənin əsas komponenti xromosomlardır. Göbək hüceyrələrinin nüvəsində onların sayı həmişə bir neçə olur (bakteriya hüceyrələrində isə xromosom yalnız birdir). Nüvədə, həmçinin nüvə şirəsi – nukleoplazma da vardır və adətən bir ədəd nüvəciyə rast gəlinir. Nüvə, çox məsaməli və ikiqat membranla əhatə olunmuşdur. Nüvə membranlarında həm məsamələrin sayı çox olur, həm də onların diametri kifayət qədər böyükdür. Özünün elektron-optiki xüsusiyyətinə görə homogen olan nüvə plazması (nukleoplazma və ya kariolimfa), sitoplazmatik matriksə oxşayır, lakin ondan sıxlığının böyüklüyünə və daha güclü işıqsındırma qabiliyyətinə görə fərqlənir.

Nüvənin daxilində nüvəcik yerləşir. Nüvəcik, yüksək dərəcədə sıxlığa malik olan törəmədir. Bu da onun tərkibində suyun az olduğunu göstərir. Nüvəcik zülalın sintezində və ribosomların əmələ gəlməsində də mühüm rol oynayır.

Hüceyrə protoplazmasının mühüm quruluş elementlərindən biri də mitoxondrilərdir. Mitoxondrilərin də ikiqat membranı vardır: xarici və daxili. Daxili membranın quruluşu və xassələri, xaricikindən fərqlənir. Belə ki, daxili membran borucuq və ya kristlər şəklində çıxıntılar əmələ gətirir. Özünün parametrlərinə görə xarici və daxili membranlar, elementar membrana müvafiq gəlir (qalınlığı 7 – 8 nm). Xarici membran tək quruluşuna görə yox, funksiyasına, əsasən də daxili membrana oxşamır. Belə ki, xarici membran bir sıra maddələr üçün yaxşı keçirici olduğu halda, həmin maddələr daxili membrandan ya heç keçmir, ya da fəal mexanizm vasitəsilə keçir. Mitoxondrilərdə tənəffüs dövrəsinin ferment sistemləri,

oksidləşdirici – fosforlaşma və Krebs tsikli (limonturşusu tsikli) komponentləri yerləşmişdir. Mitoxondrilər özlərinə xas olan DNT-yə malikdirlər (həlqəvi xromosom şəklində) və avtonom olaraq çoxala bilirlər. Oomisetlərdə və hifoxitriomisetlərdə mitoxondrilərin daxili quruluşu (kristlər) boruşəkilli (tubulyar), qalan tip göbəkələrdə isə lövhəşəkilli (lamellyar) formadadır.

Göbək hüceyrəsinin plazması – sitoplazma mürəkkəb törəmə olub, sitoplazmatik matriksdən, hissəciklərdən və membran quruluşundan ibarətdir. Sitoplazmatik matriks, elektron-optiki homogen sistem olub, sitoplazmanın əsasını təşkil edir. İlk baxışda, matriksə zülalların kolloid məhlulları kimi baxmaq olar. Qlobulyar zülallar, sitoplazmada gedən mühüm metabolik prosesləri kataliz edir (məsələn, qlikolizi) sitoplazmatik matriks hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir. Belə hərəkətə protoplazmanın bütün quruluş komponentləri də cəlb olunur.

Lakin hərəkət yalnız endoplazmaya xasdır (3 mm/dəq.), sitoplazmanın ən kənar nazik təbəqəsi – ektoplazması hərəkət etmir.

Hüceyrənin plazması və vakuolu arasında membran – tonoplast yerləşir. Tonoplastla, plazmalemma (xarici membran) arasında isə endoplazmatik şəbəkə adlanan törəmə vardır. Göbək hiflərinin böyümə zonasında endoplazmatik şəbəkə çoxlu sayda diktiosomlar əmələ gətirir ki, bunların da məcmuu Holci aparatı adlanır. Lakin göbəkələrin heç də hamısında diktiosomlar yaxşı görünür. Göbəkələrin əksəriyyətində diktiosomlar pəncəşəkilli, zigomisetlərdə isə düzgün olmayan həlqə formasındadır. Holci aparatı təxminən 3-12 diskdən – Holci çənlərindən (sisternlər) əmələ gəlmişdir. Bu çənlər yan tərəflərdən çoxlu miqdarda qabarcıqlarla əhatə olunur. Çənlər diktiosomun ancaq sekresiya hasil edən tərəfində yaranır və qabarcıqlar əmələ gəldikcə, onlar itir. Diktiosomun digər tərəfində (regenerativ) yeni çənlər yaranır. Diktiosomların

funksiyası, şirə sintez və ifraz etməkdən ibarətdir.

Endoplazmatik şəbəkə (retikulum) qalınlığı təxminən 8 nm ($80\text{\AA}$) olan elementar membrandan təşkil olunmuşdur. Elementar membranın tərkibi əsas etibarilə zülallar, lipidlər və s.-dən ibarətdir. Hüceyrələrdə ribosomlar endoplazmatik şəbəkəyə birləşərək «girintili–çıxıntılı» quruluş əmələ gətirir. Ribosomlar olmayan şəbəkə isə hamar vəziyyətdədir. Mahiyyəti etibarilə endoplazmatik şəbəkə hüceyrə daxilində maddələrin nəqlində iştirak etməklə, həm də sitoplazmanın bütün həcmiə əhatə edir.

Holci qabarcıqları hüceyrənin yenidən əmələ gəlmiş sərhədinə toplanır və bir-birilə qarşılaşaraq, hüceyrə qılıfının ilk (rüşeym) quruluşunu yaradır, qabarcıqların daxilindəki kütlə isə, hüceyrə qılıfının ilk quruluşu üçün başlanğıc material hesab olunur. Qabarcıqların membranı, endoplazmatik şəbəkənin müəyyən sahəsi ilə birlikdə plazmolemmaya çevrilir.

Sitoplazmatik hissəciklərə, diametri təxminən 18 – 30 nm olan mikroböhrucülər də aiddir. Adətən onlar, hüceyrə qılıfına paralel halda ekto plazmada plazmolemmadan təxminən 10nm məsafədə yerləşir. Hər bir mikroböhrucüdə, mərkəzi ox ətrafında spiralvarı düzülən 13 fibrilyar tel vardır.

Qamçı lifləri bütöv hüceyrəni, vətər sapları isə nüvənin bölünməsi zamanı xromosomları hərəkətə gətirir. Ümumiyyətlə, güman edilir ki, mikroböhrucülər müxtəlif cür istiqamətlənmiş hərəkətlərin yerinə yetirilməsinə kömək edir.

Göbələklərin sitoplazmatik membranı – plazmolemma ilə onların qılıfı arasında çoxsaylı qabarcıqlar şəklində törəmələr – lomasomlar aşkar edilir. Bu quruluşlar plazmolemmanın törəmələri hesab olunurlar.

Digər orqanizmlərdəki kimi, göbələklərdə də ribosomlar, zülalların sintezini həyata keçirən orqanoiddir. Onların ölçüləri 20 – 80 nm-ə çatır və yalnız elektron mikroskopunda görünür. Ribosomların əsas komponenti olan RNT, nüvədəki DNT üzərində əmələ gəlir (transkripsiya) və zülallarla birlikdə

nüvəcikdə toplanır. Ribosomların bir hissəsi sitoplazmada qarmaqarışıq halda, əksəriyyəti isə endoplazmatik şəbəkənin membranlarına, mitoxondrilərə və digər orqanoid və hissəciklərə birləşmiş halda yerləşir. Prokariot və eukariot hüceyrələrin ribosomları, nəinki yalnız sedimentasiya (çökmə) xassələri ilə, həm də səth zülallarının quruluşu və onların inhibitorlara münasibətinə görə də fərqlənilir.

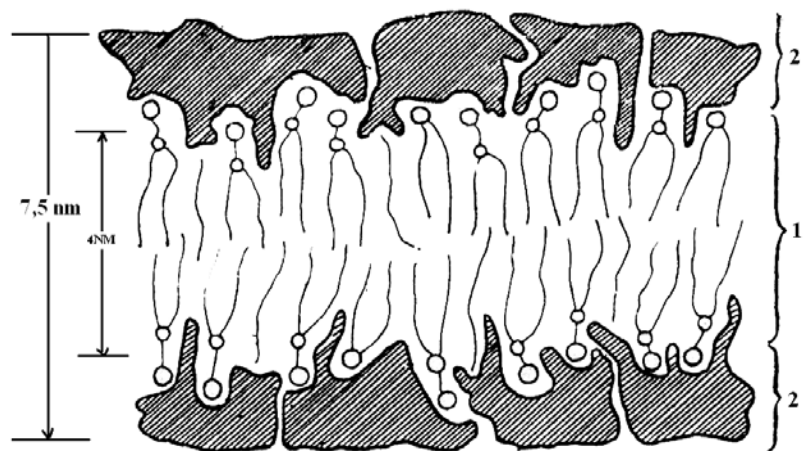
Hüceyrənin ən ümumi submikroskopik quruluş elementi membran hesab olunur. Membran molekulyar səviyyə ilə, molekuldan böyük səviyyə arasında keçid mərhələsini təşkil edir. Hüceyrə membranlarında əsas metabolik tsikllər: tənəffüs, oksidləşdirici fosforlaşma, nuklein turşularının, zülalların, yağ turşularının, steroidlərin, polisaxaridlərin və s.-nin biosintezi gedir.

Protoplazmanın quruluşsuz hissəsi katalitik funksiya daşıyır, ancaq qanın plazması kimi, əsas etibarilə bufer rolunu oynayır. Son zamanlar müəyyən edilmişdir ki, qlikoliz prosesi də məhz membranla əlaqədardır. Beləliklə də, membranlar hüceyrə üçün nəinki təkcə arakəsmə rolunu oynayır, onlar həm də, maddələr mübadiləsinin getməsi üçün başlıca mərkəz hesab olunur. Nəhayət, membran autoreproduksiya funksiyasına da malikdir. İrsi məlumatların verilməsi zamanı, matriks üzərində nuklein turşularının funksiyası ilə əlaqədar sintetik proseslər də membranda həyata keçirilir. Buradan aydın olur ki, membran, bioloji quruluşun ən sadə formasıdır və burada metabolizmin katalitik prosesləri ilə biosintez və reproduksiya prosesləri müəyyən bir vəhdət təşkil edir. Bu nöqteyi-nəzərdən membran hüceyrədə çox mühüm integrativ (ümumiləşdirici) rol oynayır. Membranın integrativ funksiyası, aşağıdakı sistemlərlə əlaqədardır: 1) enerjinin yarandığı; 2) nəqliyyat; 3) autoreproduksiya.

Təcrid olunmuş orqanoidlər üzərində müşahidələr göstərir ki, hər üç sistem arasında sıx əlaqə və qarşılıqlı təsir mövcuddur. Belə ki, sistemlərdən birinin fəallığı digərlərindən asılıdır.

Hüceyrədə kompartmentləşmə üçün membranın əhəmiyyəti xüsusilə böyükdür. Membranlara: hüceyrəni xarici mühitlə məhdudlaşdıran plazmolemma, vakuolu məhdudlaşdıran tonoplastı, nüvənin, mitoxondrilərin, hissəciklərin membranlarını və sitoplazmadaxili membranı – endoplazmatik şəbəkəni aid edirlər.

Membranlar, zülallar və lipidlərdən təşkil olunmuşdur. Elektron mikroskopunda bütün membranlar üçtəbəqəli törəmə kimi görünür: iki tünd hidrofil təbəqə arasında açıq rəngli təbəqə yerləşir. Bu cür «elementar membranın» ümumi qalınlığı 6 – 10 nm-ə bərabərdir (şəkil 2).



Şəkil 2. Elementar membranın quruluş modeli:
1 - lipid təbəqə; 2 - zülal təbəqələr.

Elementar membranın mühüm quruluş komponentlərindən biri də lipidlərdir. Lipid molekulunda hidrofob (karbohidrogen qalığı) və hidrofil hissələr vardır. Membranda lipidlərin əmələ gətirdiyi bimolekulyar təbəqənin daxili tərəfi molekulun hidrofob hissələrindən təşkil olunur. Lipid molekulunun xaricə doğru

çevrilən hidrofil hissəsi zülal molekulları ilə birləşərək membranın kənar təbəqələrini əmələ gətirir. Elementar membranlar yarımkeçirici xassəyə malikdir. Membranın xüsusiyyətlərindən biri də, qırıldığı yerdə yenidən qapanmasıdır. Əgər hüceyrədə bir neçə vakuol varsa, onlardan hər biri tonoplastla protoplazmadan məhdudlana bilər. Plazmalemma və tonoplast keçiriciliklərinə görə fərqlənir. Bu da onların quruluşları arasındakı müxtəlifliklə əlaqədardır.

1.2. Protoplazmanın fiziki xassələri

Protoplazmanın fiziki xassələri, onun quruluşu və kolloidal-kimyəvi xüsusiyyətləri ilə sıx əlaqədardır. Protoplazmanı mayelərə yaxınlaşdıran onun axıcılığı və çox da yüksək olmayan özlülüyüdür. Özlülük, mayelərə (qazlara) xas olub, bir qrup hissəciklərin digərlərinə nisbətən yerdə-yişməsinə mane olan müqavimət qüvvəsinə deyilir. Beləliklə də, özlülük molekullararası gərilmə qüvvəsi kimi, axıcılığın tamamilə əksinədir. Özlülük vahidi puazadır.

$$1 \text{ puaza} = 1 \text{ q. sm}^{-1} \text{ san}^{-1}$$

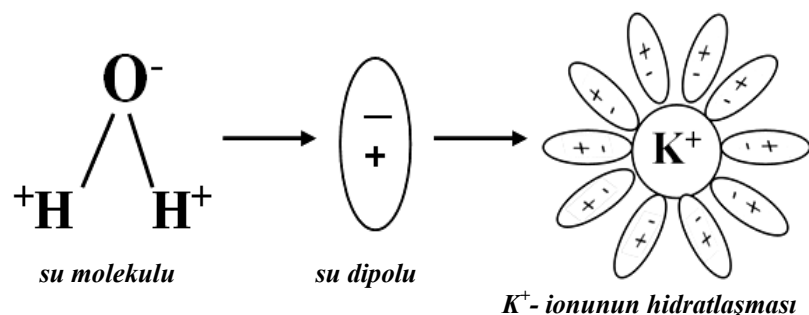
$$1 \text{ santipuaza} = 10^{-2} \text{ puaza}$$

Özlülük, protoplazmanın funksional və patoloji halının ən mühüm fiziki-kimyəvi göstəricilərindən biridir.

Protoplazma yüksək dərəcədə elastikliyə də malikdir. Adı mayelərdən fərqli olaraq protoplazmada quruluş özlülüyü müşahidə olunur. Quruluş özlülüyü, protoplazmadakı komponentlərin qarşılıqlı səmtlənməsini və həmçinin protoplazma daxilində müəyyən quruluşun (kompartmentləşmənin) olmasını göstərir.

Quruluş özlülüyü, protoplazmanın sabit xassəsi deyil, hüceyrənin qocalması zamanı o, artır. Protoplazmanın quruluş özlülüyünə fiziki-kimyəvi amillər (temperatur, pH və s.) güclü təsir edir. Protoplazmanın mühüm xassələrindən olan özlülük

bilavasitə hidratlaşmadan asılıdır. Hidratlaşma hadisəsi – suyun müxtəlif ionlara, molekullara kolloid mitsellərinə birləşməsi isə onun polyarlığı ilə əlaqədardır. Polyarlıq su molekulunda hidrogen və oksigenin elektronlarının simmetrik yerləşməməsi, bununla da müsbət və mənfi yüklərin qeyri-bərabər paylanması hesabına meydana çıxır. Bunu aşağıdakı kimi göstərmək olar.



Belə qeyri-bərabər paylanma sayəsində su molekulu dipol əmələ gətirir.

Kolloid mitsellər, nəinki təkcə su molekulunun, onların kənar tərəflərində yerləşən hidrofilyar qruplara birləşməsi yolu ilə hidratlaşa bilər («mitselyar hidratlaşma»). Bundan başqa, onlar su molekulunun mitsellərin daxilindəki fəal, hidrofilyar radikal-larla da birləşməsindən hidratlaşsınlar. Belə birləşməyə «permutoid» hidratlaşma deyilir.

Hüceyrədə zülallar ən yüksək hidratlaşma qabiliyyətinə malikdir. Zülal molekulaları suyu udduqda şişir. Suyun zülallar tərəfindən udulması prosesinə kationlar, anionlar, pH və s. böyük təsir edir. Belə təsir, ilk növbədə, suyun dielektrik sabitinin dəyişməsi ilə əlaqədardır. Elektrolitlər, polyar radikal-ların pol-yarizasiyasına təsir etdiyindən, həmin radikal-ların su dipolu ilə qarşılıqlı əlaqəsi də dəyişir.

Məlumdur ki, zülallar suda həqiqi məhlullar əmələ gətirmirlər, onlar ancaq kolloid vəziyyətdə olur. Kolloid

məhlullar özləri də iki qrupa bölünür: a) liofob; b) liofil. Əgər dispers mühiti sudan ibarətdirsə, bu halda müvafiq olaraq «hidrofob» və «hidrofil» terminləri işlədilir. Liofob (hidrofob) kolloid məhlullarda, dispers mühitin və dispers fazanın hissəcikləri bir-birini itələdikləri halda, liofil (hidrofil) sistemlərdə onlar bir-birini cəzb edir. Bundan başqa, liofil kolloidlər hidratlaşma sayəsində daha da sabitləşir.

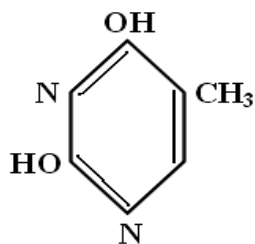
1.3. Hüceyrənin yüksəkmolekullu komponentləri

Hazırda hüceyrə fiziologiyasının tədqiqində ən mühüm məsələlərdən biri də, hüceyrə quruluşunun molekulyar səviyyədə öyrənilməsidir. Protoplazmanın tərkibində təxminən 75 – 85% su, 10 – 20% zülal, 2 – 3% lipid, 1% karbohidrat, 1% duz və başqa maddələr olur. Beləliklə də, hüceyrə kütləsinin çoxunun su olmasına baxmayaraq, protoplazmanın əsas xassələrini nuklein turşuları, zülallar, lipidlər və karbohidratlar (polisaxaridlər) kimi ən mühüm yüksəkmolekullu birləşmələr müəyyən edir.

Nuklein turşuları – yüksəkmolekullu mürəkkəb birləşmələr olub, tərkibcə fosfor turşusunun qalıqından, karbohidratlardan və həmçinin də purin və pirimidin əsaslarından ibarətdir. Funksional baxımdan nuklein turşuları iki cürdür: dezoksikuklein turşusu (DNT) və ribonuklein turşusu (RNT). Bu turşular, bir-birindən karbohidrat tiplərinə, pirimidin və purin əsasları zəncirindəki yan qrupların tiplərinə, habelə növbələşməsi xarakterinə görə fərqlənirlər. Bunlardan DNT xromosomlarda və mitoxondrilərdə rast gəlinir halda, RNT isə göbələk hüceyrəsinin mühüm quruluş komponentlərində (nüvə, mitoxondrilər, sitoplazma və s.) olur. Nuklein turşularının hər ikisi makromolekulyar birləşmələrə aiddir və kimyəvi tərkibinə görə polinukleotidlərdir. Bütövlükdə polinukleotidlər, təkrar olunan mononukleotidlərdən təşkil olunmuşdur, onlar isə

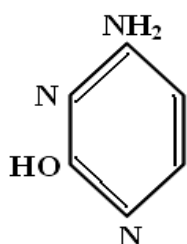
nukleozidlərin fosforlu efrirləridir. Nukleozidlər pirimidin və ya purin əsaslarının N – qlükozidləri olub iki qrupa bölünür: ribonukleozidlər və dezoksinukleozidlər. Hər iki tip nukleozidlər spesifik nukleozidazaların təsiri ilə hidroliz olunur. Nukleozidlərin pirimidin və purin əsasları aşağıda göstərilmişdir.

Pirimidin əsasları



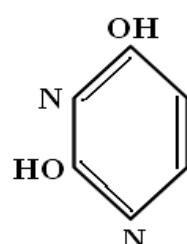
timin

(2,6-dioksi, 5 metilpirimidin)



sitozin

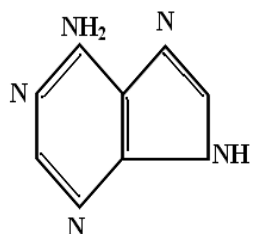
(6-aminopirimidin)



urasil

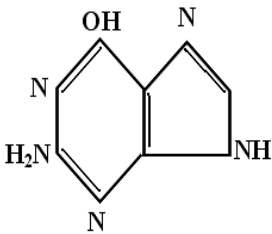
(2,6 – dioksipirimidin)

Purin əsasları



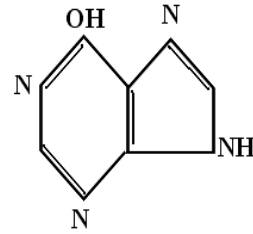
adenin

(6-aminopurin)



quanin

(2-amino, 6-oksipurin)



hipoksantin

(6-oksipurin)

Polinukleotid zəncirinin ən mühüm xüsusiyyətlərindən biri əsaslar arasında hidrogen rabitəsi əmələ gətirməklə, sərbəst nukleotidləri özünə birləşdirməkdir (əsasların qoşalaşması). Bu halda ancaq komplementar əsaslar qoşalaşır. Yəni:

Adenin – timin; Quanin – sitozin və ya

Timin – adenin; Sitozin – quanin

DNT-nin ikinci quruluşu ikiqat spiraldan ibarətdir. Spiralın hər bir tam sarğısına 10 cüt nukleotid düşür. Nuklein turşularında nukleotidlərin azotlu əsasları və onların hibridləşməsi sayəsində müxtəlif mənşəyə malik DNT-ləri müqayisə etmək mümkündür. Göbələk hüceyrəsi (həcmi təxminən 50 mkm³-dir) orta hesabla, bakteriya hüceyrəsindən (həcmi 1 – 2 mkm³) 2,5 – 10 dəfə çox, bitki və heyvan hüceyrələrindən (həcmi 5000 – 50000 mkm³) isə 200-300 dəfə az DNT-yə malikdir. Bu qrup orqanizmlər arasında fərq, təkcə kəmiyyətə görə yox, həm də keyfiyyətə görədir. Belə ki, DNT-nin təkrarolunmayan hissələri, Oomisetlərdə – 82%, Deuteromisetlərdə – 97%, Ascomisetlərdə isə 90% olduğu halda, iribuynuzlu heyvanlarda yalnız – 55%, buğdada isə 25%-dir. Göbələk xromosomlarındakı hər bir nukleosomda təxminən 140 cüt nukleotid vardır. Hər bir gendə olan nukleotid cütlərinin miqdarı 120-yə çatır. İndiyədək toplanmış nəticələrin əksəriyyəti, göbələk DNT-sində qanın – sitozin (QS) cütünün payına aiddir (cədvəl 2).

RNT molekulu DNT molekulundan xeyli kiçikdir. Kiçik-molekullu RNT-yə xromosom (76-85 nukleotiddən ibarətdir) və nəqliyyat RNT-si (təxminən 120 nukleotid) aiddir. Böyük molekullu RNT-yə isə (2000 və 4000 nukleotid) ribosom və məlumat (informasion) RNT-si daxildir.

Bir qayda olaraq RNT molekulu ikiqat spiral əmələ gətirmir. Əksinə, çox hallarda bir polinukleotid hüddudunda azotlu əsasların komplementar ardıcılığında qoşalaşma nəzərə cəpır ki, bu da molekulun qatlanmasına səbəb olur.

Cədvəl 2

Müxtəlif göbələklərin DNT əsaslarında qanın-sitozin cütünə düşən payın faizlə miqdarı

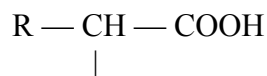
Taksonlar	%
<i>Oomycetes</i>	
Phytophthora	47,5
<i>Zygomycetes</i>	

Mukor, Zygorhynchus	35-41
Phycomyces	39-44
Absidia, Rhizopus	44-49
Syncephalastrum	47-48
<i>Endomycetes</i>	
Debaryomyces, saccharomyces	36-46
S. Cerevisiae	36-41
Dipodascus (Endomyces)	39-43
Pichia	40-46
Metschnikowia	42-48
Saccharomycopsis	50
<i>Müqayisə üçün</i>	
Bütövlükdə mikroorqanizmlər	22-74
Ali bitkilər	28-49

RNT molekulaları (ribosom – rRNT, matrisa və ya məlumat – mRNT və nəqliyyat nRNT) zülalların sintezində bilavasitə iştirak edirlər. Metabolik proseslərin, xüsusilə zülalların biosintezinin intensiv getdiyi hüceyrələrdə RNT:DNT nisbəti də böyük olur.

Zülallar – hüceyrənin bütün quruluş elementlərinin əsas komponentini təşkil edir. Digər tərəfdən fermentlər də zülal təbiətli olduqlarından onlar (zülallar) hüceyrənin təkcə quruluş yox, həm də funksional elementi kimi də mühüm rol oynayır.

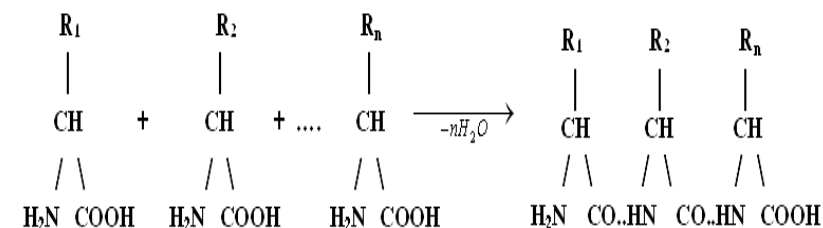
Zülallar, makromolekullar olub, aminturşularından təşkil olunur. Aminturşularının sayının 100-dən çox olmasına baxmayaraq onlardan ancaq 20-si zülal molekulalarının qurulmasında iştirak edir. Bunları, adətən proteinogen aminturşuları adlandırırlar. Zülallarda rast gəlinən aminturşularının əksəriyyəti α – aminturşularıdır ki, onların da quruluşu aşağıdakı ümumi düsturla göstərilə bilər.



Aminturşuları tərkibindəki R – qalığına görə bir-birindən fərqlənir. Bu qalıq hidrogen atomundan (qlisin), alifatik və ya aromatik karbohidrogenlərdən (alanin, valin, leysin, izoleysin, prolin, fenilalanin), polyar qruplardan (serin, treonin, tirozin, sistein, metionin, asparagin, qlütamin, triptofan), karboksil qruplarından (asparagin turşusu, arginin, histidin) ibarət ola bilər.

Zülallar iki qrupa bölünür: sadə (proteinlər) və mürəkkəb (proteidlər). Sadə zülallar – proteinlər, yalnız zülal molekulundan, mürəkkəb zülallar isə zülal molekulundan əlavə həm də qeyri-zülal komponentinə də malikdir (məsələn, nukleoproteidlər, lipoproteidlər, fosfoproteidlər, xromoproteidlər və s.).

Zülallar polipeptidlərdir, onlar isə aminturşusu qalıqlarından təşkil olunmuşdur. Yəni:



Bu qayda ilə əmələ gələn dipeptidlərdə iki, tripeptidlərdə üç, oliqopeptidlərdə 10-a, polipeptidlərdə 100-ə qədər, zülallarda isə 100-dən çox aminturşusu qalığı olur. Polipeptid zəncirinin sintezi, ribosomlarda aminoasil – HRNT-nin iştirakı ilə həyata keçirilir. Göbələk hüceyrələrində, əsas etibarilə, iki tip zülallar: fermentlər və skleroproteinlər üstünlük təşkil edir. Skleroproteinlər adı altında adətən, göbələklərdə qılafin tərkib elementi nəzərdə tutulur və dayaq, quruluş zülalları hesab olunur.

Adi xətti polimerlərdən fərqli olaraq, zülallar öz quruluşlarının mürəkkəbliyi və onlardakı molekulyar

qüvvələrin müxtəlif təsiri sayəsində ardıcıl olaraq bir neçə quruluş tipi əmələ gətirir.

Birinci quruluş tipi – polipeptid zənciri – əsas valentlik zənciridir. Bu zəncirboyu kovalent və kimyəvi rabitələr təsir edə bilər. Polipeptid zəncirinin halqaları arasında hidrogen rabitəsi əmələ gəlir. Bu zaman polipeptid zənciri elə yerləşməyə çalışır ki, halqalar arasında mümkün qədər çox hidrogen rabitələri yaranınsın.

Polipeptid zəncirinin (makromolekulunun) spiralvarı quruluşu, adətən, zülalların – ikinci quruluşu adlanır.

Üçüncü quruluş – polipeptid zəncirinin spiralvarı nizam-sız sahələrinin yığcam hissəciklərdə (fibrilyar və qlobulyar) yerləşməsindən ibarətdir. Bu cür quruluş, zəncirin yan amin-turşuları radikallarının vandervaals qarşılıqlı təsirləri, həmçinin də, kimyəvi körpücüklərlə, məsələn, disulfid tikişləri ilə müəyyənləşdirilir.

Dördüncü quruluş – zülal qlobulunun səthində yerləşən funksional qruplar arasındakı mövcud qüvvələr nəticəsində yaranır. Zülallarda dördüncü quruluş, məsələn, müxtəlif yüklü qruplar arasındakı kulon elektrostatik qarşılıqlı təsiri ilə də, əlaqədar ola bilər.

Lipidlər – suda həll olmayan, canlı hüceyrələrdən isə qeyri-polyar həlledicilər (xloroform, efir və ya benzol) vasitəsilə ekstraksiya edilən üzvi maddələrə lipidlər deyilir. Hüceyrədə lipidlər, aşağıdakı funksiyaları yerinə yetirirlər: 1) onlar biomembranların quruluş komponentidir; 2) yüksək enerjili maddələrin ehtiyat halında hüceyrələrdə toplanma formasıdır; 3) yüksək enerjili maddələrin daşınma formasını təşkil edir; 4) müdafiə rolunu oynayır. Lipidlərə aid edilən bir sıra maddələr (bəzi vitaminlər, onların sələfləri və həmçinin də hormonlar), yüksək bioloji aktivliyə malikdir. Hüceyrənin ən mühüm sub-mikroskopik quruluş elementi olan «elementar membranlar» lipoproteid kompleksindən təşkil olunmuşlar. Göbək hüceyrələrində lipidlər, ehtiyat maddələri kimi protoplazmada

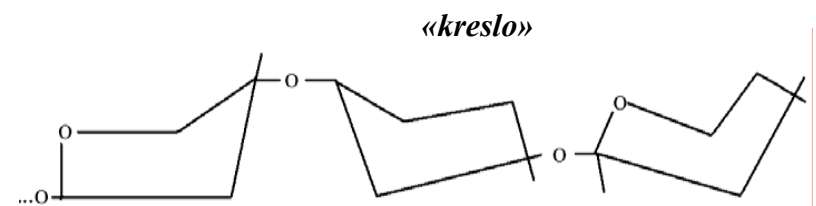
toplanır və buradan da hüceyrə şirəsinə keçə bilərlər.

Lipidlər, protoplazmada çox kiçik damlalar şəklində toplanaraq, sanki onun kütləsinə hopur və beləliklə də, protoplazmaya parlaq şüşəyəbənzər görkəm verir. Sonradan bu maddələr, bir-birilə birləşərək mikroskop altında daha yaxşı görünən, iri damlalar şəklində ya protoplazmada qalır və ya ondan vakuola keçirlər. Lipid damlalarının bu cür ayrılması prosesi, hüceyrəyə qeyri-əlvərişli təsirlər zamanı (məsələn, mühitin reaksiyası dəyişdikdə) güclənir. Bunun da sayəsində vakuollardakı lipid damlalarının miqdarı artır, lakin protoplazmanın əvvəlki konfigurasiyası pozulur. Bu hadisə, «lipofaneroza» adlanır, onu qeyri-əlvərişli şəraitlərdə saxlanmış göbələklərdə və ya köhnə göbək kulturalarında aşkar etmək olar.

Polisaxaridlər – təbii polimer birləşmələrinin mühüm siniflərindən biridir. Polisaxaridləri iki böyük qrupa bölürlər: 1) homopolisaxaridlər; 2) heteropolisaxaridlər. Homopolisaxaridlərə, polisaxaridlərin çox hissəsi, o cümlədən, sellüloza, nişasta və qlikogen də daxildir.

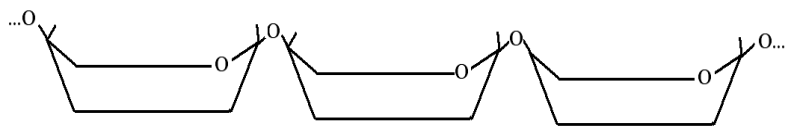
Göbələklərin hüceyrə qılfında homopolisaxaridlərdən – sellüloza, xitin, α – qlükan və s. ilə yanaşı, həm də çoxlu heteropolisaxaridlər – qlükomannanlar, mannozalar və başqaları da vardır.

Hal-hazırda konformasion təsəvvürlərin inkişafı sayəsində, polimer zəncirində yerləşən karbohidrat qalıqlarının bəzi quruluş tiplərini öyrənmək mümkün olmuşdur. Belə ki, sellüloza molekulunda qlükoza halqası elə konformasion vəziyyətdə olur ki, o polimerə öz oxu ətrafında burulmuş nazik sapvarı forma verir. Polimerin bu quruluşu «kreslo» adlanır və aşağıdakı kimi göstərilə bilər.



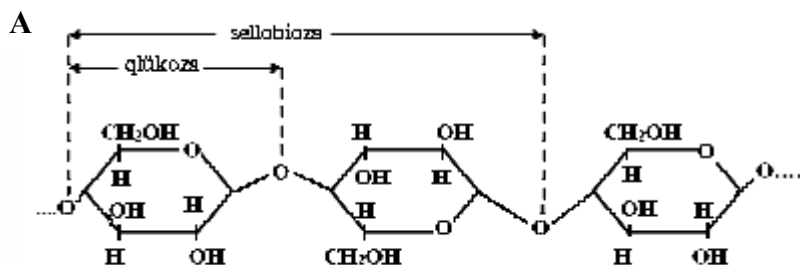
Amiloza molekulunda isə qlükoza halqası sterik səbəblərdən asılı olaraq «kreslo» formasında yox, «vanna» şəkilli konformasiyada müşahidə edilir.

«vanna»

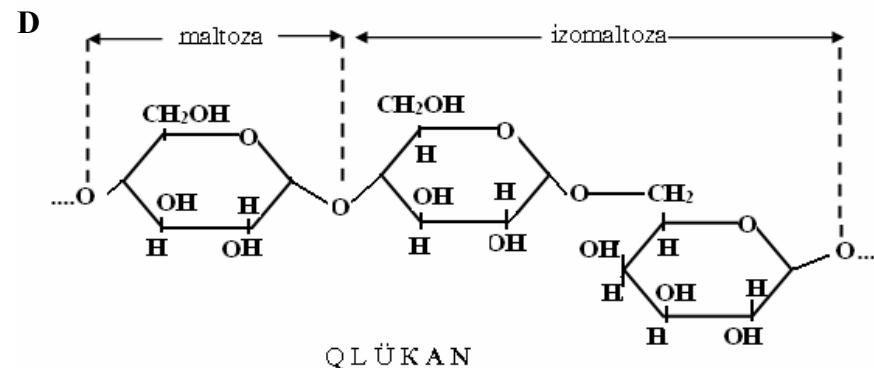
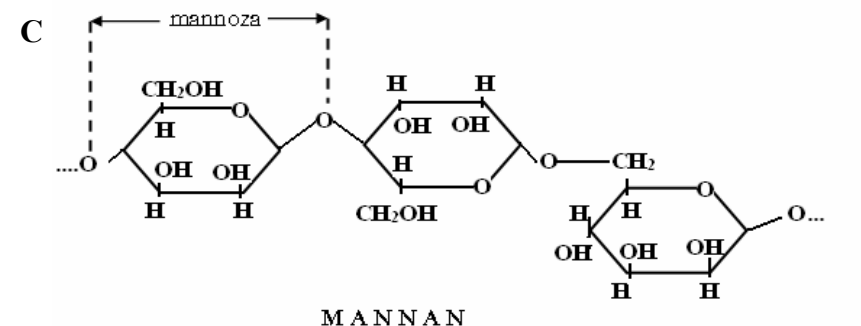


Homopolisaxaridlərin nümayəndələrindən biri də qlikogendir. Bu polisaxarid heyvan və göbələk orqanizmində ehtiyat maddə kimi toplanır. Belə ki, qidada karbohidratların miqdarı artdıqca orqanizmdə qlükoza çoxalır və qlikogenə çevrilib protoplazmada xırda hissəciklər halında müşahidə olunur. Kisəli göbələklərin cavan kisələrinin protoplazmasında qlikogen dənəcikləri, lipid topalarını xatırladır və onlar kimi protoplazmaya parlaq şüşəyəbənzər görkəm verir. Protoplazmada qlikogenin olmasını, göbələk hüceyrələrinə yod məhlulu ilə təsir etdikdə qırmızı-qonur rəngin alınmasına görə aşkar etmək mümkündür. Hüceyrənin vakuoluna düşmüş qlikogen, adətən orada kolloid məhlulu kimi olur və yodun təsiri ilə asanlıqla müəyyən edilir.

Qeyd etmək lazımdır ki, polimerlərin xassələri, ümumiyyətlə, onları təşkil edən monomerlər arasındakı rabitə tipindən asılıdır. Bunu aşağıdakı kimi ifadə etmək olar.



B



Şəkil 3. Göbələklərdə qlafın polisaxarid molekullarından fragmentlər: A – sellüloza; B – xitin; C – mannan; D – qlükan.

II FƏSİL

GÖBƏLƏKLƏRİN QIDALANMASI

2.1. Mineral qidalanma

2.1.1. Qida elementləri və qida maddələri

Mineral qidalanma, göbələk orqanizminin həyat fəaliyyətində mühüm rol oynayır. Göbələklər, özlərinə lazım olan mineral maddələri (qida elementlərini) xüsusi mexanizmlərin köməyi ilə mühitdən alır və öz orqanizmlərində paylayır. Qida elementləri dedikdə, göbələk orqanizmi üçün zəruri sayılan və başqaları ilə əvəz olunmayan kimyəvi elementlər nəzərdə tutulur. Qida maddələri adı altında isə tərkibində qida elementləri olan və göbələklər üçün mənimsənilən birləşmələr başa düşülür.

Göbələklərin böyümə və inkişafı üçün zəruri olan maddələr haqqında fikir yürütməkdən ötrü onların mitsellərinin elementar kimyəvi tərkibini bilmək lazımdır. Göbələk mitselinin elementar kimyəvi tərkibi kifayət qədər zəngindir. Karbon ~ 40%, oksigen ~ 40%, azot ~ 7-8%, hidrogen ~ 2-3%. Onlarda kül elementinin miqdarı ~ 7-10%-dir. Göbələk mitsellərinin külünə adətən aşağıdakı maddələr daxil olur: kükürd, fosfor, kalium, maqnezium, dəmir, sink, manqan, mis, kalsium və s.. Ümumiyyətlə, göbələklərin külündə 50-dən çox elementi aşkar etmək mümkündür. Lakin bu elementlərdən heç də hamısı göbələyin həyat fəaliyyəti üçün zəruri deyil. Göbələk mitsellərinin külündə ən çox rast gəlinən elementlər fosfor və kaliumdur. Maya göbələyinin külündə fosfor oksidi (P_2O_5) 50%-ə qədərdir, kaliumun miqdarı isə (K_2O) təxminən 25%-ə bərabərdir. Hifəmələgətirən (sapvarı) göbələklərdə P_2O_5 adətən külün 25%-ni, K_2O isə 50%-ni təşkil edir, qalan elementlərin miqdarı təxminən 25%-ə çatır.

Göbələklərin normal qidalanması üçün təxminən 17 – 18 elementin olması zəruridir. Bunlara: karbon, oksigen, azot, hidrogen (orqanogen elementlər), kükürd, fosfor, kalium, maqnezium, dəmir, mis, sink, manqan, molibden, həmçinin də, kalsium, qallium, bor, skandium və vanadium aid edilir.

Qida elementlərinin tərkibi və onların hüceyrələrdəki miqdarı, göbələklərin yaşadığı şəraitdən asılı olaraq xeyli dərəcədə dəyişilə bilər. Hüceyrələrdəki miqdarına görə mineral elementləri aşağıdakı qruplara bölürlər:

1) Makroelementlər – C, O, N, H, S, P, K, Mg, Na və b. Bu elementlərin hüceyrələrdəki miqdarı 10^1 - $10^{-2}\%$ arasında dəyişilir.

2) Mikroelementlər – B, Mn, Cu, Zn, Mo, Co, Cl, Fe, Sc və s. bunların hüceyrələrdəki miqdarı 10^{-3} – $10^{-5}\%$ -ə bərabərdir.

3) Ultramikroelementlər – Se, Cd, Cs, Ag, Au, Ra və s. həmin elementlərin hüceyrələrdəki miqdarı təxminən $10^{-6}\%$, yaxud bundan da azdır.

Təbii halda, qida elementləri göbələklər tərəfindən aşağıdakı formalarda mənimsənilir:

1) C, O, H – CO_2 ; H_2O və O_2 ; 2) qeyri-metallar: N, S, P və B – anionlar (nitrat, sulfat, fosfat, borat); 3) qələvi və torpaq-qələvi metallar – kationlar (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ və s.); 4) ağır metallar (Fe, Mn, Cu, Mg və Zn) – kationlar (MO_4^{2-} – istisna olmaqla); 5) xlor – anion (Cl^-).

Eyni duzun anion və kationunun hüceyrələr tərəfindən müxtəlif intensivlikdə mənimsənilməsi, onun fizioloji reaksiyasını müəyyən edir. Belə ki, duzun kationunun daha sürətlə mənimsənilməsi, mühitin turşulaşmasına səbəb olur. Əgər duzun anionu hüceyrələr tərəfindən intensiv udularsa, bu halda mühit qələviləşir. Buna görə də, anionları çox udulan duzlar fizioloji qələvi, kationları udulanlar isə fizioloji turş duzlar adlanır. Fizioloji qələvi duzlara: $NaNO_3$, $Ca(NO_3)_2$, fizioloji turş duzlara isə $CaSO_4$, NH_4Cl və s. aiddir.

Adətən hüceyrələr hər hansı bir duzun ($NaCl$, K_2SO_4 və s.)

məhlulunda tezliklə məhv olur. Lakin bunu mühitə digər duzları da əlavə etməklə aradan qaldırmaq mümkündür. İonların təsirinin qarşılıqlı surətdə zəifləməsi onlarda antaqonizm hadisəsinə əsaslanır.

2.1.2. Qida elementlərinin göbələklərdə fizioloji-biokimyəvi rolu

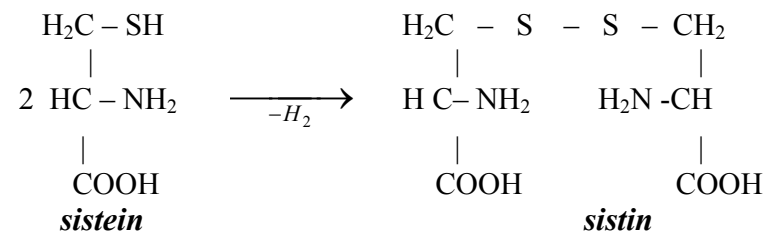
Göbələk hüceyrəsi tərəfindən mənimsənilən kimyəvi elementlər, mühüm funksiyaların – tənəffüsün, böyümənin, inkişafın, çoxalmanın və s. gedişində çox böyük rol oynayırlar. Biokimyəvi tədqiqatlar göstərdi ki, qida elementləri ilk növbədə, müxtəlif üzvi birləşmələrin tərkibinə daxil olur. Tərkibində mineral elementlər olan üzvi birləşmələr isə yeni xassələr kəsb edir, onların reaksiyaya girmək qabiliyyəti xeyli artır. Bu baxımdan, katalitik aktivliyə malik olan zülallar – fermentlər xüsusilə diqqəti cəlb edir. Tədqiqatlar göstərir ki, elektrolitlərin hüceyrəyə təsiri, onların protoplazmaya ion təsiri ilə əlaqədardır. Mineral elementlər, protoplazma kolloidlərinin hidrofiliyini dəyişir. Digər tərəfdən, mineral elementlər (metallar) üzvi birləşmələrlə tsiklik quruluşlu komplekslər – xelatlar əmələ gətirir.

Beləliklə də, mineral elementlər bir sıra funksional sistemlərin quruluş komponenti olmaqla yanaşı, həm də ferment sistemlərinin də ya tərkib hissəsinə daxil olur, ya onların kofaktoru rolunda iştirak edir.

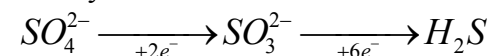
Göbələklərin böyümə və inkişafı üçün zəruri olan elementləri plastik (hüceyrənin quruluşuna daxil olanlar), funksional (maddələr mübadiləsində iştirak edənlər) və enerji daşıyıcıları (P, S və s.) kimi mühüm qruplara bölürlər. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, bu cür bölgü yalnız şərti xarakter daşıyır. Belə ki, bir element iki və ya üç rolda çıxış edə bilər. Makroelementlərdən karbon, oksigen, azot və hidrogendən (orqanogen elementlər) sonra, göbələklərin böyümə və inkişafı üçün daha mühüm elementlər kükürd və fosfordur.

Kükürd (S) – hüceyrələrin quruluşunda çox mühüm rol oy-

nayır. O, zülalların tərkibinə kükürdlü aminturşuları şəklində daxil olur. Tərkibində kükürd olan aminturşularına: sisteini, sistini və metionini göstərmək olar. Bundan əlavə kükürd sulfhidril qruplu (-SH) birləşmələrin də tərkibində iştirak edir və onlar reduksiya zamanı hidrogen mənbəyi rolunu yerinə yetirir. Buna misal kimi, canlı orqanizmlərdə sisteinin sistinə çevrilməsi prosesini göstərmək olar. Bu halda sərbəst hidrogen alınır.



Kükürdlü birləşmələrin digər funksiyası, proteolitik fermentlərin aktivliyini stimullaşdırma bilməsidir. Ola bilsin ki, bu fermentlərin fəallaşması, HS – qruplu (sulfhidril) birləşmələrin hüceyrələrin bölünməsi prosesində iştirak etmələri ilə də əlaqədardır. Sulfhidril birləşmələrə ən çox cavan – funksional cəhətdən aktiv hüceyrələrdə rast gəlinir. Orqanizmdəki zülalların köhnəlməsi (qocalması), onlarda HS – qruplarının disulfid (-s-s) körpücükələrinə çevrilməsilə izah olunur. Göbələklərdə kükürd, yalnız reduksiya olunmuş haldadır, yəni hidrogen sulfidin törəməsi kimi əmələ gəlir (H-S-H). Lakin bu elementin göbələklərdəki əsas mənbəyini onun oksidləşmiş birləşmələri təşkil edir. Hüceyrədə olan və SO_4^{2-} – ionu saxlayan sulfatlar, SO_3^{2-} – ionu olan sulfitlər, sonradan göbələklərdə reduksiya olunurlar.

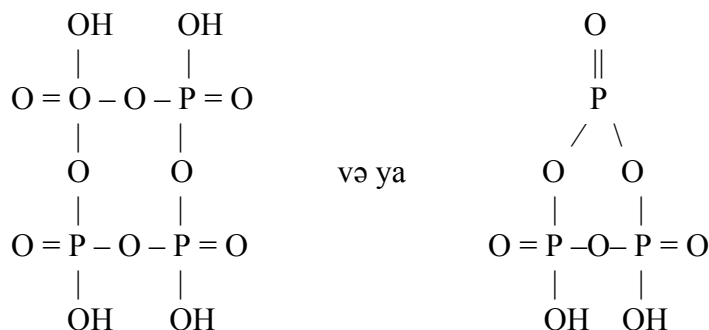


Göbələklər üçün kükürdün qidalı mühitdəki miqdarı 0,01 və ya 0,001% həddindədir.

Fosfor (P) – ortofosfat turşusu şəklində zülalların – nuk-

leoproteidlərin tərkibinə daxil olur. Məlumdur ki, bu birləşmələr, canlı orqanizmlərdə irsi əlamətlərin nəslə və ya hüceyrə daxilinə ötürülməsində iştirak edirlər. Bu halda sintez olunan zülallar, hər bir hüceyrənin ayrılmaz hissəsini təşkil edir. Fosforun digər mühüm rolu, onun şəkər mübadiləsində, daha doğrusu, tənəffüs və qıcqırma zamanı fosforlaşma proseslərində iştirak etməsidir. Göbələklərdə fosfor, makroerqik birləşmələr formasında da rast gəlinir.

Məlumdur ki, bu cür birləşmələr çox böyük miqdarda potensial enerji mənbəyi hesab olunurlar. Bunlara misal: piro – və metafosfatı (tri, tetra və heksamer metafosfatlar) göstərmək olar.



Fosfor göbələklər tərəfindən yalnız fosfor turşusu və üzvi fosfatlar, ya da, fosfat efirləri şəklində mənimsənilir.

Kalium (K) – göbələk hüceyrələrində şəkər mübadiləsində iştirak edir. Bu element çatışmadıqda mübadilə prosesləri oksalat (quzuqulağı) turşusunun əmələ gəlməsi istiqamətinə yönəlir. Göbələk orqanizmində kalium çatışmadıqda onun mitselləri zülalların sintezinin pozulması sayəsində çox güclü şəkildə ammoniyak ayırmağa başlayır. Kalium, müəyyən dərəcədə natrium və berilliumla əvəz oluna bilər, lakin tam əvəz oluna bilmir. Belə ki, kaliumun əvəzinə natrium və ya berillium olduqda göbələklərin böyüməsi xeyli zəifləyir. Göbələklərin nor-

mal böyüməsi üçün kaliumun miqdarı 40 – 150 mq/l olmalıdır (qidalı mühidə).

Maqnezium (Mg) – hüceyrədə oksidləşmə proseslərinin getməsi üçün olduqca zəruri elementdir. Maqnezium, göbələk mitsellərində davamlı üzvi birləşmələr əmələ gətirmir. Göbələklərin böyüməsi üçün maqneziumun optimal konsentrasiyası (qatılığı), fosforun optimal konsentrasiyası ilə aşağıdakı kimi əlaqədardır:

1- maqnezium ionuna (Mg^{2+}) $\approx$ 36 fosfat ionu.

Çox güman ki, bu maqneziumun tənəffüs və qıcqırmada iştirak edən bir sıra fermentləri aktivləşdirməsilə əlaqədardır. Digər tərəfdən, məlumdur ki, maqnezium pektin fermentlərinin aktivliyini zəiflədir. Bu cür zəiflətmə pH=4-5-də daha effektivdir. Lakin pH=8-9 olduqda maqnezium pektinesterazaları aktivləşdirir. Maraqlıdır ki, maqnezium bəzi zəhərləri, məsələn, bor turşusunu neytrallaşdırır. Bu güman olunur ki, ionlar arasındakı antaqonizmlə əlaqədardır.

Kalsium (Ca) – göbələk külündə onun miqdarı bir neçə faizə, bəzi göbələklərdə isə, hətta 50%-ə çatır. Bu elementin göbələk mitsellərindəki miqdarı oksalat duzları formasında, xüsusilə daha çoxdur. Kalsium üzvi turşuların neytrallaşdırıcısı rolunu yerinə yetirir. Məlumdur ki, göbələklərin çoxu bu cür turşuları intensiv şəkildə əmələ gətirirlər. Əvvəllər belə hesab edirdilər ki, göbələklərin kalsiuma ehtiyacı yoxdur, lakin sonralar müəyyən edildi ki, kalsium olmadıqda göbələk mitsellərinin böyümə və inkişafı kəskin azalır. Hələlik kalsiumun göbələklərdə metabolizmə təsiri mexanizmi tam öyrənilməmişdir. Ola bilsin ki, o, hüceyrənin seçici (selektiv) adsorbsiyasına təsir etməklə, protoplazmanın keçiriciliyini azaldır.

Mikroelementlər – o elementlərdir ki, orqanizmə onlar çox az miqdarda lazımdır. Bu elementlərin göbələklərdəki miqdarı 0,3-0,02 mq/l-ə çatır. Əvvəllər belə güman olunurdu ki, mikroelementlər də müxtəlif zəhərlər kimi aşağı dozalarda

göbələklərin böyüməsi və inkişafına sürətləndirici, yəni oliqodinamik effekt göstərir. Lakin hazırda qəti müəyyən edilmişdir ki, mikroelementlərin təsiri, onların fermentlərin quruluşunda iştirak etmələri ilə əlaqədardır.

Dəmir (Fe) – göbələk orqanizminin tələb etdiyi mikroelementlərdən miqdarına görə daha çox olandır. Dəmir, katalaza, peroksidaza, sitoxromların tərkibinə daxil olur. Bundan başqa, dəmir bir sıra digər fermentlərin də aktivliyini artırır.

Onun oksidləşmə – reduksiya reaksiyalarında iştirakı hər şeydən əvvəl,
$$\text{Fe}^{3+} \xrightleftharpoons[+e^-]{-e^-} \text{Fe}^{2+}$$
 formalarında oksidləşmə

dərəcəsinin dəyişilməsilə bağlıdır. Burada elektronun alınib-verilməsilə bağlı oksidləşmə və ya reduksiya prosesi baş verir. Dəmir olmayan mühitdə becərilən göbələk mitsellərinin böyümə və inkişafı kəskin azalır. Göbələklərdə dəmir çatışmadıqda onlarda oksalat turşusunun əmələgəlmə intensivliyi azalır və əksinə, oksidləşmə proseslərinin ləngiməsi nəticəsində limon turşusunun biosintezi artır. Bəzi göbələklər, dəmirin iştirakı ilə ammonium (NH_4^+) ionundan başqa, həm də, nitrat (NO_3^-) ionlarını da mənimsəyirlər. Göbələklərdə böyümənin sürətlənməsi dəmirə birlikdə sink olduqda daha güclü həyata keçirilir.

Sink (Zn) – göbələklərdə şəkər mübadiləsində spesifik rol oynayır. Bu elementin iştirak etdiyi bütün hallarda qənaətcillik (ekonomik) əmsalı kəskin artır, yəni mitsellərin quru çəkisinin mənimsənilən karbohidratlara olan nisbəti yüksəlir. Bu zaman həm də xaric olunan karbon qazının miqdarı çoxalır və tənəffüsün energetik effektivliyi artır. Belə fərz edilir ki, sink, karbohidratların çevrilmə məhsullarının hüceyrənin tərkib hissələrinə keçməsinə imkan yaradır. Göbələk hüceyrələrində sink çatışmadıqda bu maddələr, kənar (əlavə) məhsulların əmələ gəlməsinə sərf olunur. Belə kənar məhsullardan, məsələn, üzvi turşuları göstərmək olar, əksinə hüceyrələrdə

sinkin miqdarı daha çox olduqda üzvi turşuların əmələ gəlməsi baş vermir. Əgər hüceyrələr üçün karbon mənbəyi rolunu üzvi turşular (kəhrəbə, qlükon və s.) oynayarsa, o zaman sinkin çatışmazlığı ilə əlaqədar əlamətlər meydana çıxmır. Ehtimal olunur ki, sink Krebs tsiklində (dikarbon turşuları tsikli) müvafiq aminturşularının əmələ gəlməsində iştirak edir.

Mis (Cu) – Bu element bir sıra göbələklərdə maddələr mübadiləsi üçün çox vacib olan birləşmələrin tərkibinə daxil olur. Belə maddələrdən tirozinazaları, lakkazaları və askorbin turşusunun oksidazasını və s. göstərmək olar. Göbələklərdə bu elementə tələbatın böyük olması, onun tirozinazanın fəaliyyətində iştirakı ilə izah olunur. Mis, göbələklərdə sporların və piqmentlərin əmələ gəlməsinə güclü təsir edir. Bundan başqa, mis, həm də göbələklərdə limon turşusunun əmələ gəlməsi və istifadə olunmasına da kəskin təsir edə bilər.

Manqan (Mn) – göbələklərdə karbon qazının mənimsənilməsi üçün əsas reaksiyalarda spesifik element kimi iştirak edir. Bu element, maya göbələklərində arginazanın aktivliyini xeyli artırır. Göbələklərin manqana olan tələbatı $1 \cdot 10^{-9}$ q (milyardda bir) bərabərdir.

Molibden (Mo) – göbələklərdə və yaşıl bitkilərdə nitrat azotunun mənimsənilməsində, həmçinin də, bakteriya və göy-yaşıl yosunlarda atmosfer azotunun təsbit (fiksə) olunmasında iştirak edir. Göbələkləri azotun nitrat duzları olan mühitdə becərdikdə, ammonium duzları olan mühitə nisbətən, onlara daha çox miqdarda molibden lazım gəlir.

Qallium (Ga) – göbələklərin olduğu mühitə 0,02 mq/l əlavə olunduqda, onlarda böyümə prosesini xeyli artırır və digər elementlər onu əvəz edə bilmir.

Skandium (Sc) – göbələklər üçün karbon mənbəyi kimi qliserin olarsa, onda onların inkişafı üçün skandium elementi lazımdır. Əgər göbələklər üçün hazırlanmış mühit şəkər tərkiblidirsə, o zaman, skandiuma ehtiyac qalmır.

Kobalt (Co) – bu element vitamin B₁₂-nin tərkibinə daxil olur.

Bundan başqa o, həm də DNT-nin timidin hissəsinin sintezi üçün də lazımdır. Bu elementin göbələklərdə hansı proseslərdə bilavasitə iştirakına aid tədqiqatlar kifayət deyildir.

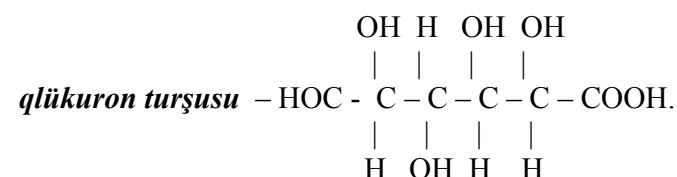
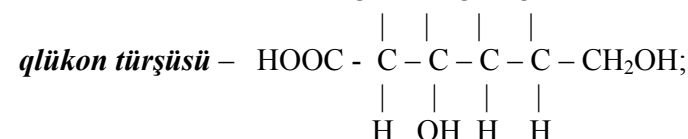
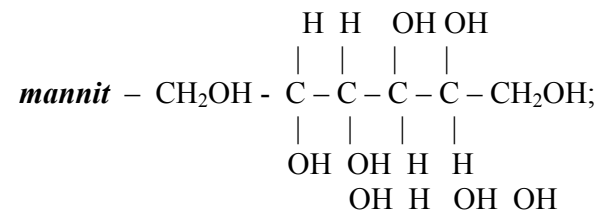
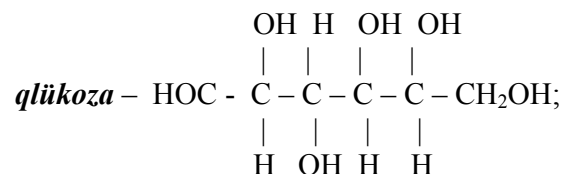
Bor (B) – Göbələklərin böyüməsi və inkişafı üçün zəruri elementlərdən biridir. Lakin bu elementin göbələk metabolizmində rolu tam aydınlaşdırılmamışdır.

2.2. Göbələklərin qidalanmasında karbon və azot mənbələri

2.2.1. Karbon mənbələri

Özünün qidalılıq dəyərinə görə birinci yerdə heksozalar (altı atomlu karbonu olan şəkərlər) dayanır. Bu cür qiymətləndirmə, qazlar mübadiləsi baxımından yağlarla müqayisə olunduqda müəyyən edilir. Göbələklərin əksəriyyəti qlükozanı yaxşı mənimsəyir. Fruktoza da saxaroza kimi az universaldır, laktoza isə göbələklər üçün daha az əlverişlidir, ona görə ki, laktozanın tərkibinə daxil olan qalaktoza göbələklər tərəfindən pis mənimsənilir. Sonrakı yerlərdə di-, tri- və polisaxaridlər durur. Bunların qidalılıq dəyəri, qlükoza əmələ gəlməklə daha asanlıqla parçalanmaları ilə müəyyən edilir. Göbələklər tərəfindən, quruluşuna görə, şəkərlərə oxşayan altıatomlu spirtlər də asanlıqla mənimsənilir. Göbələk orqanizmində toplanan mannit, həmçinin də şəkərli turşular: qlükon və qlükuron turşuları çox tezliklə istifadə olunma bilirlər.

Altıatomlu spirtlərdən olan mannit bəzi göbələklər, məsələn, dermatofitlər tərəfindən mənimsənilə bilmir. Bununla belə, altıatomlu karbon birləşmələrini göbələklər asanlıqla istifadə edirlər:



Göbələklərdə metabolizmin aralıq məhsullarından olan alifatik sıralı turşular da yüksək dərəcədə qidalılıq keyfiyyətlərinə malikdir. Çox hallarda qidalılıq keyfiyyəti, alifatik zəncirdə karbon atomlarının miqdarı altıya çatana qədər yüksəlir.

Qeyd etmək lazımdır ki, qarışqa turşusu (HCOOH) aşağı qidalılıq keyfiyyətinə malikdir. Göbələk üçün ən əlverişli karbon mənbəyi sirkə turşusudur (CH₃COOH). Turşuların qidalılıq dəyəri, onlarda olan karbon atomlarının sayı altıyadək artdıqca yüksəlir, bundan sonra keyfiyyət azalmağa başlayır. İkiəsəslı (dikarbon) turşular və oksiturşular, sadə – birəsəslı turşulara nisbətən daha yüksək qidalılıq keyfiyyəti qazanır. Məsələn, alma və kəhrəbə turşuları, süd və propion turşularından daha qiymətlidir. Digər tərəfdən, oksiturşu olmaqla süd turşusu, propion turşusundan, alma turşusu isə kəhrəbə və fumar turşularından daha yaxşı mənimsənilir (cədvəl 3).

Cədvəl 3

Göbələklər tərəfindən mənimsənilən üzvi turşular

Pis mənimsənilən turşular	Yaxşı mənimsənilən turşular
---------------------------	-----------------------------

Propion: $\text{CH}_3 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$ Kəhrəbə: $\text{HOOC} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$ Fumar: $\text{HOOC} - \text{CH} = \text{CH} - \text{COOH}$	Süd turşusu: $\text{CH}_3 - \text{CHOH} - \text{COOH}$ Alma turşusu: $\text{HOOC} - \text{CH}_2 - \text{CHOH} - \text{COOH}$
--	---

Digər turşulardan: üzüm turşusu ($\text{HOOC}-\text{CHOH}-\text{CHOH}-\text{COOH}$) dioksikəhrəbə və limon turşuları da çox böyük qidalılıq keyfiyyətinə malik olur. Limon turşusunun altı karbon atomu vardır. Bu turşuda – CHOH qrupu daha yaxşı şəkildə mənimsənilən karbon atomunu saxlayır. Oksalat və qarışqa turşuları göbələklər tərəfindən çox zəif mənimsənilə bilir.

Karbon atomlarının miqdarı 16 – 18 ($\text{C}_{16}-\text{C}_{18}$) olan yağ turşularının triqliseridləri, bir çox göbələklər üçün karbon mənbəyi kimi istifadə edilir. Bu cür mənbələrə aşağıdakı turşu qliseridləri aiddir.

Palmitin turşusu - $[\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}]$

Stearin turşusu - $[\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}]$

Olein turşusu - $[\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH} = \text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}]$

Bu triqliseridlərin mənimsənilməsi, onların əvvəlcədən göbələklər tərəfindən ifraz olunan fermentlə – lipaza vasitəsilə parçalanmasından sonra baş verir. Parçalanma nəticəsində yağ turşuları və qliserin əmələ gəlir. Sonuncu məhsul (qliserin) göbələklər üçün daha qidalı hesab edilir. Göbələklər üçün yaxşı karbon mənbəyi rolunu həm də, yağ turşuları oynayır. Yağ turşuları, penisillin əmələ gətirən göbələklərin böyüməsini sürətləndirir və nişasta ilə bir səviyyədə karbon mənbəyi kimi penisillinin sintezini həyata keçirirlər. Quruluşuna görə yağlara yaxın olan arı mumu da bəzi göbələklərin, məsələn, *Aspergillus niger*, qida mənbəyi kimi istifadə oluna bilir. Bu göbələk, arı pətəyinin xarab olmasına səbəb olur. Mum – mirisil spirti ilə palmitin turşusunun mürəkkəb efiridir:



Aromatik birləşmələr, hətta altı atomlu olduqda belə, yenə də göbələklər tərəfindən praktiki olaraq mənimsənilə bilmir.

2.2.2. Azot mənbələri

Göbələklərin azotla qidalanması özünün əhəmiyyətinə görə onların karbonla qidalanmasından geri qalmır. Amma karbonla qidalanmaya nisbətən azotla qidalanma həcminə görə bir qədər azdır. Belə ki, göbələk mitsellərində hüceyrələrin tərkibində karbona nisbətən azotun miqdarı 5 – 6 dəfə aşağıdır. Bundan başqa, karbonlu birləşmələr göbələklər tərəfindən xeyli çox istifadə olunur. Bu onunla əlaqədardır ki, karbonlu birləşmələr, göbələk hüceyrələrində enerji mənbəyi kimi də istifadə edilir. Odur ki, göbələklər üçün qidalı mühitlərdə tərkibində karbonlu komponentlərin miqdarı, azotlu mənbələrin miqdarından on dəfələrlə çox olmalıdır. Bəzi müstəsna hallara baxmayaraq, göbələklər tərəfindən mənimsənilən azot onun mitsellərində qalır. Lakin mənimsənilən karbon isə, göbələk mitsellərində çox az miqdarda qala bilir.

Göbələklərdə azot, hifin qılafinin tərkibinə xitin formasında – asetilqlükozaminin polimeri halında daxil olur. Xitin isə, mərhələli hidroliz zamanı qlükozamin ($\text{C}_6\text{H}_{11}\text{O}_5\text{NH}_2$) və sirkə turşusu verir. Daha sonra azot göbələklərdə zülalların, peptidlərin amin turşularının, vitaminlərin əksəriyyətinin, fermentlərin, purin və pirimidin əsaslarının tərkibinə daxil olur. Müxtəlif azot mənbələrini mənimsəmək qabiliyyətinə görə göbələklər aşağıdakı qruplara bölünür.

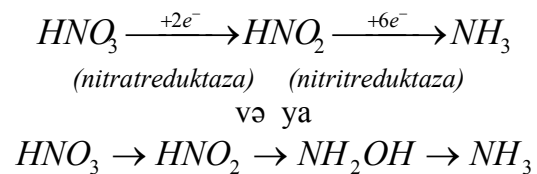
<i>Qruplar</i>	<i>İstifadə olunan azot mənbələri</i>
1.	Üzvi N, NH_3 , NO_3 , N_2
2.	Üzvi N, NH_3 , NO_3 ,
3.	Üzvi N, NH_3 ,
4.	Üzvi N

Göbələklərin çox az bir qrupu atmosfer azotunu mənimsəyə bilir. Bu qəbildən olan göbələklərdən daha yaxşı öyrəniləni mikorizəmələ gətirənlərdir. Məsələn, Foma (*Phoma*) növləri, bir sıra bitkilərdə – rizoktoniya (*Rhizoctonia*) və digərlərində

endotrof mikorizalar əmələ gətirir. Göbələk vasitəsilə atmosfer azotunun mənimsənilməsi ilk dəfə 1901-ci ildə aşkar edilmişdir. Bu hadisə, çuğundur parazitlərini öyrənərkən müəyyən olunmuşdur. Daha dəqiq nəticələr bir qədər sonra 1907-ci ildə Ternets tərəfindən alınmışdır. O, müəyyənləşdirdi ki, *Phoma radicesin* 5 növmüxtəlifliyinə aid göbələklər, atmosfer azotunu mənimsəyən bitkilərdən heç də geri qalmır. Məlumdur ki, atmosfer azotundan azotobakterlər və digərləri istifadə edə bilirlər.

Nitrat azotunu (NO_3^-) mənimsəyə bilən göbələklər, adətən, həm də nitrit azotunu da (NO_2^-) mənimsəyir. Göbələklərin təxminən 90%-i NO_3^- və NO_2^- ionlarını mənimsəməyə qabildir. Bu cür göbələklərə, bir çox kisəli və torpaqdakı natamam göbələkləri, həmçinin də ağacçürüdən (*Armillaria*, *Lentinus* cinsləri və s.) göbələkləri aid etmək olar.

Atmosfer azotunu ya zəif və ya heç mənimsəyə bilməyənlərə fikomitsel göbələklərinin əksəriyyəti aid idilər. Hüceyrəyə daxil olan NO_3^- və NO_2^- ionları ammoniyakla qədər reduksiya olunur. Əgər bu prosesdə NO_3^- iştirak edirsə, onda əvvəlcə o, NO_2^- -yə, sonradan isə ammoniyakla çevrilir. Bəzən ikinci mərhələdə aralıq məhsul kimi hidroksilaminin (NH_2OH) əmələ gəlməsi də ehtimal olunur. Beləliklə də, göbələklərdə nitratların reduksiya olunma prosesini aşağıdakı kimi ifadə etmək olar:



Bu cür təsəvvürlərin doğru olması onunla izah edilir ki, bəzi növ maya göbələklərində müəyyən şəraitdə hüceyrələrdə xeyli miqdarda hidroksilaminin törəmələrinə rast gəlinir. Bu törəmələr, oksidlər və hidroksil turşuları formasında aşkar olunur. Bu halda, əsas etibarilə, piroüzüm və α – ketoqlutar

turşusu və həmçinin də asetilhidroksil turşusu əmələ gəlir. Göbələklərin bu və ya digər azot mənbəyini istifadə etmək qabiliyyəti, onların karbohidratlarla qidalanma şəraitindən çox asılıdır. Mühitdə zəif mənimsənilən karbon mənbəyi və ammonium ionu formasında azot mənbəyi olduqda, göbələk hüceyrələrində ammoniyakın xeyli miqdarda toplanması müşahidə olunur ki, bu da göbələk hüceyrəsinin zəhərlənməsinə səbəb olur. Göbələklərdə böyümə prosesinin nitratların iştirakı ilə zəifləməsi və ya dayanması da bu cür zəhərlənmə ilə əlaqələndirilir. Əgər göbələklər karbon mənbələrindən qidalanmada istifadə edirsə, onda üzvi turşuların əmələ gəlməsi ilə əlaqədar olaraq zəhərlənmə baş vermir, ona görə ki, toplanmış ammoniyak həmin üzvi turşularla birləşir və təsirini itirir. Göbələklər, qida mənbəyi kimi nitratlardan istifadə etdikdə isə ammoniyakla zəhərlənmə yenə də baş vermir, çünki ammoniyakın toplanmasına səbəb olan nitratların reduksiyası çox ləng gedir.

Maraqlıdır ki, göbələklər tərəfindən nitrat və ammonium azotundan (NH_4NO_3) birlikdə istifadə olunması mühitin pH-dan asılıdır. Ammoniumdan və azotun bəzi üzvi mənbələrindən göbələklərin istifadə etməsi mühitdə üzvi turşuların olmasından asılı prosesdir. Azotun göbələk hüceyrələri tərəfindən mənimsənilməsi, az miqdarda (0,1-0,2%) dördkarbonlu turşuların (məsələn, kəhrəbə və fumar turşusu) iştirakı ilə xeyli sürətlənir. Analoji effekti digər üzvi turşular: sirkə, süd, çaxır və asparagin turşuları da yarada bilər. Güman edilir ki, bu cür üzvi turşuların iştirakı ilə ketoturşuların əmələ gəlməsi asanlaşır. Ketoturşular isə, ammoniyakı özünə birləşdirməklə yanaşı, onun maddələr mübadiləsinə qoşulmasını da sürətləndirir.

Göbələklər tərəfindən üzvi azot, əsasən amin azotu şəklində istifadə olunur. Bu cür azot isə, NH_2 – qrupları halında aminoturşularının tərkibində olur. Bütün göbələklər, üzvi azot mənbələrinin qarışığı olduqda daha yaxşı inkişaf edirlər.

Göbələklər, zülallardan, albumozalardan, peptonlardan və aminturşularından istifadə edə bilirlər, lakin ayrı-ayrılıqdakı aminturşularına nisbətən onların qarışığı göbələklər tərəfindən daha yaxşı mənimsənilir. Göbələklərin istifadə etdiyi peptidlərin bəziləri, məsələn, qlütation, strepoinin və başqaları çox böyük fizioloji aktivliyə malikdir. Azotun üzvi mənbələrinə daha çox ehtiyacı olan göbələk növlərindən, məsələn, *Leptomitus lacteus* və digərlərini göstərmək olar. Maya göbələkləri, nitrat və nitritlərə nisbətən aminturşularını daha yaxşı mənimsəyə bilirlər. Digər tərəfdən, qısa zəncirli karbon atomları olan aminturşuları, uzun zəncirli karbon atomları olan aminturşularından daha tez istifadə olunurlar. Tərkibində kükürd olan aminturşuları göbələklər üçün pis azot mənbəyi hesab edilirlər. Bu cür aminturşuları, hətta üzvi kükürdə (məsələn, metioninə) tələbatı olan göbələk növləri tərəfindən belə zəif istifadə olunur. *Aspergillus niger* üçün, 22 aminturşusundan ən yaxşı istifadə olunanları: alanin, arginin, asparagin turşusu, qlütamin turşusu, qlisin, prolin və oksiprolindir. Göbələklərin çoxu üçün ən yaxşı azot mənbəyi asparagindir.

Aminturşularının yığımı, azot mənbəyi kimi təkcə göbələklərin böyüməsi üçün yox, həm də göbələk mitselinin sahibkar bitkidə parazitlik xassəsinin yaranması və bitkinin bu xassəyə qarşı davamlılığının artması üçün də lazımdır. Bu halda aminturşularının müəyyən stereoizomerləri istifadə edilir. Belə vəziyyət karbohidratlara da aiddir. Nuklein turşularındakı azotlu əsaslar, həmçinin də nuklein turşularının digər törəmələri, göbələklərdən ötrü aminturşularına nisbətən daha pis azot mənbəyi hesab olunurlar.

Göbələklər, üzvi birləşmələrdə NO_2 , CN, CNS – qrupları formasında olan azotu da mənimsəyə bilirlər. Məsələn, alkaloidli bitkilərdən parazit göbələklər – CN qruplu azotu istifadə edə bilir. Göbələklərin yalnız üzvi azot mənbələrindən istifadə etməsi, bir çox hallarda onların olduqları ekoloji

şəraitlə əlaqədardır. Belə ki, bəzi göbələklər üçün aminturşuları yeganə qida mənbəyidir. Bu zaman onlar həm azot, həm də karbon mənbəyinə çevrilir. Məlumdur ki, göbələklərdən ötrü azot, karbona nisbətən az tələb olunur və aminturşularından istifadə edildikdə mühitdə ammoniyakın toplanması ilə əlaqədar olaraq qələviləşmə baş verir. Odur ki, bu cür qidalanma xüsusiyyəti yalnız o göbələklərə xasdır ki, onlarda ammoniyakı neytrallaşdırma bilən üzvi turşular metabolizmdə çoxlu miqdarda əmələ gəlir. Zülallardan istifadə olunması, onların hidrolizindən sonra mümkündür. Ona görə ki, zülal molekulları həddindən çox böyükdür və göbələk hüceyrəsinə keçə bilmirlər. Zülalların bu cür hidrolizi bilavasitə proteolitik fermentlərlə həyata keçirilir. Proteoliz zamanı zülallardan peptonlar, sonra isə aminturşuları alınır.

2.3. Qida maddələrinin hüceyrələrə daxil olmasının qanunauyğunluqları

Fizioloqlar arasında uzun müddət belə bir yanlış təsəvvür mövcud olmuşdur ki, guya maddələr (qeyri-üzvi və üzvi) hüceyrəyə su ilə birlikdə osmos və diffuziya prosesləri sayəsində daxil olur. Belə hesab edilirdi ki, maddələrin hüceyrə tərəfindən udulma miqdarı, onların torpaq məhlulunda və ya su mühitindəki miqdarına bərabərdir. Təcrübi faktlar və məntiqi təhlil, belə təsəvvürlərin tamamilə əsassız olduğunu göstərdi. Müəyyən edildi ki, hüceyrələrdə suyun və mineral maddələrin udulması bir-birindən asılı olmayan proseslərdir. Məlumdur ki, hər bir canlı hüceyrə, mühitlə maddələr mübadiləsi aparır. Lakin bu zaman plazmalemmaın olması sayəsində hüceyrədə və mühitdə maddələrin qatılıqları bərabərləşmir. Hüceyrənin qılaflı isə əksinə, əgər ikinci dəyişikliyə (məsələn, kutinləşmə) məruz qalmayıbsa maddələr üçün yaxşı keçirici rolunu oynayır. Keçiricilik baxımından plazmalemma bir sıra tələbləri

ödəməlidir: hüceyrə diffuziya vasitəsilə maddələrin itirilməsinin qarşısını almalıdır, suyun və qida maddələrinin hüceyrəyə daxil olması təmin edilməlidir, maddələrin qatılıq qradientinin (qatılıqlar fərqlinin) əksinə hüceyrəyə daxil olması həyata keçirilməlidir. Bunun üçün enerji mənbəyi kimi ATP-dən istifadə olunur.

Keçiricilik dedikdə, maddələrin hüceyrəyə daxil olması, onların ayrı-ayrı komponentlər arasında paylanması, orada toplanması və hüceyrədən xaricə çıxması prosesləri arasında nisbəti müəyyən edən fiziki-kimyəvi xassələrin məcmusu başa düşülür.

Hüceyrəyə daxil olan və ondan xaric olunan molekulların hərəkət sürəti, onların plazmalemmadan diffuziya vasitəsilə keçmələri nəticəsində azalır. Plazmalemmadan keçdikdən sonra maddələr hüceyrədaxilində həm diffuziya ilə, həm də protoplazmanın hərəkəti sayəsində tezliklə paylanır.

Elektrik yükünə malik olmayan molekulların hüceyrəyə və ondan kənar mühitə diffuziyası üçün hərəkətverici qüvvə, plazmalemmadakı qatılıqlar qradientidir. Plazmalemmada və ya istənilən membranda qatılıqlar qradientinin həqiqi qiyməti məlum olmadığından, onun təxmini orta qiyməti götürülür.

$$\frac{dc}{dx} \approx \frac{\Delta c}{\Delta x} = \frac{c_0 - c_i}{\Delta x}$$

burada: c_0 – maddənin hüceyrədən kənar qatılığı (ingiliscə – outside sözünün ilk hərfi); c_i – həmin maddənin sitoplazmadakı qatılığı (ingiliscə – inside); x – plazmalemmının qalınlığıdır.

Aparılan tədqiqatlardan aydın olmuşdur ki, molekulların plazmatik membrandan keçməsi zamanı rast gəldikləri real müqavimət, membranın lipid təbəqəsi deyil, su və lipid fazalarının sərhədidir. Müəyyən edilmişdir ki, müxtəlif maddələrin hüceyrəyə daxil olma sürəti, həmin maddələrin molekullarının sulu məhlullarda əmələ gətirdikləri hidrogen rabitələrinin miqdarı ilə tərs mütənasibdir.

Hüceyrənin anionlar üçün keçiriciliyi, duzların dissosiasiya dərəcəsi azaldıqca artır. Beləliklə də, ionun elektrik yükü çox olduqda, onun hüceyrəyə daxil olması da çətinləşir. Bundan başqa, ionların hidratlaşma dərəcəsinin artması da, onların hüceyrəyə keçməsinə mane olur.

Xarici mühit amillərinin (temperatur, işıq və s.) dəyişməsi də, ayrı-ayrı elementlərin hüceyrəyə daxil olmasına xeyli təsir edir. İonların hüceyrəyə daxil olması, duzların qatılığından da asılıdır. Belə ki, hüceyrə tərəfindən udulan ionların mütləq miqdarı bəzən durulaşdırılmış məhlullarda, qatı məhlullardakına nisbətən çoxdur.

Beləliklə də, aydın olur ki, hüceyrənin keçiriciliyi mürəkkəb prosesdir və o, protoplazmanın aktiv həyat fəaliyyətini sübut edən meyarlardan biridir. Müasir təsəvvürlərə görə, maddələrin udulmasının ilk mərhələsini onların hüceyrə səthində absorbsiyası təşkil edir. Bu, əsasən fiziki proses olsa da, onun gedişi hüceyrənin fizioloji vəziyyətindən asılıdır. Absorbsiya fiziki və polyar olmaqla iki tipə bölünür. Birinci, absorbsiyaedici səthin elektrik qüvvələrinə əsaslandığı halda, ikincisi isə protoplazmanın amfoter birləşmələrinin yükü ilə, absorbsiya olunan maddə arasındakı qarşılıqlı təsirlə əlaqədardır.

Maddələrin hüceyrəyə passiv daşınmasının əsasında diffuziya prosesi durur. Diffuziyanın yaranmasına səbəb – qazlarda və mayelərdə molekul və ionların malik olduqları kinetik enerjidir. Diffuziyanın sürəti (dm/dt), qatılıq qradienti (dc/dx) və diffuziyanın həyata keçirildiyi səthin (s) sahəsi ilə düz mütənasibdir (Fik qanunu). Yəni:

$$\frac{dm}{dt} = -DS \frac{dc}{dx}$$

burada: D – diffuziya əmsalındır (sm^2/s).

Sistemdə maddənin ümumi axını, qatılıq az olan tərəfə doğru olduğundan odur ki, tənlikdə mənfə işarəsi yazılır.

Diffuziyanın sürəti, zamana görə tədricən azalır. Membranın, özündən suyu və digər maddələri buraxmaq qabiliyyəti

yuxarıda deyildiyi kimi keçiricilik, daxil olan maddələr isə permeandalar adlanır. Permeandaların hüceyrəyə daxilolma sürəti (v), onların molekul çəkirlərinin (M) kvadrat kökü ilə tərs, qatılıq qradienti ($c_0 - c_i$) və lipidlərdə həllolma dərəcəsi (k) ilə düz mütənəsbdir.

$$v = \text{const} \cdot k \cdot \frac{1}{\sqrt{M}} (c_0 - c_i)$$

Molekul nə qədər kiçik və lipidlərdə çox həll olursa bir o qədər membrandan asanlıqla keçir.

Maddələrin membrandan keçməsi aşağıdakı mərhələlərdən ibarətdir: maddələrin membran fazasına daxil olması, membran fazasında hərəkəti və onların membrandan çıxması. Bu mərhələlərdən, bütövlükdə prosesin sürətini məhdudlaşdıranı, maddələrin membran fazasına daxil olmasıdır.

Maddənin kiçik hissəcikləri, membrandan, onun yağlarda həllolma qabiliyyətinə müvafiq şəkildə deyil, daha tez keçir. Çox güman ki, belə kiçik hissəciklər membranın lipid fazasında olan məsamələr vasitəsilə hüceyrəyə sürətlə daxil ola bilər. Bu cür təsəvvürlər, maddələrin hüceyrəyə keçməsinin iki yolu haqda olan və «lipid süzgəci» adlandırılan nəzəriyyənin əsasını təşkil edir. Bu nəzəriyyəyə görə daha iri, xüsusilə lipofil molekullar hüceyrəyə lipid təbəqəsi vasitəsilə diffuziya olunduqları halda, kiçik hissəciklər isə, membranın məsamələrindən «süzülməklə» keçirlər.

Maddələrin hüceyrəyə aktiv (metabolik) daşınmasında əsasən iki funksiya yerinə yetirilir: 1) maddə üçün membran, ya keçirici olmayan, yaxud da az keçiriciliyə malik olan hallarda, həmin maddənin membran vasitəsilə daşınması; 2) maddə hüceyrədə kimyəvi potensialın və ya qatılıq qradientinin əksinə toplana bilər.

Aktiv daşınmaya enerji, ATP formasında sərf olunur. Bundan başqa, aktiv daşınma, xüsusi daşıyıcılar vasitəsilə həyata keçirilir. Bu daşıyıcılardan hər biri substrat spesifikliyinə malikdir. Substrata görə spesifiklik membrandakı zülalların

hesabına əldə olunur. Membran zülalları ya substratın hər hansı alçaqmolekullu daşıyıcı ilə birləşməsini kataliz edir, ya da özü bilavasitə daşıyıcı rolunu oynayır. Maraqlıdır ki, ATP-dən asılı olmayan aktiv daşınma mexanizmi, plazmalemmada yox, mitoxondrilərin membranlarında mövcuddur. Bunu sübut edən dəlillərdən biri də odur ki, elektronların daşınmasını deyil, ATP-nin sintezini pozan ayırıcı agentlər, maddələrin mitoxondrilərə yox, hüceyrəyə daxil olmasını zəiflədir.

III FƏSİL

GÖBƏLƏKLƏRDƏ

QIDA MADDƏLƏRİNİN METABOLİZMİ

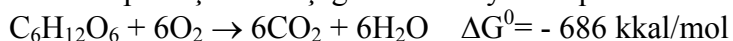
3.1. Tənəffüs və qıcqırma. Ümumi anlayışlar

Üzvi maddələrin parçalanması – dissimilyasiya (katabolizm) zamanı alınan enerji, hüceyrənin enderqonik reaksiyalarının gedşinə sərf olunur. Demək olar ki, bütün orqanizmlərdə dissimilyasiya prinsipə yaxın yollarla həyata keçir.

Dissimilyasiyanın iki əsas forması vardır: 1) tənəffüs; 2) qıcqırma. Qıcqırma prosesi nəticəsində üzvi maddələr axıra qədər parçalanmadıqlarından, toplanan son məhsullar enerji baxımından zəngin olur. Lakin tənəffüs zamanı üzvi maddələr sonadək (tamamilə) parçalanır, buna görə də, tənəffüsün son məhsullarında enerji ehtiyatı çox azalır. Özünün miqyasına və əhəmiyyətinə görə tənəffüs, qıcqırma prosesindən xeyli genişdir. Bununla belə, qıcqırma prosesi, tənəffüsə nisbətən üzvi maddənin parçalanmasının həm sadə, həm də daha qədim formasıdır. Tənəffüs və qıcqırma bioloji oksidləşmənin iki tərəfidir. Qıcqırma və tənəffüsün əsas substratları karbohidratlardır.

Hüceyrə kimi mürəkkəb sistemdə çoxlu sayda gedən müxtəlif proseslər, yalnız çox dəqiq surətdə tənzimlənmə və hüceyrə elementlərinin bir-birilə sinxron şəkildə qarşılıqlı təsiri şəraitində mümkündür. Belə qarşılıqlı təsir tənəffüs adlandırılan funksiyanın əsasını təşkil edir.

Üzvi maddələrin çevrilməsini həyata keçirən oksidləşmə – reduksiya proseslərinin məcmusu tənəffüs adlanır. Tənəffüs prosesini empirik şəkildə aşağıdakı kimi yazmaq olar.



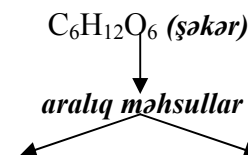
Uzun müddət, tənəffüs prosesinin bioloji əhəmiyyətini ancaq üzvi maddələrin çevrilməsi nəticəsində enerjinin

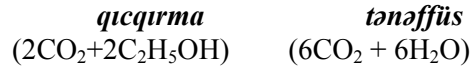
ayrılması və onun sonradan müxtəlif proseslərdə istifadə olunması kimi başa düşürdülər. Lakin sonralar bu prosesin biokimyəvi təbiətini və onun enzimatik sistemlərini ətraflı öyrəndikdə, məlum oldu ki, bu halda əmələ gələn aralıq məhsullar fəal metabolitlər olub, hüceyrənin mübadilə reaksiyalarında mühüm rol oynayır.

Əgər göbələk hüceyrəsi, bir qram molekul şəkərə görə tənəffüs prosesində təxminən 686 kkal enerji ayırırsa, qıcqırma zamanı isə ayrılan enerji ≈ 28 kkal-dir. Odur ki, qıcqırma prosesində tənəffüsdəki qədər (686 kkal) enerji almaq üçün istifadə edilən qidanın miqdarı təxminən 25 dəfə çox olmalıdır. Beləliklə də, qəbul olunan qidanın çox hissəsi enerji sərfiyyatına getdiyindən, odur ki, mitsellərin əmələ gəlməsinə sərf olunan şəkərlərin, göbələk tərəfindən mənimsənilən şəkərin ümumi miqdarına olan nisbəti – qənaət əmsalı çox nadir hallarda 50%-dən çox olur. Mühitdə şəkərin qatılığı çox olduqca (10-20%) göbələklərdə bu əmsal bəzən 10-12%-ə düşür.

Göbələklərdəki metabolizmdə, termodinamik nisbətlər Rubner əmsalı formasında ifadə edilir. Bu əmsal, böyüyən mitselin sərf etdiyi (kkal/q) enerjinin, göbələk tərəfindən mənimsənilən karbon mənbəyinin ümumi enerjisində olan (kkal/q) nisbətdir. Mitsellərdə olan maddələrin enerji tutumu (miqdarı), qlükozadakı miqdardan çox olduğundan odur ki, Rubner əmsalı, qənaət əmsalından adətən böyük olur.

İki fizioloji funksiya: tənəffüs və qıcqırma nəinki əlaqələri olmayan proseslərdir, əksinə onlar bir-birilə genetik əlaqədədir. Belə ki, tənəffüs substratının (şəkərlərin) çevrilməsinin ilk mərhələsi həm tənəffüs, həm də qıcqırma üçün ümumidir. Yəni:





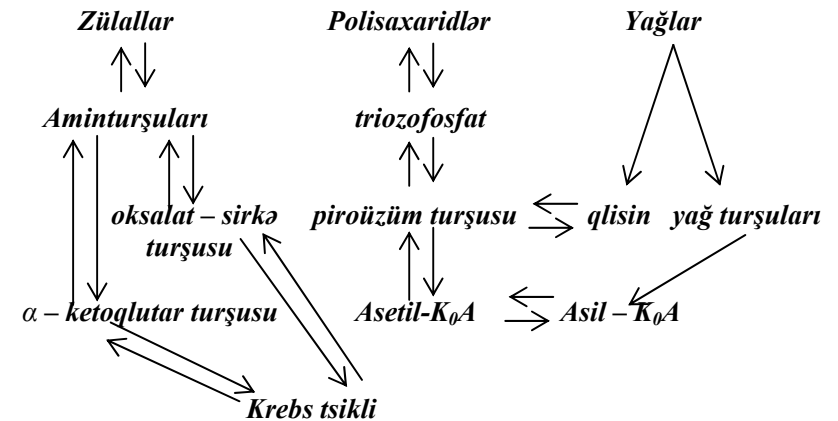
Ardıcıl çevrilmələr nəticəsində əmələ gələn aralıq məhsullar da hər iki proses üçün ümumi hesab edilir. Bu iki proses, bir-birindən, şəkərlərin parçalanması müəyyən mərhələyə çatdıqdan sonra ayrılır. Tənəffüslə qıcqırmanın bir-birindən fərqlənməsi aralıq məhsulların sonradan çevrilməsinin xarakterindən asılıdır. Tənəffüs və qıcqırma arasındakı genetik əlaqə, çoxlu sayda təcrübələrdə sübut olunaraq, hazırda hamı tərəfindən qəbul olunmuşdur. Beləliklə, tənəffüs bioloji oksidləşmənin aerob, qıcqırma isə anaerob (sirkə turşulu qıcqırma istisna olmaqla) yoludur. Bəzən qıcqırmaya anaerob tənəffüs də deyilir. Tənəffüsün dayanması canlının məhv olmasına səbəb olur. Odur ki, tənəffüs, orqanizmlərdə funksiyasına və miqyasına görə universal və mərkəzi prosesdir.

3.1.1. Tənəffüsün substratları və tənəffüs əmsalı

Tənəffüs prosesində istifadə olunan substratlardan ən mühümü karbohidratlardır. Hüceyrədə olan karbohidratların təxminən dördü üç hissəsi, tənəffüsdə sərf oluna bilər. Tənəffüs substratı kimi, zülallardan və yağlardan da istifadə edilir. Bir sıra heterotrof orqanizmlərdə (məsələn, kif göbələklərində) tənəffüs substratı, həmin orqanizmin yaşadığı mühitin tərkibindən asılıdır. Göbək və digər qrup orqanizmlər, təbiətdə rast gəlinən üzvi birləşmələri, o cümlədən, çətin mənimsənilən birləşmələri də ekzofermentlərin köməyi ilə istifadə edə bilirlər. Müxtəlif fermentlərin aktivləşmə qabiliyyəti və fəaliyyət göstərdiyi şəraitə görə bəzi iri və kiçik göbək taksonlarını bir-birindən fərqləndirmək mümkündür. Bir çox göbək zülalları ekzogen parçalanmağa qadirdir. Bunun üçün onlar, proteolitik fermentlərin üç əsas tipini mühitə ifraz edirlər. Bu fermentlərdən olan endopeptidazalar, zülal zənciri daxilində peptid rabitələrini qırır. Ekzopeptidlər, əksinə,

zəncirin yalnız sonuna təsir edir.

Mühüm qida maddələrindən biri də yağlardır (lipidlər). Yağların parçalanması, lipazanın təsiri ilə başlayır. Bu fermentin təsiri altında yağlar qliserin və yağ turşularına parçalanır. Yağları parçalayan göbək fermentlərinin əksəriyyətinin pH-optimumu qələvi sahəyə düşür, lakin bəzi göbələklərdə bu ferment neytral və ya turş mühitdə daha aktiv olur. Ən mühüm qida maddələrinin çevrilmə yollarının sxemi aşağıda verilmişdir.



Beləliklə də, çoxlu sayda müxtəlif yüksəkmolekullu birləşmələr tədricən parçalanaraq, monomerlər, onlardan isə karbon turşuları əmələ gəlir. Karbon turşularından proton və elektronlar ($2\text{H}^+ + 2\text{e}^-$) üç sistem: NAD(F), Flavin və Lipoit turşusu vasitəsilə vahid bir axına qoşulur və tənəffüsün elektronnaqliyyat dövrəsini qidalandırır.

Tənəffüsdə istifadə olunan substratın təbiətindən asılı olaraq tənəffüs əmsalının qiyməti dəyişilə bilər. Tənəffüs əmsalı, xaric olunan karbon qazının miqdarının, udulan oksigenin miqdarına olan nisbətidir:

$$RQ = \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$$

Tənəffüs əmsalının qiyməti aşağıdakı hallarda vahidə bərabər olur: tənəffüs substratı, reduksiya səviyyəsinə görə şəkərlərdəki kimi olsun; hüceyrə oksigenlə tam təchiz olunsun: proses, şəkərlərin son məhsullarına (CO_2 , H_2O) qədər davam etsin. Belə halların hər hansının pozulması, tənəffüs əmsalının vahiddən az, yaxud çox olmasına gətirib çıxarır. Əgər, tənəffüs prosesi, qıvcırma ilə birlikdə həyata keçirilsə, bu halda tənəffüs əmsalının qiyməti vahiddən çoxdur ($\text{RQ} > 1$).

Tənəffüs substratı kimi sərf olunan maddənin tərkibi hidrogenlə zəngin, oksigenlə isə kasıb olduqda $\text{RQ} > 1$ olacaqdır.

3.1.2. Tənəffüsün ferment sistemləri

Hüceyrələrdə bütün reaksiyalar kifayət qədər sürətlə getmir. Lakin spesifik bioloji katalizatorların – fermentlərin iştirakı ilə onların sürəti kəskin artır. Bütün fermentləri aşağıdakı 6 əsas sinfə bölürlər:

1. *Oksidoreduktazalar* (oksidləşdirici – reduksiyaedici fermentlər). Bu sinfə aid olan fermentlər sistemdə oksidləşmə – reduksiya reaksiyalarını kataliz edir.

2. *Transferazalar*. Bu fermentlər, bütöv atom qruplarının (fosfor turşusu, aminturşuları qalığı, amin və metil qruplarını və s.) bir birləşmədən digərinə daşınmasını kataliz edir.

3. *Hidrolazalar*. Böyük ferment qrupu olub, müxtəlif mürəkkəb (polimer) üzvi birləşmələrin suyun iştirakı ilə daha sadə birləşmələrə çevrilməsini həyata keçirir. Maddələrin bu cür parçalanması hidroliz adlanır.

4. *Liəzalar*. Hər hansı qrupun substratdan qeyri-hidrolitik yolla ayrılmasını kataliz edən fermentlərdir. Bu halda sistemdə ya ikiqat rabitələr əmələ gəlir və yaxud ayrılan qrup ikiqat rabitəyə birləşir.

5. *İzomerazalar*. Bu qrupun fermentləri üzvi maddələrin öz izomerlərinə çevrilməsini kataliz edir.

6. *Liqazalar (sintetazalar)*. ATP və digər nukleozid-fos-

fatlardakı pirofosfat rabitələrinin qırılması ilə əlaqədar olaraq iki molekulun birləşməsini kataliz edən fermentlərdir.

Tənəffüs substratlarının oksidləşmə – reduksiya çevrilmələrini kataliz edən fermentləri təsir xarakterinə görə dörd qrupa bölmək olar:

1) hidrogeni fəallaşdırırlar (dehidrogenazalar);

2) oksigeni fəallaşdırırlar (oksidazalar);

3) hidrogenin (elektronların) aralıq daşıyıcıları rolunu oynayan fermentlər;

4) köməkçi fermentlər.

Tənəffüs substratının əvvəlcədən hazırlanması bütöv bir ferment kompleksi tərəfindən həyata keçirilir. Bu kompleks köməkçi fermentlər qrupuna aid edilə bilər. Tənəffüs prosesində hidrogenin fəallaşması dehidrogenazalar vasitəsilədir. Bütün dehidrogenazalar ikikomponentli fermentlər – proteidlərdir. Metabolit hidrogenin hansı akseptor tərəfindən qəbul olunmasına görə dehidrogenazaları iki əsas qrupa ayırırlar. Birinci qrupa, fəallaşmış hidrogeni birbaşa oksigenə verən dehidrogenazalar aid edilir. Bu qrup fermentlər «aerob dehidrogenazalar» adlanır. İkinci qrupa aid olan dehidrogenazalar isə, fəallaşmış hidrogeni oksigenə deyil, hər hansı aralıq daşıyıcıya verir. Bu qrup fermentlərə «anaerob dehidrogenazalar» deyilir. Anaerob dehidrogenazalar, sayca birinci qrupdakından çoxdur və özləri də iki yarımqrupa bölünür. Bu və ya digər yarımqrupa aid olunma, elektronların ilk akseptorunun sitoxrom sistemi komponentləri və ya piridin nukleotid qrupu koenzimlərinin olması ilə müəyyən edilir. Piridin dehidrogenazalarının kofermenti nikotin-amidadenin dinukleotid (NAD) və nikotinamidadenin – dinukleotidfosfatdan (NADP) ibarətdir. Piridin dehidrogenazaları anaerob dehidrogenazalara aiddir. Bioloji oksidləşmənin gedişində onlar, substrat hidrogeninin ilk akseptoru rolunu oynayır.

Əksəriyyət reaksiyalar NAD^+ -ın iştirakı ilə dönmə oksidləşmə – reduksiya reaksiyalarıdır. Hidrogenin akseptoru NADP^+ olan reaksiyalar isə, az dərəcədə dönmə olur. Dehidro-

genazalar, hüceyrədə bir-birilə aralıq daşıyıcılar vasitəsilə əlaqə yaradır, bununla da, hüceyrələrdə anaerob şəraitdə oksidləşmə və reduksiya reaksiyalarının getməsi üçün imkan yaranır.

Aerob dehidrogenazaları (flavin oksidazaları) tənəffüs substratının hidrogenini (elektronları) bilavasitə oksigenə verirlər. Aerob dehidrogenazaların əksəriyyətinin prostetik qrupları, flavinadenindinukleotiddən (FAD), ancaq bəzilərininki isə, flavinmononukleotiddən (FMN) ibarətdir. Flavin fermentləri iki böyük qrupa bölünür: 1) metalflavoproteidlər; 2) tərkibində metal olmayan flavoproteidlər.

Adətən, flavin fermentləri tənəffüs substratından iki atom hidrogen qoparır və iminbirləşmə əmələ gətirir. Sonradan suyun iştirakı ilə həmin birləşmə spontan (öz-özünə) olaraq müvafiq ketoturşulara və ya aldehidlərə çevrilir.

Diqqəti cəlb edən əsas faktorlardan biri də odur ki, aerob dehidrogenazaların təsiri altında hidrogen – peroksid (H_2O_2) əmələ gəlir ki, bu da sonradan peroksidaza və ya katalaza tərəfindən parçalanır.

Oksigeni fəallaşdıran fermentlər – oksidazalar tərkiblərindəki metalın təbiətindən asılı olaraq iki yarımqrupa bölünür: 1) dəmir proteidlər; 2) mis proteidlər.

Terminal (sonuncu) oksidazaların böyük bir qrupu dəmir proteidlərdən ibarətdir. Dəmir proteidlər, ikikomponentli katalitik birləşmələr olub, prostetik qrupları dəmir – porfirindən əmələ gəlir. Dəmir – proteidlərə sitoxromlar, katalaza, peroksidaza və s. aid edilir. Terminal oksidaza fermentləri qrupunda misproteidlər olduqca mühüm əhəmiyyətə malikdir. Bu qrupun nümayəndələrindən polifenoloksidazaları, askorbinoksidazanı və s. göstərmək olar.

3.1.3. Qlikoliz prosesi (karbohidratların çevrilməsinin Emden – Meyerhof – Parnas yolu). Anaerob oksidləşmə

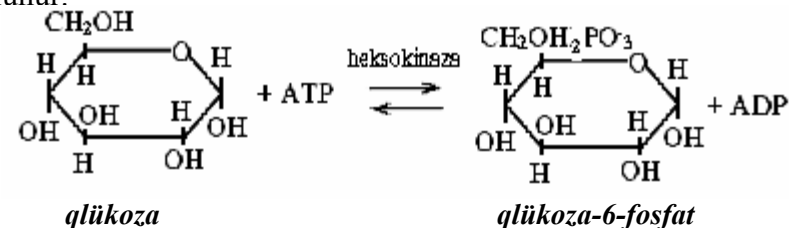
Qlikoliz prosesinin öyrənilməsində, xüsusilə mühüm rol

oynayan tədqiqatçılardan Emden, Meyerhofun və Parnasın xidmətlərini nəzərə alaraq, çox hallarda qlükolizi Emden – Meyerhof – Parnas yolu da adlandırırlar. Müəyyən edilmişdir ki, qıvcırma zamanı anaerob parçalanmaya, heksozanın sərbəst molekulu deyil, onun əvvəlcədən əmələ gəlmiş fosfor efiri məruz qalır.

Tənəffüsün anaerob mərhələsinin əhəmiyyəti ondadır ki, burada heksoza molekulunun kimyəvi cəhətdən ətalətliyi aradan qaldırılır və o, fəal hala düşür. Fəallaşma prosesi tədricən həyata keçirilir və bir sıra ardıcıl mərhələlərdən ibarət olur. Bu mərhələlər müvafiq fermentlər tərəfindən kataliz edilir.

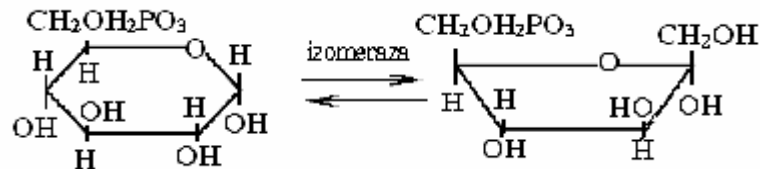
Göbələklərin əksəriyyətində karbonun metabolizmi ümumi sxem üzrə gedir və bu baxımdan digər orqanizmlərdəkinə, hətta heyvanlardakına da oxşayır. Bu cür mübadilənin ilk dövrləri maya göbələklərində daha ətraflı öyrənilmişdir və bunu aşağıdakı ardıcılıqla ifadə etmək olar.

1. Bu mərhələdə qlükoza molekulunun reaksiyaya girmək qabiliyyətinin artması, onun fosfor efinin əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Bu proses, heksokinaza fermenti vasitəsilə kataliz olunur.



Bu reaksiyada fosfor turşusu mənbəyini ATP təşkil edir. Özünün fosfat qruplarından birini qlükoza verərək ATP, ADP-yə çevrilir, qlükozadakı fosfor qrupu isə hidroksil qrupu ilə 6-cı karbon atomunda efir rabitəsini əmələ gətirir (Robinson efiri).

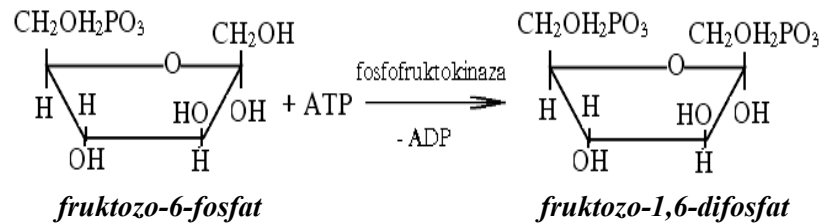
2. Qlükoza-6-fosfat və ya Robinson efiri, sonradan fruktofuronaza-6-fosfata çevrilir.



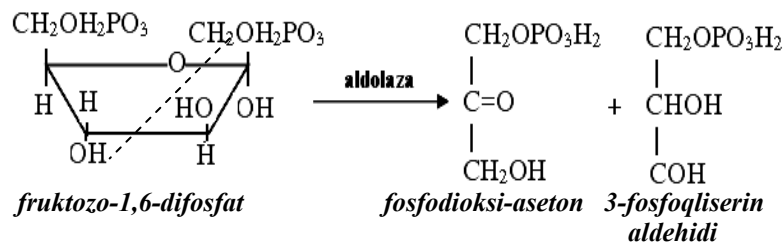
qlükoza-6-fosfat

fruktozo-6-fosfat

3. Heksozanın sonrakı fəallaşması, fruktozo-6-fosfatın, fruktozo-1,6-difosfata çevrilməsi ilə bağlıdır və proses, Mg^{2+} ionlarının iştirakı ilə fosfofruktokinaza fermenti vasitəsilə kataliz olunur.



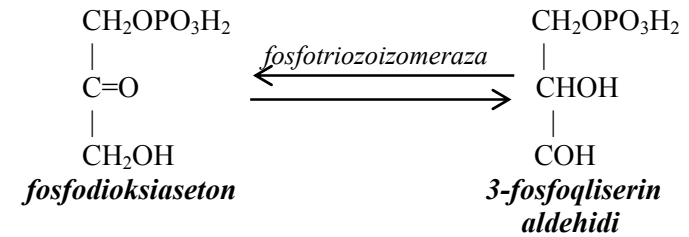
4. Əmələ gələn fruktozo-1,6-difosfat aldolaza fermentinin köməyi ilə iki fosfotriozaya: fosfodioksiasetona və 3-fosfoqliserin aldehydinə parçalanır.



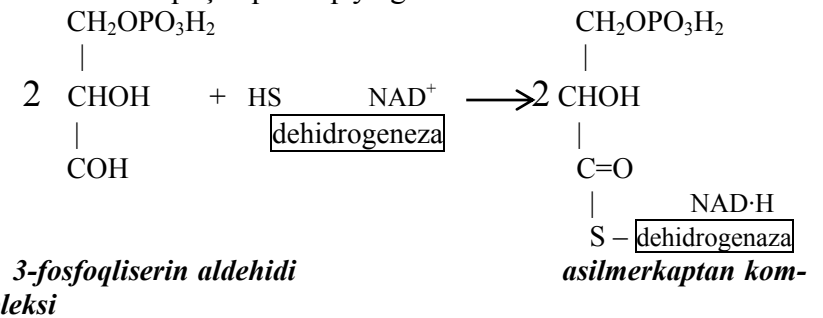
Beləliklə, hər bir qlükoza molekulunun fəallaşması və onun daha tez reaksiyaya girmək qabiliyyətinə malik olan iki üçkarbonlu birləşməyə ayrılması prosesi iki ATP molekulunun olması ilə həyata keçir.

5. Qlikolitik parçalanmanın sonrakı prosesində yalnız fos-

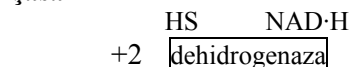
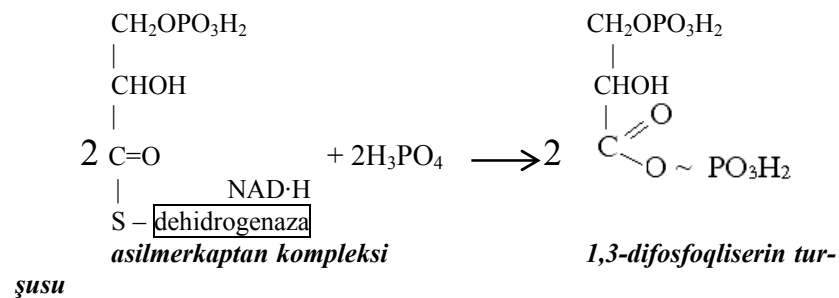
foqliserin aldehydi iştirak edir. Ona görə ki, hüceyrədə spesifik fosfotriozizomeraza fermentinin təsiri altında fosfodioksiaseton tamamilə fosfoqliserin aldehydinə çevrilir. Beləliklə də, qlükozanın hüceyrələrdə tamamilə istifadə olunmasına imkan yaranır.



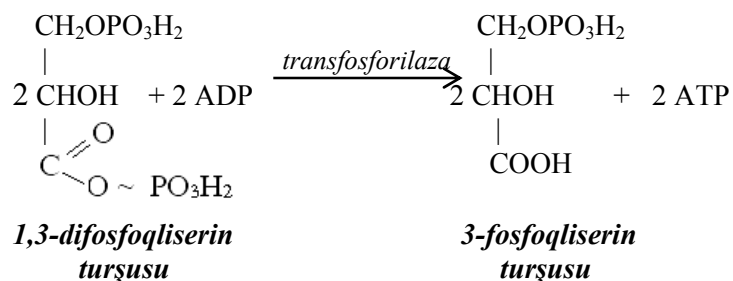
6. Qlikolizin sonrakı mərhələsi, 3-fosfoqliserin aldehydinin 1,3-difosfoqliserin turşusuna çevrilməsindən ibarətdir. Bu reaksiya, qlikolitik oksidləşmə-reduksiya reaksiyası adlanır və bir neçə mərhələdə gedir. Əvvəlcə, 3-fosfoqliserin aldehydi – SH qrupu vasitəsilə dehidrogenaza fermentinin zülalındakı polipeptid zənciri ilə qarşılıqlı əlaqəyə girir.



Asilmerkaptan kompleksi olan difosfopiridin nukleotid artıq oksidləşmiş deyil, reduksiya olunmuş vəziyyətdədir. Enerji ilə zəngin olan C~S rabitəsi davamsız olduğundan fosfor turşusunun iştirakı ilə spontan olaraq parçalanır.



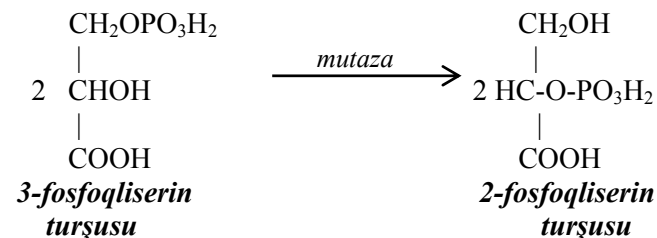
7. Qlikoliz prosesində sonrakı mərhələ, difosfoqliserin turşusunun onun monofosfor efirinə çevrilməsindən ibarətdir. Bu halda birinci karbon atomundakı makroerqik rabitə transfosforilaza fermentinin iştirakı ilə ADP-ə verilir və onu ATP-ə çevirir.



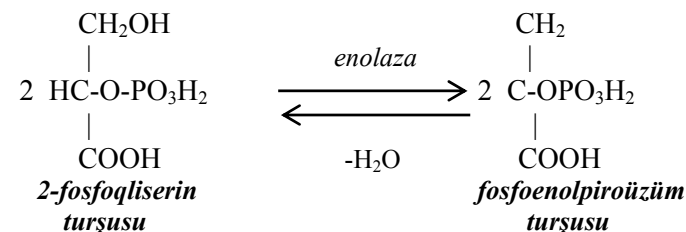
Bu reaksiyanın böyük əhəmiyyəti vardır, ona görə ki, burada fosfoqliserin aldehidinin oksidləşməsi nəticəsində ayrılan enerji, universal formaya – ATP-ə çevrilir. Bununla da, hüceyrə, əvvəlcədən qlikolizin fəallaşmasına sərf etdiyi enerjini tamamilə bərpa etmiş olur. K^+ və ya NH_2^+ , Mg^{2+} və ATP-in iştirakı ilə reaksiya tamamilə dönmə xarakter daşıyır. Lakin mühitdə K^+ ionları olmadıqda reaksiya praktiki olaraq getmir.

8. Qlikolizin növbəti mərhələsində fosfoqliserin turşusunun oksidləşməsi (dehidratlaşması) baş verir ki, bundan da əvvəl, onun molekulunda fosfor turşusu 3-vəziyyətindən 2-vəziyyətinə

keçir. Reaksiya belə gedir.

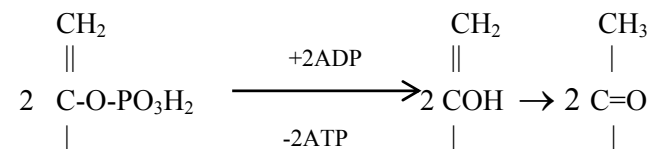


9. Əmələ gəlmiş 2-fosfoqliserin turşusu spesifik enolazaların köməyi ilə 2-fosfoenolpiroüzüm turşusuna çevrilir. Bu reaksiya magnezium, manqan və ya sink ionlarının iştirakı ilə fəallaşır.



Bu reaksiya flüor ionunun təsirindən tamamilə dayanır. Müəyyən edilmişdir ki, flüor enolazanın aktivliyini kəskin zəiflədir.

10. Qlikolizin sonrakı mərhələsində fosfoenolpiroüzüm turşusunun defosforlaşması baş verir və nəticədə enolpiroüzüm turşusu yaranmaqla, fosfor turşusunun qalığı ADP-ə keçir. Beləliklə də, iki molekul fosfoenolpiroüzüm turşusunun çevrilməsi hesabına 2 molekul ATP alınır.



COOH
fosfoenolpiroüzüm
turşusu

COOH
enolpiroüzüm
turşusu

COOH
piroüzüm
turşusu (piruvat)

Hazırda sübut edilmişdir ki, qlikolizin ümumi sürəti, fosfofruktokinazanın kataliz etdiyi reaksiyalarla məhdudlaşa bilər.

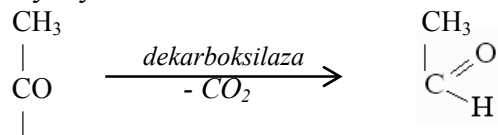
Qlikolizin əhəmiyyətini onun energetik effektivliyi baxımından qiymətləndirmək düzgün hesab edilmir. Bu prosesdə, tənəffüs substratında kəskin biokimyəvi dəyişikliklər baş verir və prosesin sonunda kimyəvi cəhətdən fəal və ləbil (mütəhərrik) metabolit-piroüzüm turşusu əmələ gəlir.

3.1.4. Qlikolizin son məhsullarının çevrilmə yolları.

Qıcırma (anaerob tənəffüs)

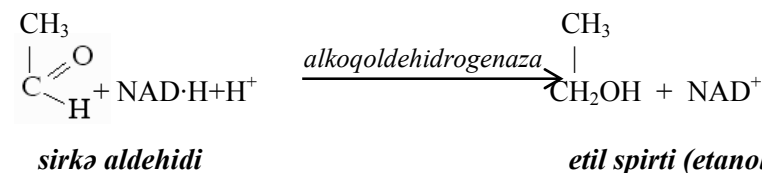
Qlikolizin son məhsulu olan piroüzüm turşusunun sonrakı çevrilməsi oksigenin iştirakı olmadan gedərsə (anaerob şəraitdə) bu proses qıcırma adlanır. Qıcırmanın müxtəlif növləri vardır. Həmin növlərin ilk mərhələsi – piroüzüm turşusunun əmələ gəlməsinə qədərki mərhələ, qlikolizdəki kimidir. Qıcırma növləri arasındakı fərq, piroüzüm turşusu əmələ gələndən sonra yaranır. Müxtəlif növ qıcırmaların adları, həmin növlərdə ən çox əmələ gələn məhsulun adı ilə adlanır.

Spirt qıcırması. Karbohidratların anaerob şəraitdə çevrilməsindən alınan məhsullardan biri də spirtədir. Spirt qıcırmasının xarakterik cəhəti odur ki, bu prosesi aparan orqanizmlər (məsələn, maya göbələkləri), anaerob şəraitdə aktivliyini saxlayan, piroüzüm turşusunun dekarboksilaza fermentinə malik olurlar. Bu fermentin təsiri ilə piroüzüm turşusundan CO₂ qoparılır və nəticədə sirkə aldehydi alınır. Sirkə aldehydi isə, reduksiya olunmuş NAD-dakı hidrogenin akseptoru rolunu oynayır.

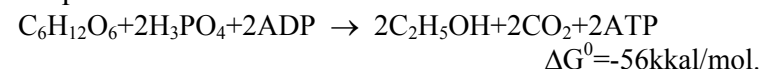


COOH
piroüzüm turşusu

sirkə aldehydi
(asetoaldehyd)

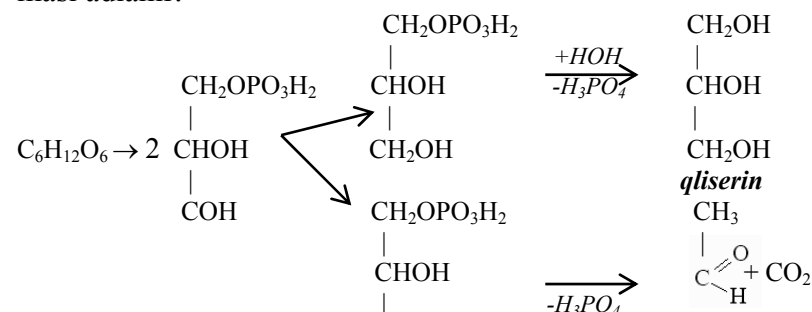


Spirt qıcırmasının ümumi reaksiyasını aşağıdakı kimi yazmaq olar:



Maya göbələkləri (*Saccharomyces cerevisiae* – pivə mayası, *Saccharomyces ellipsoideus* – şərab mayası) həmçinin də bakteriyalar (*Pseudomonas lindneri*), spirt sənayesində və şərabçılıqda mühüm rol oynayır. Mono və disaxaridlərdən fərqli olaraq nişasta (polisaxarid) qıcırmır. Buna görə də, pivə və şərabçılıqda, adətən, arpa cücərtilərindən hazırlanmış səmənindən istifadə edilir. Səmənidəki amilazanın təsiri ilə nişasta maltozayaqədər hidroliz edilir. Sonradan isə maltoza qlükozaya çevrilib, maya hüceyrələri tərəfindən qıcırma prosesinə sərf olunur. Spirt qıcırmasının əlavə məhsulları kimi: qliserin, sirkə, limon və kəhrəba turşuları, aseton və s. alınır.

Spirt qıcırmasının dəyişilmiş forması (normal spirt qıcırmasından fərqli olaraq). Neyberq qıcırmasının ikinci forması adlanır.



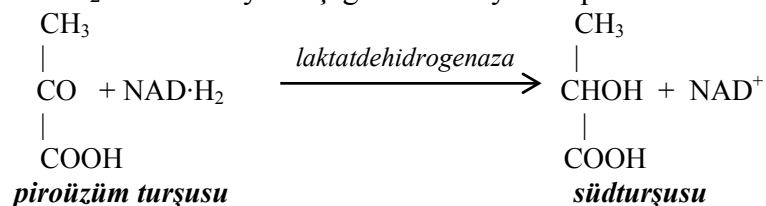
COOH

sirkə aldehidi

Spirit qıcqırmasının digər yolu qıcqırdılan qarışığın qələviləşdirilməsi zamanı meydana çıxır. Bu halda, aldehid spirtə qədər normal reduksiya olunmadığından dismutasiyaya məruz qalır. Odur ki, aldehidin bir hissəsi sirkə turşusunadək oksidləşir, digər hissəsi isə, etil spirtinə qədər reduksiya olunur. Spirit qıcqırmasının belə dəyişilməsi Neyberq qıcqırmasının üçüncü forması adlandırılır. Həmin prosesdə sirkə turşusu əmələ gəldiyindən mühit tədricən turşulaşır.

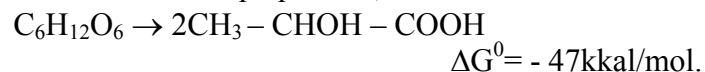
Südturşusu qıcqırması. Qıcqırmanın bu tipi, göbələklərdə, heyvanlarda, bakteriyalarda, yaşıl-yosun və ali bitkilərin toxumalarında rast gəlinir.

Südturşusu qıcqırması zamanı piroüzüm turşusu dekarboksilləşmir, əksinə, o, spesifik laktikodehidrogenaza fermentinin köməyi ilə reduksiya olunur. Bu reaksiyada hidrogenin donoru $\text{NAD}\cdot\text{H}_2$ -dir. Reaksiyanı aşağıdakı kimi yazmaq olar.

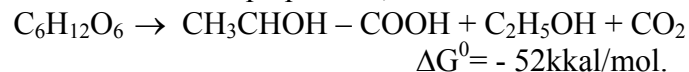


Südturşusu qıcqırmasının ümumi tənliyi belədir:

1) homofermentativ qıcqırmada;



2) heterofermentativ qıcqırmada;



Südturşusu bir sıra mikroorqanizmlərin inkişafını dəyərləndirir, süd məhsullarının, tərəvəzin və yaşıl yemlərin (silos və s.) konservləşdirilməsində istifadə olunur.

Qıcqırmanın müxtəlif tipdə olmasına baxmayaraq onların hamısında son məhsul reduksiya olunmuş birləşmələrdir və buna görə də xeyli enerji ehtiyatına malikdir.

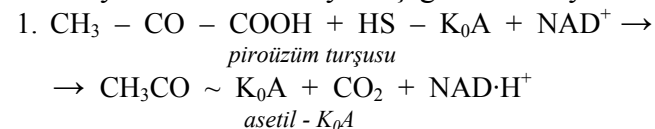
3.1.5. Krebs tsikli (aerob oksidləşmə)

Qlikoliz prosesi qurtardıqdan sonra, qlükozanın tənəffüsdə kimyəvi çevrilməsi aerob oksidləşmə ilə həyata keçir. Qlikolizin son məhsulu – piroüzüm turşusunun oksidləşərək axırda suya və karbon qazına çevrilməsi bir sıra mürəkkəb və ardıcıl reaksiyaların nəticəsində baş verir. Bu prosesdə çoxlu miqdarda fermentlər iştirak edir. Prosesin əsas mahiyyəti substratdakı hidrogenin fəallaşdırılması və onun (elektronun) fəallaşmış oksigenə verilməsindən ibarətdir.

Tənəffüs prosesində üzvi turşuların rolu ilk dəfə A. Sent-Diyerdi tərəfindən öyrənilmişdir. 1937-ci ildə həmin məsələ ingilis biokimyəçisi Krebs tərəfindən daha ətraflı öyrənilib, prosesin tsiklik olması sübut olundu. Buna görə də, limon turşusu tsiklini iki-üçkarbonlu turşular tsikli, yaxud tədqiqatçının şərəfinə Krebs tsikli adlandırırlar. Bu kəşf, müasir biokimyanın ən mühüm nailiyyətlərindən biridir. Həmin kəşfə görə 1958-ci ildə Krebsə Nobel mükafatı verilmişdir.

Krebs tsikli aşağıda qeyd edilən bir sıra ardıcıl reaksiyalar kompleksindən ibarətdir. Bu kompleksə daxil olan ilk mərhələ, piroüzüm turşusunun oksidləşdirici dekarboksilləşməsidir. Reaksiyanın həyata keçirilməsində koferment kimi NAD, NADP iştirak edir. Bundan başqa, reaksiyada, həmçinin, lipoit turşusu və koferment – A (K_0A) ilə yanaşı, həm də Mg^{2+} -nin də iştirakı lazımdır.

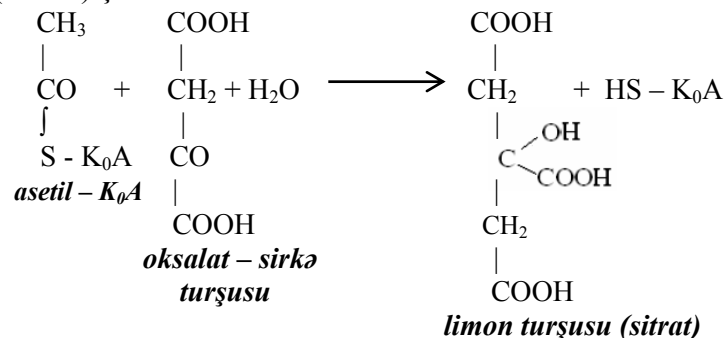
Reaksiyanın ümumi tənliyini aşağıdakı kimi yazmaq olar:



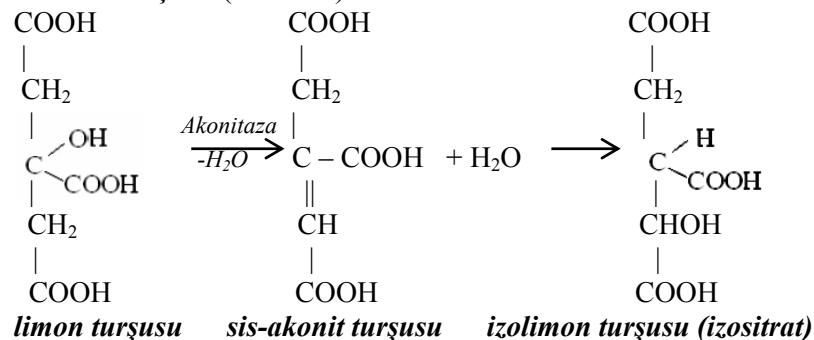
Reaksiya nəticəsində reduksiya olunmuş - $\text{NAD}\cdot\text{H}^+$, asetil –

K₀A və CO₂ əmələ gəlir.

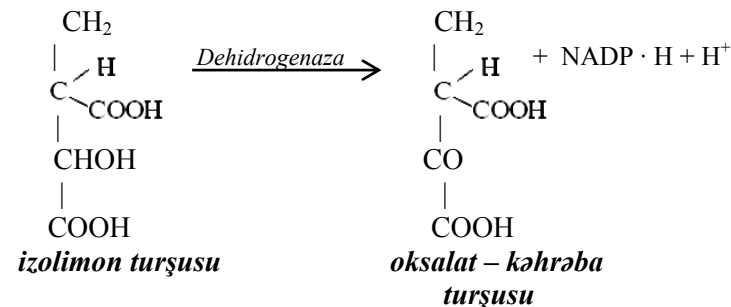
2. Müəyyən edilmişdir ki, əmələ gəlmiş asetil – K₀A, oksalat-sirkə turşusu ilə kondensasiya edərək, limon turşusuna (sitrat) çevrilir.



3. Bu mərhələdə limon turşusu dehidratlaşaraq (bir molekul su itirərək), sis-akonit turşusu əmələ gətirir. Belə reaksiyada akonitaza iştirak edir. Reaksiyada yenidən hidratlaşma hesabına izolimon turşusu (izositrat) alınır.

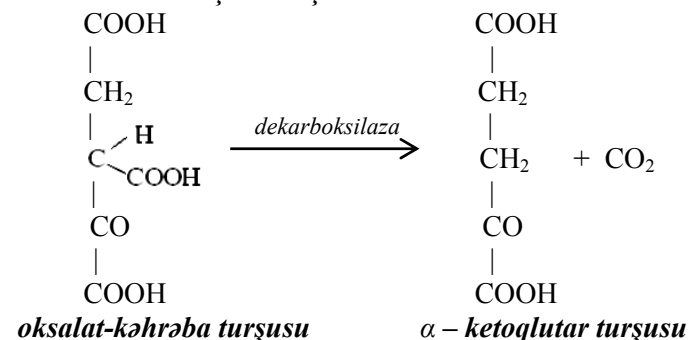


4. Krebs tsiklinin növbəti mərhələsi izolimon turşusunun oksidləşməsidir. Bu proses spesifik dehidrogenaza – izositrat-dehidrogenaza vasitəsilə kataliz edilir. Fermentin koferment hissəsi NADP-dən ibarətdir.

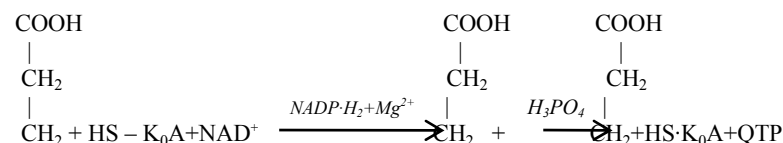


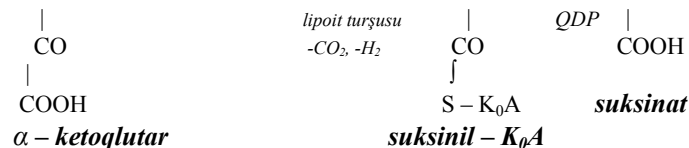
5. Əmələ gəlmiş oksalat-kəhrəba turşusu (oksalat-suksinat) spesifik dekarboksilaza fermentinin iştirakı ilə α – ketoqlutar turşusuna çevrilir.

Bu mərhələdə karbohidratlarda olan karbonun ikinci dəfə CO₂ şəklində xaric olması baş verir. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, müəyyən şəraitdə dekarboksilazanın kataliz etdiyi bu reaksiya dönən olur və α – ketoqlutar turşusu karboksilləşərək oksalat-kəhrəba turşusuna çevrilir.

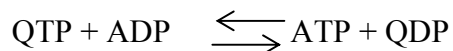


6. Sonrakı mərhələdə α – ketoqlutar turşusu oksidləşdirici dekarboksilləşməyə məruz qalır və kəhrəba turşusuna (süksinata) çevrilir.

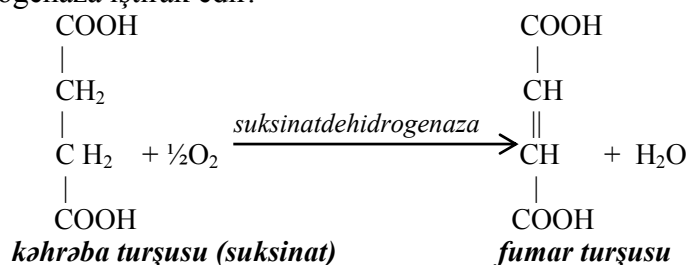




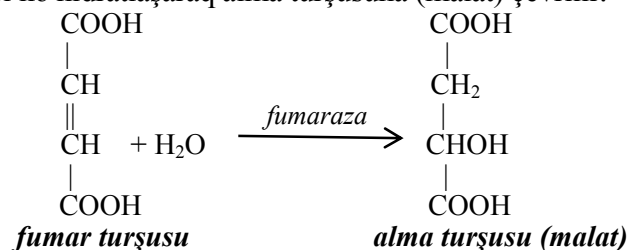
Bu prosesdə kofaktor rolunu, NAD^+ , NADP^+ , lipoit turşusu, K_0A və Mg^{2+} oynayır. Bundan başqa, reaksiyada qvaniz-indifosfat (QDP) iştirak edir və qeyri-üzvi fosfat qrupunu özünə birləşdirərək qvanizintrifosfat (QTP) formasına keçir. Əmələ gəlmiş QTP özündəki fosfat qalığını ADP-ə verərək onun ATP-ə çevrilməsini, yəni substrat səviyyəsində fosforlaşmanı təmin edir.



7. Krebs tsiklinin sonrakı mərhələsində kəhrəba turşusu (suksinat) oksidləşməyə məruz qalır. Bu prosesdə suksinatdehidrogenaza iştirak edir.

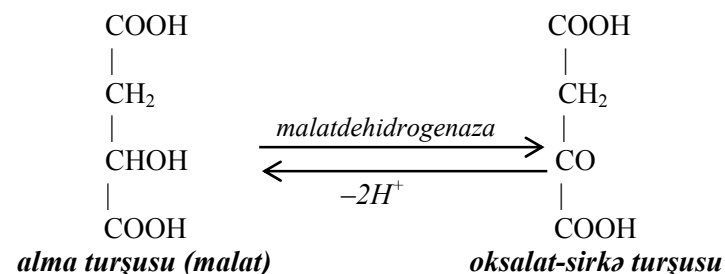


8. Əmələ gəlmiş fumar turşusu (doymamış turşu) fumarazanın təsiri ilə hidratlaşaraq alma turşusuna (malat) çevrilir.

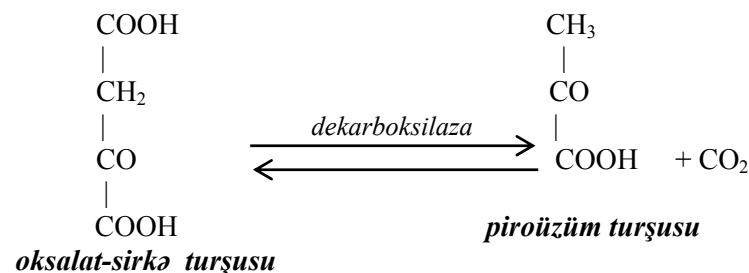


Mühitdəki şəraitdən asılı olaraq (pH, temperatur və s.) fumarazanın iştirakı ilə fumar turşusunun alma turşusuna və əksinə çevrilməsi həyata keçirilə bilər.

9. Növbəti mərhələdə spesifik malatdehidrogenazalar, alma turşusunun oksalat-sirkə turşusuna çevrilməsini kataliz edir.



Reaksiya nəticəsində alınmış oksalat-sirkə turşusu isə dekarboksilazaların köməyiylə dekarboksilləşərək piroüzüm turşusuna çevrilə bilər.



Krebs tsiklinə yaranan birləşmələr, hüceyrədə mühüm əhəmiyyətə malikdir.

3.1.6. Göbələklərdə tənəffüsün intensivliyi və oksidləşmənin alternativ yolları

İbtidai göbələklərin qidalanma xüsusiyyəti və onların müxtəlif maddələr, o cümlədən, hidrolitik fermentlər sintez etmək qabiliyyəti biokimyacıların və fizioloqların diqqətini cəlb etmişdir. Belə ki, bu xüsusiyyətlər, göbələklərin pato-

genliyi ilə bilavasitə əlaqədardır.

Göbələklərin tənəffüsü və onlarda, ümumiyyətlə, oksidləşdirici sistemlərin öyrənilməsinə qismən az diqqət yetirilmişdir. Hazırda bu sahədə xeyli təcrübi materiallar toplanmışdır.

Məlumdur ki, göbələklər arasında obliqat (həqiqi) anaeroblar yoxdur. Bir qayda olaraq, yaxşı aerasiya şəraiti göbələklərdə böyüməni və mitsellərin tənəffüsünü gücləndirir. Bununla yanaşı, bəzi göbələklər oksigen çatışmazlığına qarşı çox dözümlüdürlər. Məsələn, *Fusarium oxysporum* göbələyi anaerob şəraitdə 13 həftəyədək yaşaya bilir. Göbələklərin bəziləri isə, məsələn, *Ascophanus carneus*, seyrək oksigen mühitində, yəni atmosferdəki oksigenin miqdarı 3,5% olduqda (norma 21%-dir) daha yaxşı inkişaf edirlər.

Müxtəlif göbələklər, atmosferdəki karbon qazının miqdarına (0,03%) qarşı da müxtəlif cür reaksiya verirlər. Karbon qazının 1-5% olduğu hallarda *Verticillium*, *Fusarium* və s. cinsə aid göbələklərdə sporəmələgəlmə prosesinin sürətlənməsi müşahidə olunmuşdur. Lakin CO₂-nin yüksək qatılıqları göbələklərin inkişafına mənfi təsir edir, xüsusilə də, onlarda sporəmələgəlmə prosesi daha tez pozulur.

Aparılan tədqiqatlar göstərir ki, tənəffüsün intensivliyi sabit kəmiyyət deyildir. Bu kəmiyyəti həm ayrılan CO₂-nin, həm də udulan O₂-nin miqdarına görə təyin etmək olar. Lakin daha dürüst məlumatı O₂-nin udulmasına görə almaq mümkündür. Göbələk mitsellərinin ümumi tənəffüs aktivliyi yüksək qiymətlərə çatır. Məsələn, *Phytophthora infestans* göbələyinin 18 – 22 günlük mitsellərinin tənəffüsü orta hesabla 430 – 450 mkl O₂/s-a çatır. Göbələk kulturasının yaşı artdıqca onlarda tənəffüsün intensivliyi də dəyişir.

Tənəffüs substratı kimi, göbələk, müxtəlif maddələrdən istifadə etmək qabiliyyətinə malikdir. XX əsrin ikinci yarısında Blekman və Mefferd (Blackman A., Mefferd, 1956) müəyyən etmişlər ki, Çapek mühitində böyüyən *Sphacelotheca cruenta* göbələyi müxtəlif birləşmələri, mitselial və sporidial inkişaf fazalarında eyni dərəcədə oksidləşdirə bilir. Bu müəlliflərin al-

dıqları nəticələrə görə göbələklər tərəfindən azot tərkibli birləşmələr, karbohidratlara nisbətən bir qədər zəif oksidləşirlər.

Tədqiqat işlərindən (Staples, 1957) aydın olmuşdur ki, taxılların yarpaqlarında pas xəstəliyi yaradan göbələklərin uredosporlarında Krebs tsiklinə aid olan turşular; kəhrəba, limon, akonit və s. vardır. Göbələyin olduğu mühitə ekzogen olaraq kəhrəba turşusunun duzlarını əlavə etdikdə, zədələnməmiş uredosporların oksigen udması prosesi xeyli yüksəlir. Lakin bu cür oksidləşmə prosesi, suksinatdehidrogenazanın inhibitoru – malonat tərəfindən zəiflədir. Göbələklərin uredosporlarının tənəffüsü üçün substrat kimi yağ turşularından da istifadə edilir.

Qlikolizin oksidləşdirici metabolizmə qoşulması, göbələklərdə müxtəlif yollarla baş verir. Belə ki, göbələklərin sporları və mitsellərində qlükozanın çevrilməsini həyata keçirən yolların hamısı aşkar olunmuşdur. Hazırda hüceyrədə qlükozanın metabolizmində iştirak edən və məlum olan yollar bunlardır: Qlikoliz (Emden – Meyerhof – Parnas yolu), heksozomonofosfat (pentozomonofosfat) tsikli və Etner – Dudorov tsikli. Hüceyrələrdə qlükozanın çevrilməsinin bu və ya digər yolu barəsində, bu prosesdə iştirak edən fermentlərin aktivliyinin dəyişilməsinə görə mühakimə yürütmək olar. Qlikolitik yolda iştirak edən fermentlərin əksəriyyəti, digər çevirmə yolları (heksozomonofosfat, Etner-Dudorov) üçün də ümumidir.

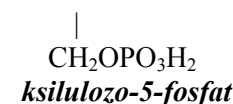
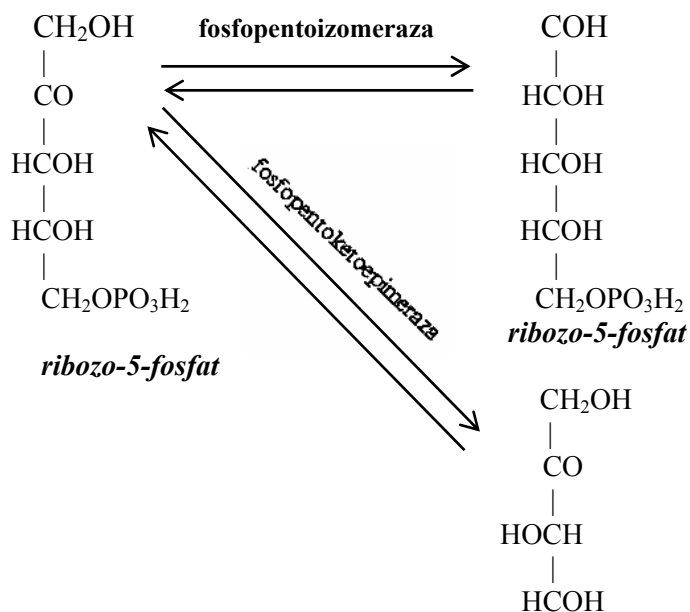
Mövcud olan məlumatlara görə göbələklərin tənəffüs prosesində, qlikolitik yolun üstünlük təşkil etməsinə baxmayaraq, onlarda heksozomonofosfat yolu da geniş yayılmışdır.

Karbohidratların heksozomonofosfat yolu ilə oksidləşməsi, aerob orqanizmlərdə, xüsusilə yaxşı inkişaf etmişdir. Lakin heksozomonofosfat yolunun əhəmiyyəti və onun yaşıl bitkilərdəki fotosintezlə və nuklein turşularının sintezi ilə əlaqəsinin öyrənilməsi sonralar mümkün olmuşdur. Bu prosesin ibtidai orqanizmlərdə ətraflı öyrənilməsi göstərdi ki, anaerob olan qlikolizdən fərqli olaraq burada başqa qrup fermentlər iştirak edir. Nəzərə alınsa ki, oksidləşmə, heksozomonofosfat yolu ilə gedir və burada qlükozanın ilk dəfə fosforlaşmasından sonra daha fosforlaşma getmir, onda bu prosesdə qeyri-üzvi fosfata

ehtiyacın olmadığı başa düşülür. Odur ki, bu prosesi natrium-flüor və yodasetat ləngidə bilmir. Heksozomonofosfat tsiklinin bəzi mərhələləri NADP-nin və həm də – SH qrupunun olmasını da tələb edir.

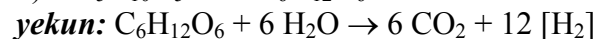
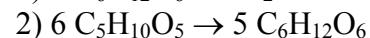
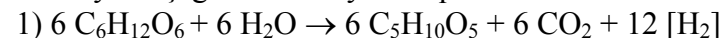
Karbohidratların heksozomonofosfat yolu ilə çevrilməsinin birinci mərhələsi, qlükozo-6-fosfatın dehidrogenazanın iştirakı ilə oksidləşərək əvvəlcə 6-fosfoqlükonolaktona, sonra isə 6-fosfoqlükona çevrilməsindən ibarətdir.

Əmələ gəlmiş 6-fosfoqlükon turşusu sonradan dekarboksilləşmə ilə yanaşı, oksidləşmə prosesinə də məruz qalır. Bu reaksiya nəticəsində, pentozalardan ribulozo-5-fosfat, daha sonra izomerləşmə sayəsində ribozo-5-fosfat alınır. Ribozo, ribonuklein turşularının və bir sıra kofermentlərin sintezi üçün xammal rolunu oynayır. Bu kofermentlər isə, karbohidrat mübadiləsində bilavasitə iştirak edirlər. Bu mərhələdə ribozo-5-fosfatla yanaşı, həm də fermentativ yolla ksilulozo-5 fosfat da əmələ gəlir.



Tsiklin bu mərhələsini anoksidativ faza da adlandırırlar. Oksidləşdirici dekarboksilləşməyə məruz qalan pentozofosfatlar metabolizm prosesində toplanıb qalmır. Onlar sonradan dəyişikliyə uğrayır, nəticədə triozofosfat və sedoheptulozo-7-fosfat əmələ gəlir. Sedoheptulozo-7-fosfat, 3-fosfo-qliserin aldehydi ilə transaldolazanın köməyiylə birləşir və fruktozo-6-fosfat və eritrozo-4-fosfata çevrilir. Alınmış eritrozo-4-fosfat, transketolazanın iştirakı ilə ksilulozo-5-fosfatla kondensasiyaya məruz qala bilir. Bu halda fruktozo-6-fosfat və 3-fosfoqliserin aldehydi əmələ gəlir. 3-fosfoqliserin aldehydi izomerləşərək, fosfodioksiasetona çevrilir. Bu proses, iki triozanın fermentativ yolla kondensasiyası ilə müşayiət olunur. Nəticədə fruktozo-1,6-difosfat alınır, lakin bu birləşmə hidroliz olunaraq fruktozo-6-fosfata çevrilir. Fruktozo-6-fosfat isə fosfoheksoizomerazanın təsiri ilə izomerləşərək qlükozo-6-fosfatı əmələ gətirir.

Beləliklə, heksozomonofosfat (pentozofosfat) tsiklinin empirik tənliyini aşağıdakı kimi yazmaq olar.



Müəyyən edilmişdir ki, bir molekul qlükozanın tamamilə oksidləşərək CO₂-yə çevrilməsi, tsiklin altı dəfə təkrar olunmasını tələb edir. Bu tsikli bütövlükdə sxematik olaraq aşağıdakı kimi də göstərmək olar. Heksozomonofosfat tsikli, xeyli miqdarda (12NADP·H+H⁺) reduksiya olunmuş koferment əmələ gətirməklə, mitoxondrilərin tənəffüs dövrəsində enerji mənbəyi rolunu da oynayır. Bu zaman 35 molekul ATP alınır.

Qeyd etmək lazımdır ki, heksozomonofosfat tsikli ilə qlikoliz arasında heksozaya görə rəqabət yaranır. Əgər qlikoliz tamamilə anaerob şəraitdə gedirsə, heksozomonofosfat tsikli isə ancaq oksigenin iştirakı ilə gedir. Bu, heksozomonofosfat yolundakı dehidrogenazaların NADP·H-n O₂-nin iştirakı ilə

oksidləşmə sürətilə əlaqədardır. Qlikoliz prosesi zəifləyən və ya pozulan hallarda, heksozomonofosfat tsikli fəallaşır, yaxud əksinə, heksozomonofosfat yolunun zəifləməsi, qlükozanın qlikolitik oksidləşməsini sürətləndirir.

C₆-heksozofosfat,

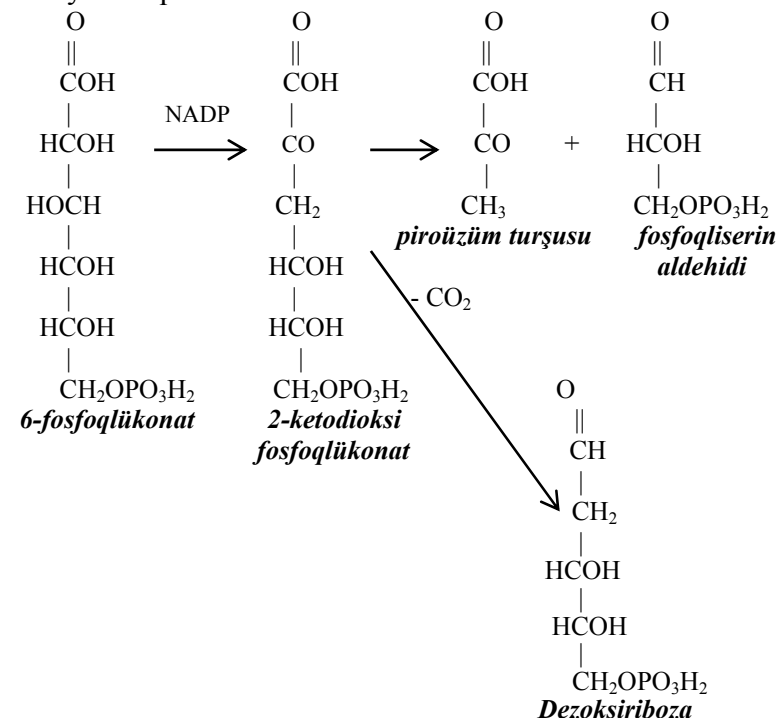
C₅-pentozofosfat

Heksozaların oksidləşməsinə görə, qlikolizlə heksozomonofosfat tsikli, alternativ yollar olmalarına baxmayaraq, onların ümumi xüsusiyyətləri də vardır. Məsələn, qeyri-üzvi fosfat və ADP çatışmadıqda hər iki prosesin sürəti xeyli azalır, başqa sözlə hər iki sistem Krebtri effektinə malik olur (qlükozanın sistemə daxil edilməsi zamanı, ADP və qeyri-üzvi fosfat çatışmadıqda tənəffüsün pozulması).

Heterotraf orqanizmlərdə, o cümlədən, göbələklərdə heksozomonofosfat oksidləşmə yolu, hüceyrədə pentozların (ribozo-5-fosfat) əmələ gəlməsinin yeganə mənbəyidir. Məlumdur ki, bu pentozlar nuklein turşularının və müxtəlif nukleotidlərin sintezi üçün lazımdır (məsələn, piridin və flavin nukleotidləri, adenil sistemi və s.). Beləliklə də, heksozomonofosfat tsikli hüceyrədə həm plastik, həm də energetik mübadilədə çox böyük əhəmiyyətə malikdir.

Hüceyrədə bioloji oksidləşmənin alternativ yollarından biri də qlükozanın, 6-fosfoqlükonat vasitəsilə Etner-Dudorov tsikli ilə oksidləşməsidir. Bu oksidləşmə yolu, bir çox mikroorqanizmlərdə qlikolitik və heksozomonofosfat yolları iştirak etmədikdə, xüsusilə mühüm rol oynayır. Məsələn, *Tilletia caries* göbələyində qlükozanın oksidləşməsinin yeganə yolu Etner-Dudorov tsiklidir. Bu prosesi qısa şəkildə aşağıdakı

kimi yazmaq olar.



Mövcud olan məlumatlara görə, göbələklərin tənəffüs prosesində qlikolitik yol, digər alternativ yollara nisbətən üstünlük təşkil edir. Qlükozanın oksidləşməsinin heksozomonofosfat yolu da göbələklərdə qlikolitik yoldan geri qalır (cədvəl 4).

Cədvəl 4

Göbələklərdə qlükozanın oksidləşməsinin alternativ yollarının nisbəti

Göbələk	Qlikoliti k %	Heksozom omofosfat	Etner- Dudoro v	Ədəbiyyat mənbəyi
<i>Aspergillus niger</i>	78	—	—	Shu et al. 1954
<i>Caldariomyces fumaqo</i>	—	35	65	Ramachandran a Gottlieb, 1953
<i>Claviceps purpurea</i>	90-96	10-4	—	Mc Donald et al. 1960
<i>Fusarium lini</i>	83	17	—	Heath et al, 1956

Melampsora lini	62	38	—	Williams et al, 1968
Penicillium chrysogenum	56-70	46-30	—	Lewis et al, 1954
Penicillium digitatum	77-83	23-17	—	Wanq et al, 1958
Rhizopus oryzae	100	—	—	Gibbs a Gastel, 1953
Tilletia caries (mitselləri)	66	34	—	Newburq a Cheldelin, 1958
Tilletia caries (sporları)	—	—	100	Newburq a Cheldelin, 1958
Tilletia contraversa (sporları)	33	67	—	Newburq a Cheldelin, 1959
Ustilago maydis	—	100	—	Mc. Kinsey, 1964
Verticillium alboatrum	48	52	—	Brandt a Wanq, 1960

Göbələklərdə tənəffüs prosesində qlükozanın çevrilməsinin bu və ya digər yolu ştammin fərdi xüsusiyyətlərindən də asılıdır. Məsələn, avirulent ştamm olan Fusarium oxysporum – da əsas oksidləşmə yolu heksozomonofosfat olduğu halda, bu göbələyin virulent ştammında isə, həm qlikolitik, həm də heksozomonofosfat yolu eyni dərəcədə iştirak edir. Karbohidratların oksidləşməsinin müxtəlif yollarının nisbəti, göbələklərin həyat tsikli ərzində də dəyişilə bilər. Məsələn, Asperqillus niqer göbələyinin inkişafının ilk mərhələlərində (ikigünlük) qlükozanın oksidləşməsinin heksozomonofosfat yolu üstünlük təşkil edərsə, həmin göbələyin sporəmələgəlmə dövründə isə üstünlük qlikolitik yola keçir. Bəzi göbələklərin mitsellərində qliksəlat tsiklinə aid fermentlər – izositratliaza və malatsintetaza aşkar edilmişdir.

Qlikoliz nəticəsində əmələ gələn piroüzüm turşusu (piruvat), Krebs tsikli vasitəsilə çevrilməyə məruz qalır, lakin bu cür oksidləşmə yolu göbələklərin heç də hamısında üstünlük təşkil etmir. Krebs tsiklinə məxsus oksidləşmə (aerob oksidləşmənin əsas yolu) müxtəlif şöbələrə aid göbələklərdə müəyyən olunmuşdur (cədvəl 5).

Cədvəl 5

Krebs tsikli aşkar olunan göbələklərin əsas nümayəndələri

Şöbələr	Göbələklər
Oomycota	Phytophthora infestans, Pythium və s.
Ascomycota	Claviceps purpurea, Gibberella zeae, Monilinia fructicola və s.
Basidiomycota	Merillius, Polyporus palustris, Uromyces appendiculatus, Ustilago maydis və s.
Deuteromycota	Asperqillus niqer, Asperqillus oryzae, Caldariomyces fumaqo, Fusarium oxysporum, Penicillium digitatum və s.

3.1.7. Tənəffüsün elektronnaqliyyat dövrəsi və oksidləşdirici fosforlaşma

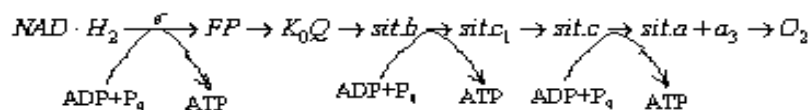
Oksidləşən substratdan elektronların oksigenə daşınması, mitoxondrilərdə yerləşən tənəffüs dövrəsi komponentləri vasitəsilə həyata keçirilir. Substratın oksidləşməsinə, oksigenin reduksiyası ilə əlaqələndirən, hidrogenin (elektronların) – $2H^+ + 2e^-$, daşınma reaksiyaları tənəffüsün elektronnaqliyyat dövrəsi adlanır.

Tənəffüsün elektronnaqliyyat və ya qısaca, tənəffüs dövrəsi, mahiyyəti etibarilə, oksidləşmə – reduksiya reaksiyalarının ardıcılığından ibarətdir. Elektronların redoks sistemlər (oksidləşmə-reduksiya) arasında hərəkət istiqaməti, həmin sistemlərdəki redoks potensialın (E_0) qiyməti ilə müəyyən edilir.

Elektronlar, spontan olaraq daha çox mənfi redoks potensialı sistemdən, müsbət potensiala malik sistemə daşına bilər. Beləliklə də, ən çox müsbət potensialı sistem, istənilən mənfi potensialı sistemi oksidləşdirməyə qabildir. Güclü mənfi potensialı olan sistem sanki «elektron təzyiqi», müsbət potensialı olan sistem isə «elektron sorulması» yaradır. Bu proseslər mitoxondrilərdə həyata keçirilir. Mitoxondrilər, tədqiq olunan göbələklərin hamısında aşkar edilmişdir və özlərinin əsas xassələrinə görə ali bitkilərin və heyvanların mitoxondrilərindən o qədər də fərqlənmirlər.

Göbələklərin mitoxondrilərində morfoloji dəyişikliklər, orqanizmin növündən, inkişaf mərhələsindən və xarici təsirlərdən asılıdır. Bu cür dəyişikliklər, hər şeydən əvvəl, orqanoidin forma və ölçülərində özünü büruzə verir. Adətən göbələklərdə mitoxondrilər qlobus və ya ellips şəklində olurlar, lakin intensiv böyüyən hiflərdə bunlar uzunsov formadadır. Göbələk mitoxondrilərində kristlərin miqdarı müxtəlifdir. Bir qayda olaraq, ali bitkilərə nisbətən göbələklərdəki mitoxondrilərdə kristlər azdır. Bütün göbələklərdə kristlər lamelyar quruluşdadır. Yalnız Oomycota şöbəsinə aid olan göbələklərdə kristlər boruşəkillidir. Kristlər mitoxondrilərdə düzgün və ya qeyri-düzgün qaydada yerləşə bilər. Məsələn, *Rhizopus* göbələyinin hiflərində mitoxondrinin kristləri düzgün, *Pythium debaryanum* göbələyində isə qeyri-düzgündür.

Göbələk hiflərində tənəffüs dövrəsinin komponentləri aşkar edilmişdir. Göbələklərin əksəriyyətində elektronların oksigenə daşınması, ali bitkilərdəki kimi daşıyıcılar qrupu tərəfindən həyata keçirilir. Bir çox göbələk mitsellərində sırf sitoxrom spektri, həmçinin də elektronların aralıq daşıyıcıları müəyyən olunmuşdur. Belə ki, *Fusarium lini* göbələyinin mitsellərindəki mitoxondrilərdə sitoxromlardan: a, b, c, həmçinin də, sitoxromoksidaza, diaforaza, NAD·H və NADP·H – sitoxrom C – reduktaza aşkar edilmişdir. Göbələklərin elektronnaqliyyat dövrəsi komponentlərinin ardıcılığını aşağıdakı kimi yazmaq olar.



Göbələk sporeləri və mitsellərinin tənəffüs prosesində sitoxromoksidazanın (sit.a+a₃) iştirakı *Phytophthora infestans*, *Ustilago maydis*, *Fusarium oxysporum* və digərlərində diferensial spektroskopiyaya metodu ilə müəyyənləşdirilmişdir. Tədqiqatçılar, patogen göbələk mitsellərindən oksidləşdirici

fosforlaşma (fosforlaşdırıcı oksidləşmə) qabiliyyətini saxlayan və funksional baxımdan aktiv olan mitoxondriləri ayırarkən bir sıra çətinliklərlə qarşılaşırlar. Belə uğursuzluqların səbəbini göbələk mitsellərinin qılıfının çox möhkəm olması ilə əlaqələndirirlər. Bu halda, göbələk mitsellərini dağıtmaq üçün sərt üsullardan (şüşə tozundan, mitselləri maye azotla dondurmaq, mexaniki yolla əzmək və s.) istifadə etmək lazım gəlir. Odur ki, bu şəraitlərdə ayrılmış göbələk mitoxondrilərinin zədələnməsi və oksidləşdirici-fosforlaşma aktivliyini xeyli dərəcədə itirməsi labüddür. Bununla belə, bir sıra tədqiqatçılar tərəfindən funksional baxımdan tamamilə aktiv mitoxondriləri göbələk mitsellərindən ayırmaq mümkün olmuşdur.

Hər hansı normal funksiyaya malik olan hüceyrədə bioloji oksidləşmənin iki tipi mövcuddur: fosforlaşma ilə əlaqədar olmayan «sərbəst» oksidləşmə və fosforlaşma ilə müşayiət olunan oksidləşmə (oksidləşdirici fosforlaşma, yaxud onun sinonimi kimi işlədilən fosforlaşdırıcı oksidləşmə).

Oksidləşdirici fosforlaşma dedikdə, müəyyən oksidləşmə-reduksiya reaksiyalarının, ADP-nin fosforlaşması ilə əlaqələnməsi prosesi başa düşülməlidir. Bu halda həm oksidləşmə, həm də fosforlaşma prosesləri eyni zamanda gedir. Əgər oksidləşmə prosesi fosforlaşma ilə əlaqələnmirsə, onda tənəffüs, enerjinin toplanması olmadan (ATP-nin əmələ gəlməsi baş vermir) həyata keçirilir.

Aparılan çoxlu miqdarda tədqiqatlar sayəsində müəyyən edilmişdir ki, mitoxondrilərin tənəffüs dövrəsində ən azı üç nöqtədə elektronların daşınması prosesi, fosforlaşma ilə əlaqələnir. Bu nöqtələr (NAD→FP; sit.b→sit.c₁; sit. c→sit.a) yuxarıdakı sxemdə göstərilmişdir. Nəzərə almaq lazımdır ki, bir cüt elektronun daşınması bir ATP-ə ekvivalentdir (2e⁻≈1ATP). Bütövlükdə ilk fosforlaşma nöqtəsinə (NAD→FP) 10 cüt elektron və proton daxil olur (10H⁺+e⁻). Bunlardan iki cüt qlikolizdə, iki cüt, piroüzüm turşusunun asetil – K₀A-ya çevrilməsi zamanı, altı cüt isə Krebs tsiklində (NAD (P) · H₂)

şəklində tənəffüsün elektronnaqliyyat dövrəsinə daxil olur. Substratın oksidləşməsi Krebs tsikli üzrə gedirsə, onda aerob dehidrogenazalardan olan FAD-ın köməyiylə iki cüt elektron ($\text{FAD} \cdot \text{H} + \text{H}^+ + 2\text{e}^-$) tənəffüs dövrəsində koenzim Q (K_0Q) səviyyəsində daşınma prosesinə qoşulur. Odur ki, ikinci (sit.b→sit.c₁) və üçüncü (sit.c→sit.a) fosforlaşma nöqtələrinin hər birində 12 molekul ATP əmələ gəlir. Bunu ümumi halda aşağıdakı kimi yazmaq olar.

Beləliklə, 1 molekul qlükozanın aerob yolla (Krebs tsikli üzrə) oksidləşməsi nəticəsində cəmi 40 molekul ATP əmələ gəlir ki, bunun da 34 – molekulu tənəffüsün elektronnaqliyyat dövrəsində (yuxarıdakı sxemə bax. 10 + 12 + 12ATP) yaranır. Qalan ATP molekullarından 4-ü qlikolizdə, 2-si isə Krebs tsiklində suksinatın (kəhrəba turşusu) əmələ gəlməsi zamanı sintez olunur. Lakin heksozaların (qlükoza və fruktozanın) iki dəfə fosforlaşmasını nəzərə alsaq (2ATP sərf olunur), onda ATP-nin təmiz çıxımı 38 molekul olur (40 - 2ATP).

Əgər substratın oksidləşməsi (qlükoza 6-fosfatın) yalnız heksozomonofosfat yolu ilə baş verirsə, bu halda, tənəffüs dövrəsində 12 cüt proton və elektron ($12\text{NADP} \cdot \text{H} + \text{H}^+$) daxil olur. Fosforlaşma nöqtələrinin hər üçündə 12 molekul ATP əmələ gəlir. Bütövlükdə bu prosesdə 36 molekul ATP yaranır. Heksozomonofosfat yolunda yalnız qlükozanın bir dəfə fosforlaşmasını nəzərə alsaq, onda ATP-nin təmiz çıxımı 35 molekul olur.

Tənəffüs dövrəsi üzrə həm protonlar (H^+), həm də elektronlar (e^-), ancaq sitoxrom «b» səviyyəsində birlikdə hərəkət

edir. Sitoxrom «b» səviyyəsindən başlayaraq yalnız elektronların daşınması ($\text{Fe}^{3+} \xrightarrow{+\text{e}^-} \text{Fe}^{2+}$) yerinə yetirilir, protonlar isə mitoxondridaxili mühit vasitəsilə oksigenə verilir.

Oksidləşdirici fosforlaşmanın ən mühüm xüsusiyyətlərindən biri onun labilliyidir. Lakin tənəffüs dövrəsində oksidləşmə ilə fosforlaşmanın əlaqəsinin pozulması, Krebs tsiklindəki oksidləşmə reaksiyalarının gedişini pozmur. Sistemdəki ADP-nin ATP-yə çevrilməsindən sonra tənəffüsün zəifləməsi tənəffüs nəzarəti adlanır, başqa sözlə mitoxondrilərdə ADP olan halda udulan oksigenin, ADP qurtarıqda udulan oksigenin miqdarına olan nisbəti kimi başa düşülür.

Kavakita (Kawakita, 1970). Asperqillus oryzae göbələyinin mitsellərindən alınmış mitoxondrilərdə tənəffüs nəzarətinin və P/O aktivliyinin yüksək olduğunu müəyyən etmişlər.

Voronkov və Jivopiseva (1973) iki göbələk ştammlarından alınmış mitoxondrilərdə oksidləşmə aktivliyini öyrənmişlər (cədvəl 6).

Cədvəldən göründüyü kimi daha çox intensiv ştamm olan mikrosklerosial formadakı göbələklərdə tənəffüs daha sürətlə gedir, onlarda oksidləşmə ilə fosforlaşmanın əlaqəsi daha möhkəmdir.

Ağac cinslərində parazitlik edən və oduncağı çürüdən göbələklər arasında, fenollu maddələri oksidləşdirən fermentlər – polifenoloksidaza və lakkaza geniş yayılmışdır. Buradan da belə nəticəyə gəlmək olar ki, göbələk sporlarında terminal oksidləşmənin polifenol-polifenoloksidaza sistemi vasitəsilə alternativ yolu da mövcud ola bilər. Bununla yanaşı, *Fusarium lini*, *Verticillium alboatrum* və s. göbələklər fenolları və askorbin turşusunu oksidləşdirə bilmirlər. Bəzi göbələklərdə isə, flavin oksidazaları – qlükozoksidaza və ℓ – aminturşuları, həmçinin də, d – aminturşularının oksidazaları aşkar edilmişdir. Buğdanın gövdəsində pas xəstəliyi əmələ gətirən göbələklərin sporlarında tənəffüsün aktivliyini təmin edən sistemlər sianidə qarşı (ingibitor) həssas deyildir. Belə ki, *Botrytis cinerea*, sianidin iştirakı ilə müxtəlif aminturşularını oksidləşdirə bilər.

Bir sıra ibtidai göbələklərin oksidləşmə sistemində peroksidaza da iştirak edir. Belə ki, ağacçürüdən basidiomukotların 100-dən çox öyrənilmiş növlərinin 12%-də peroksidaz aktivliyinin olması müəyyən edilmişdir.

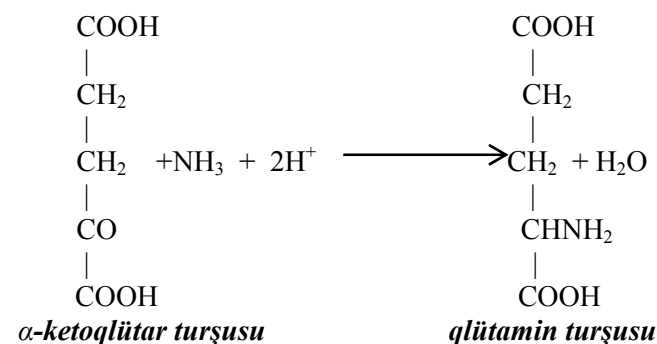
Göbələklərin patogenliyi ilə onların peroksidaz aktivliyi arasında müsbət korrelyasiyanın olması da aşkar olunmuşdur.

Beləliklə də, göbələklərin yüksək dərəcədə plastikliyi və uyğunlaşma qabiliyyəti, onların ferment sistemləri (oksidləşmə-reduksiya) və metabolizmin xarakteri ilə əlaqədardır.

3.2. Göbələklərdə azotlu maddələrin metabolizmi

Mövcud olan bəzi məlumatlara görə göbələk mitsellərində aminturşularının sintezi, karbon mənbəyi kimi istifadə olunan şəkərlərdə üçüncü və dördüncü karbon atomları assimetrik olduqda daha yaxşı həyata keçirilir. Göbələklərdə ilk sintez olunan aminturşuları ilə, sonradan sintez olunan aminturşuları bir-birindən fərqlənir. Belə ki, ikincilər, birincilərin əsasında əmələ gəlir. Staynberq, adları çəkilən 7 aminturşusunun *Aspergillus*

nigər tərəfindən daha yaxşı mənimsənildiyini göstərmişdir. Bunlara: alanin, arginin, asparagin turşusu, qlütamin turşusu, qlisin, prolin və oksiprolini aid edirlər. Bu aminturşuları ilkin sintez olunan aminturşuları hesab olunurlar. Dikarbon üzvi turşuları, ammoniuma nisbətən bəzi aminturşularının mənimsənilməsinə daha yaxşı təsir edirlər. Aminturşularının sintezi, Krebs tsiklindeki turşuların, o cümlədən, α -ketoqlütar turşusunun, aminləşərək, qlütamin turşusuna çevrilməsi kimi həyata keçirilir.



Qeyd etmək lazımdır ki, həm qlikolitik parçalanmada, həm də Krebs tsiklinin gedişində əmələ gələn ketoturşular xüsusi yer tutur. Həmin turşular aminləşərək müvafiq aminturşularına çevrilir və amidlərin, ümumiyyətlə, zülalların metabolizmində son dərəcə böyük rol oynayır. Aşağıdakı 7-ci cədvəldə aminturşularının Krebs tsiklindeki ayrı-ayrı mərhələlərlə əlaqəsi göstərilmişdir.

Zülalların parçalanma məhsulları – aminturşuları da Krebs tsiklinə müəyyən mərhələlərdə daxil olur. Məsələn, asetil – K_0A , α -ketoqlütar, oksalat-sirkə və ya fumar turşuları səviyyələrini göstərmək olar.

Göbələklərdə aminturşularının sintezini, penisillinin əmələ gəlməsində aşkar etmək olar. *Penicillium* göbələyinin mitsellərinin inkişafının ilk dövrlərində aminturşularının bir

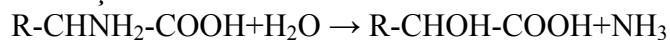
qismi zülalların tərkibinə daxil olmur və əksinə, xarici mühitə ifraz olunur. Bu zaman mühitdə, məhz qlütamin turşusu aşkar edilir. İkinci dolayı sübut, qlütamin turşusunun Penicillium chrysogenum göbələyində oksidləşərək α -ketoqlütar turşusuna çevrilməsidir. Göbələklər tərəfindən aminturşularından istifadə olunması, görünür, dezaminləşmə yolu ilə baş verir ki, bu da aşağıdakı kimi ifadə oluna bilər.

Cədvəl 7

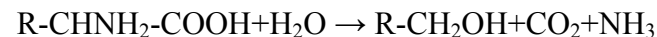
**Bir sıra aminturşularının
Krebs tsiklinin mərhələləri ilə əlaqəsi**

Amin turşusu	Krebs tsiklinin müvafiq mərhələsi
<i>Asparagin turşusu</i> - - - - -	oksalat-sirkə turşusu
qli sin leysin serin sistein triptofan tirozin fenilalanin }	asetil – K ₀ A
arginin ornitin prolin histidin }	α -ketoqlütar turşusu
tirozin fenilalanin }	fumar turşusu

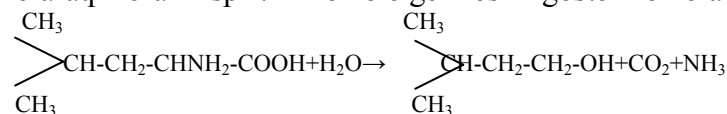
1) Oksiturşuların əmələ gəlməsilə gedən hidrolitik dezaminləşmə



2) Hidroliz və dekarboksilləşmə (spirtlərin alınması ilə) vasitəsilə gedən dezaminləşmə



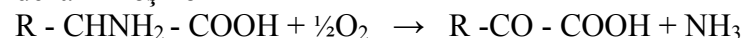
Buna aid misal kimi, spirt qıcqırması zamanı əlavə məhsul olaraq izo-allil spirtinin əmələ gəlməsini göstərmək olar.



leysin

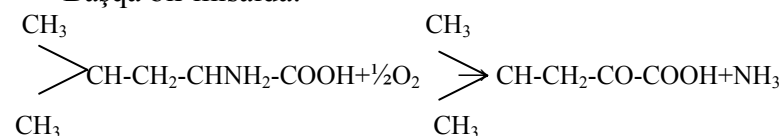
izo-allil spirti

3) α – ketoturşuların alınması ilə gedən oksidləşdirici dezaminləşmə



Burada, aminturşusundan, α – ketoturşu alınır.

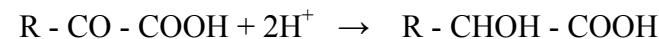
Başqa bir misalda:



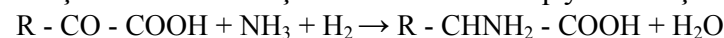
leysin

α – ketoizokapron turşusu

Hidroliz zamanı spirtlərin aminləşməsi və həm də dekarboksilləşmənin getməsi nəticəsində artıq başqa aminturşusu alınır. Bu aminturşusunda karbon atomlarının sayı az olur. α – ketoturşuların reduksiya olunması yolu ilə oksiturşular alınır.



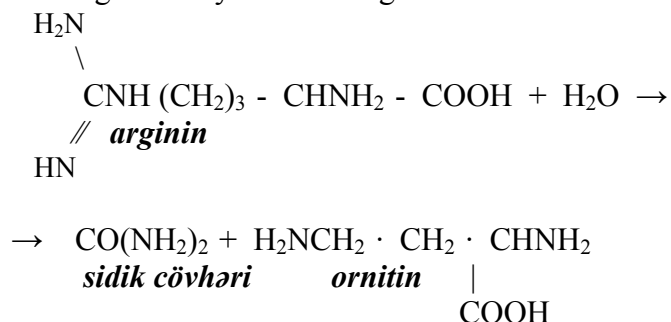
Bu proseslərin çox böyük əhəmiyyəti vardır. Belə ki, belə yollarla orqanizmlər tərəfindən aminturşularının sintezi həyata keçirilə bilər. Aminturşularının sintezi, göründüyü kimi, oksidləşdirici dezaminləşmənin əksinə olan qaydada baş verir.



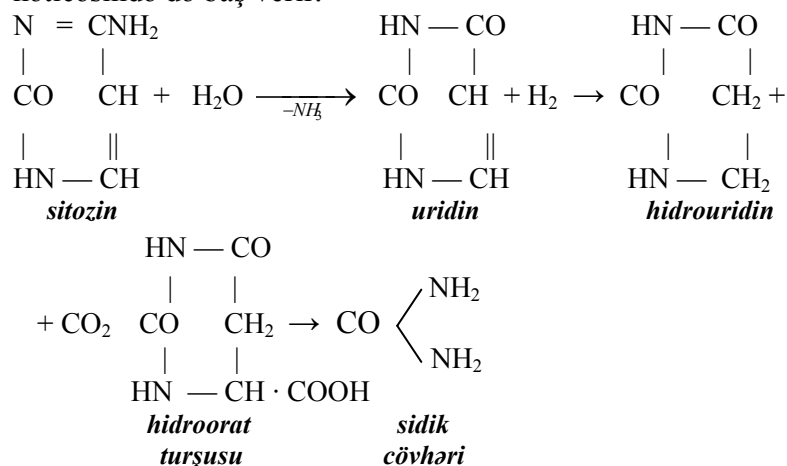
İkinci aminturşuların (ilk aminturşuları yox) sintezi, yenidəaminləşmə (təkrarəminləşmə) reaksiyaları vasitəsilə həyata keçirilir.



Göbələk orqanizmində zülalların parçalanmasının son məhsulları bir tərəfdən, ammonyak, digər tərəfdən isə karbon turşusunun diamididir – yəni sidik cövhəridir $[CO(NH_2)_2]$. Sidik cövhərinin aminturşularından əmələ gəlməsinə aid misal kimi, onun arginindən yaranmasını göstərmək olar.



Göbələklərdə sidik cövhərinin əmələ gəlməsi, nuklein turşularının, daha doğrusu, pirimidin əsaslarının parçalanması nəticəsində də baş verir.



Sidik cövhəri, heyvanlarda maddələr mübadiləsinin olduqca geniş yayılmış birləşmələrindən biridir. O, zülalların parçalanmasının son məhsullarındandır və orqanizmdən xarici mühitə ifraz olunur. Göbələklərdə də sidik cövhəri, zülalların və aminturşularının parçalanma məhsulu kimi geniş yayılmışdır. Lakin göbələklərdə sidik cövhəri, ətraf mühitə ifraz olunmur və göbələk orqanizmində başqa əhəmiyyətə malikdir. Göbələk toxumalarında, xüsusilə, meyvə cismi yetişən dövrlərdə, sidik cövhəri olduqca çoxlu miqdarda əmələ gəlir. Məsələn, Lycoperdon – göbələyində sidik cövhərinin miqdarı 10%, başqa bir göbələkdə – Bovistada meyvə cismində 12%, şampinionda isə daha da çox olur. Göbələklərdə sidik cövhəri, yaşıl bitkilərdəki aminturşularından asparagin və qlütamin kimi, ehtiyat azotlu maddələr rolunu oynayır. Heyvanlarla göbələklər arasında prinsipial fərq ondadır ki, heyvan orqanizmində sidik cövhəri tullantı olduğu halda, göbələklərdə isə metabolizmdə aralıq məhsullardan biridir. Onu da qeyd etmək lazımdır ki, göbələk tipləri arasında azot mübadiləsinin ilk dövrləri bir qədər fərqlənir. Belə fərq, güman edilir ki, onların həm ekologiyaları, həm də təkamül prosesində tutduqları yerlə əlaqədardır.

Ümumiyyətlə, ibtidai Oomitsetlər daha sadə tipli maddələr mübadiləsinə malikdir. Bunların çoxu yalnız hazır aminturşularından istifadə edirlər. Daha mürəkkəb xarakterli mübadilə prosesləri mukor göbələklərində və ibtidai askomitsetlərdə (mayada) rast gəlinir. Onlarda aminturşularının sintezi üçün ammonyakdan (NH_3) istifadə olunur.

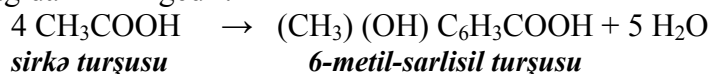
Maddələr mübadiləsinin xeyli hissəsini, xüsusilə də, azotlu birləşmələrin metabolizminə aid sahələri, biokimyəvi mutantlarla aparılan tədqiqatlar sayəsində aydınlaşdırmaq mümkün olmuşdur. Belə mutantları, göbələklərə müxtəlif təsirlərlə almaq olur (məsələn, ultrabənövşəyi və ya rentgen şüaları, kimyəvi maddələrlə və s.).

3.3. Metabolizmin aralıq məhsulları

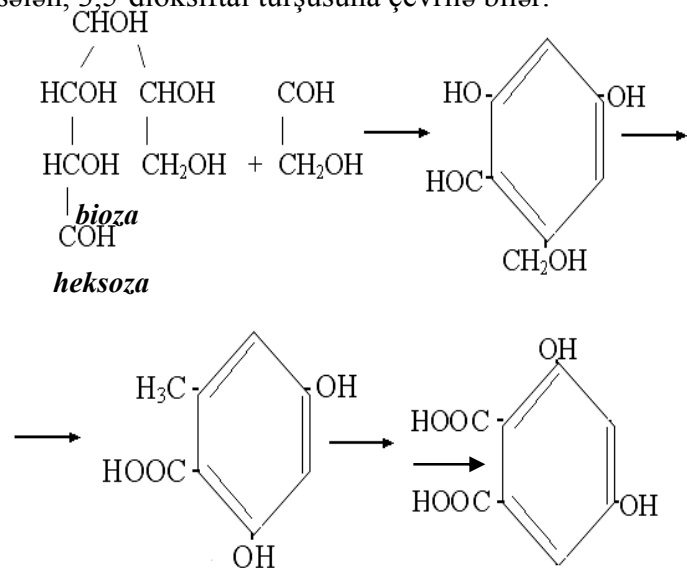
3.3.1. Aromatik birləşmələr və üzvi turşular

Göbələk metabolizmində əmələ gələn aralıq məhsullara müxtəlif aromatik birləşmələri, üzvi turşuları və s. aid etmək olar. Göbələklərdə aromatik birləşmələrin biosintezi, müxtəlif cür məhsulların əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Aromatik birləşmələrin yalnız üç yolla yaranması təcrübədə təsdiq olunmuşdur:

1) Bu yolla sirkə turşusunun kondensasiyası hesabına 6-metilsalisil turşusu adlandırılan birləşmə əmələ gəlir. Proses aşağıdakı kimi gedir.



2) İkinci yol – bir molekul heksoza ilə bir molekul biozanın birləşməsidir. Bu cür kondensasiya məhsulu oksidləşməyə, əvəz olunmaya və ya reduksiya məruz qalır. Belə dəyişikliklər yan qruplarda gedir və nəticədə orsellinon turşusuna çevrilir. Sonradan həmin turşu, digər törəmə birləşməyə, məsələn, 3,5-dioksifital turşusuna çevrilə bilər.



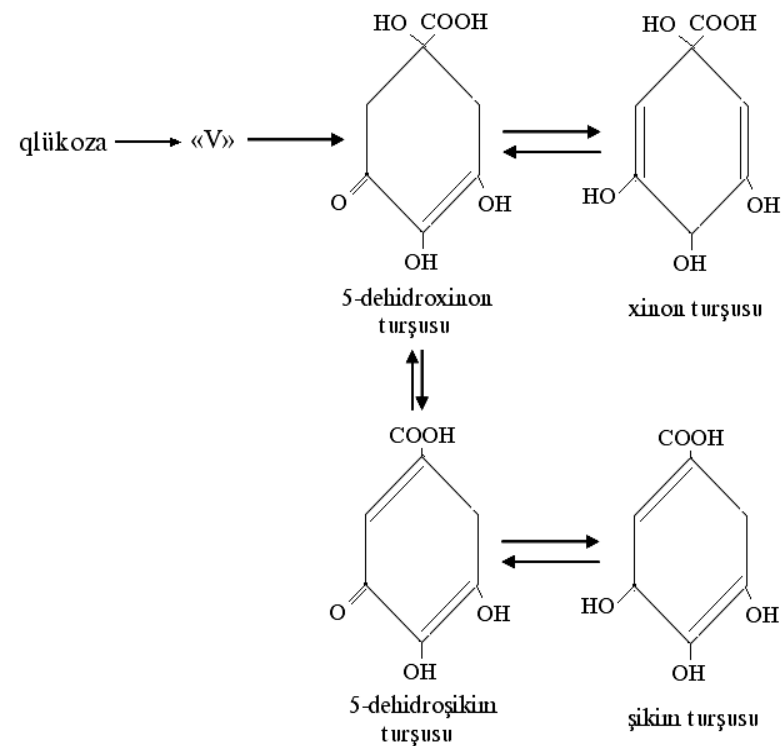
orsellinon turşusu

3,5-dioksifital turşusu

→ *başqa aromatik birləşmələr*

Sonradan yan qruplarında dəyişiklik və ya əvəz olunma nəticəsində, həmçinin də iki, üç və daha çox sayda aromatik birləşmələrin öz aralarında kondensasiyası hesabına xeyli miqdarda tsiklik birləşmələr yaranır.

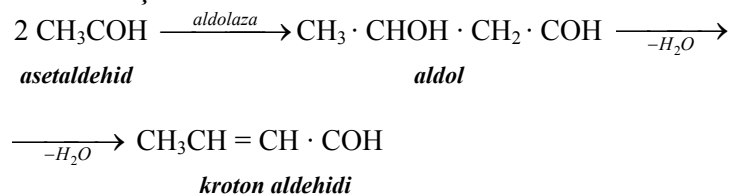
3) Aromatik birləşmələrin əmələ gəlməsinin üçüncü yolu, paraaminobenzoy turşusu və aromatik zəncirli digər aminturşularının, şikim turşusu vasitəsilə qlükozadan əmələ gəlməsidir. Bu prosesi sxematik olaraq aşağıdakı kimi yazmaq olar.



Bu proses zamanı qlükoza hələlilik identifikasiya olunmayan (müəyyən edilməyən) birləşməyə - «V» çevrilir. Həmin birləşmə isə, öz növbəsində şikim turşusunun əmələ gəlməsi üçün başlanğıc material hesab edilir.

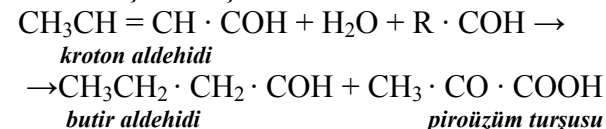
Göbələklərin metabolizmində əmələ gələn aralıq məhsullardan biri də spirtlərdir. Spirtlər, bir çox göbələk növlərində, xüsusilə də, mukor və fuzarium növlərinə aid göbələklərdə geniş şəkildə əmələ gələn maddələrdir. Asperqillus növünə məxsus olan göbələklər də müəyyən miqdarda spirt əmələ gətirirlər. Fuzarium göbələkləri, nəinki tək-cə heksozaları, onlar həm də pentozaları da qıcqırda bilirlər. Lakin istehsalat şəraitində spirti, maya göbələklərinin köməyiylə tərkibində şəkər və ya nişasta olan xammallardan alırlar. Bu halda, tərkibində nişasta olan xammal, əvvəlcə şəkərə çevrilməlidir.

Bir çox göbələklərdə, mübadilə proseslərinin gedişində xeyli miqdarda yağın əmələ gəlməsi müşahidə olunur. Belə ki, bəzi göbələklərdə, o cümlədən, penisillin, asperqillum, fuzarium və mayada toplanan yağın miqdarı, göbələyin quru çəkisinin təxminən 20 – 25%-nə bərabərdir. Göbələklərdəki yağlar, adətən, sərbəst və doymamış yağ turşularından ibarətdir və bu baxımdan onlar bitki yağlarını xatırladır. Göbələklərdə yağların əmələ gəlməsi, mühitdə C/N nisbətinin karbonun xeyrinə olması zamanı və mühitdə üzvi turşular, xüsusilə də, sirkə turşusunun əlavə edilməsi zamanı xeyli sürətlənir. Yağların biosintezində, karbohidrat mübadiləsində yaranan asetaldehid iştirak edir.

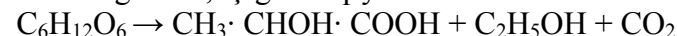


Bu reaksiyada asetaldehid kondensasiya edərək aldola

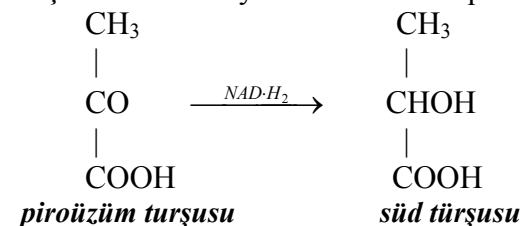
çevrilir, o isə bir molekul su itirərək, kroton aldehidinə keçir. Kroton aldehidi, fosfoqliserin aldehidi ilə birləşərək butiraldehid və piroüzüm turşusuna çevrilir.



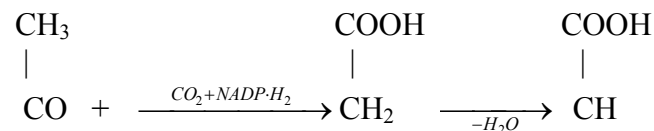
Göbələklərdə metabolizmin gedişində yağlardan başqa, həm də çoxlu üzvi turşular da sintez olunur. Mübadilə məhsullarından biri kimi, ən çox mukor göbələklərində əmələ gələn birləşmələrdən biri də süd turşusudur ($\text{CH}_3 \cdot \text{CHOH} \cdot \text{COOH}$). Anaerob şəraitdə süd turşusunun əmələ gəlməsi, aşağıdakı qaydada olur.



Aerob şəraitində süd turşusu, nəzərdə tutulduğundan çox alınır. Bu, piroüzüm turşusunun reduksiya olunması ilə əlaqədardır.



Fumar turşusu (HOOC-CH=CH-COOH), mukor göbələklərinin fəaliyyəti zamanı əmələ gələn məhsullardandır. Fumar turşusu, bir çox növlərdə, o cümlədən Asperqillus və Penicillium cinslərində də yaranır. Bu turşu Krebs tsiklinə iştirak edir və piroüzüm, kəhrəbə və oksalat-sirkə turşularından da əmələ gələ bilər. Lakin fumar turşusunun biosintezinin ən qısa yolu, piroüzüm turşusundan, alma turşusu vasitəsilə olan yoldur.




$$\begin{array}{c} | \\ \text{COOH} \end{array}$$

3.3.2.1. Antibiotiklər. Göbələk metabolizminin ən mühüm məhsullarından biri antibiotiklərdir. Mübadilə məhsulu kimi,

antibiotiklərin yayılması bilavasitə vitaminlər və fermentlərlə əlaqədardır. Belə ki, antibiotiklər, ferment sistemlərini spesifik şəkildə fəaliyyətdən dayandıra bilirlər. «Antibiotik» termini dedikdə, digər mikroorqanizmlərə görə antaqonist aktivliyə malik olan mikrobaqmetabolizminin məhsulları başa düşülür. Lakin bu termini geniş mənada şərh etdikdə o zaman antibiotiklər, həm də, ali bitkilər və heyvanlar üçün də toksiki aktivliyə malik olan maddələrdir. Çox hallarda antibiotiklər, müəyyən qrup mikroorqanizmlərə qarşı spesifik təsirə malikdirlər. Antibiotiklərin yalnız mikroorqanizmlərə görə spesifik təsir mexanizmi, makroorqanizmlərə, o cümlədən, heyvanlara olan təsir mexanizmindən fərqli ola bilər. Belə təsir mexanizminin üç tipi məlumdur: 1) mikro- və makroorqanizmlərin hüceyrə quruluşunun tərkibinə daxil olan maddələr (məsələn, penisillin), 2) hüceyrənin öz quruluşu və onun quruluş vahidlərinin keçiriciliyinə təsir elən maddələr (məsələn, streptomisin). Göbələk, aktinomitset və bakteriya antibiotiklərini, onların mənşəyinə görə aşağıdakı əsas qruplara bölmək olar: a) sirkə turşusu fraqmentlərindən təşkil olunmuş, yalnız karbonlu skeleti olanlar, b) şəkərlərin törəmələri, 3) aminturşularının törəmələri.

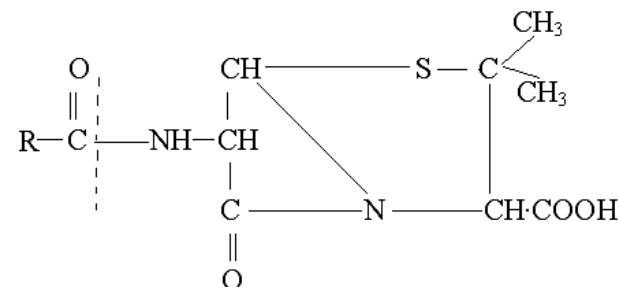
Antibiotik maddələrin kombinativ formaları da vardır ki, bu formalar yuxarıdakı iki və ya üç yolla əmələ gələn maddələri birləşdirir. Göbələklər arasında ən çox yayılan maddə birinci yolla əmələ gələnlərdir ki, bu zaman, həm də benzol halqası olan aromatik birləşmələr də yaranır. Sirkə turşusunun C₂ - fraqmentlərindən əmələ gələn göbələk antibiotiklərini üç əsas qrupa bölmək olar:

- aromatik və digər tsiklik birləşmələr;
- sırf alifatik, çox vaxt doymamış birləşmələr;
- tərkibində aromatik qrupu, uzun yan zənciri alifatik qrupla kombinə olunmuş birləşmələr.

Göbələk antibiotiklərinin cürbəcürlüyünə və quruluşca müərkəbliyinə baxmayaraq, onların əmələgəlmə yolları nis-

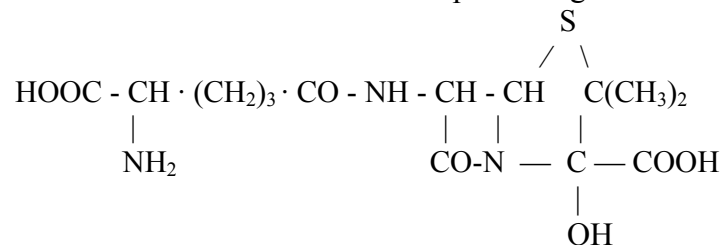
bətən çox deyildir və bu yollar orqanizmlərin maddələr mübadiləsinin ümumi sxemi ilə əlaqədardır: 1) monosaxaridlərin transformasiyası – çevrilməsi, prosesində; 2) asetatın metabolizmi prosesində – anaerob olan qlikolizdə, Krebs tsikli və ya yağ mübadiləsinin kəsişdiyi sərhəddə; 3) aminturşuları və peptidlərin mübadilə tsikllərində.

Göbələklərdə ilk dəfə kəşf olunan və indiyədək ən geniş yayılmış, tibbi preparat kimi istifadə olunan antibiotik penisillindir. Penisillin toksiki deyildir və bütün xəstəliklərə (koklar, o cümlədən, qram-mənfilər-honokokk və meninqokokklar) qarşı effektivdir. O, həmçinin kokkların əmələ gətirdiyi irinləməyə, streptokokkların yaratdığı sepsisə, anginaya, pnevmoniyaya qarşı da çox geniş tətbiq olunur. Penisillinin molekulyar quruluşu aşağıdakı kimidir.



burada: R – radikal olub, molekulyar dəyişilə bilən hissəsidir.

Penisillinlə yanaşı, kimyəvi baxımdan bir-birinə yaxın olan və tibbdə tətbiqinə görə perspektivli hesab olunan aralıq məhsullardan sinnematin və sefalosporini də göstərmək olar.



Bu maddənin analoqu olan sinnematin antibiotikdir. Onun

tərkibi hələlik dəqiq məlum deyildir. Hazırda sinnematinin qarın yatalığı xəstəliyinin müalicəsində effektivliyi praktiki olaraq təsdiq olunmuşdur.

Son illərdə tibbdə və kənd təsərrüfatında kifayət qədər geniş tətbiq olunan antibiotiklərdən biri də fumaqillindir. Tərkibində dörd ikiqat rabitəsi olan bu maddə, polienlərə (çoxlu sayda ikiqat rabitəsi olan maddələr) daxildir. Onun tərkibi tam aydınlaşdırılmamışdır. Fumaqillin ağ rəngli maddə olub, ərimə temperaturu 190°C -dir. Fumaqillin stafilokokklu bakteriofaq və amöblərə təsir etdiyindən odur ki, ondan amöblü dizenteriya ilə mübarizə məqsədilə istifadə edirlər.

Qrizeofulvin – bu göbələk əleyhinə olan antibiotikdir. Bu maddə, xitin təbəqəsinə malik olan göbələklərdə burulma xarakterli böyüməni qeyri-normal şəkildə əmələ gətirir. Qrizeofulvin, ali bitkilərin kökləri tərəfindən yaxşı sorulur və təxminən üç həftə müddətində bitkinin orqanlarında kisəli, bazidial və natamam göbələklərin törətdiyi xəstəliklərin qarşısını alır. Bu, preparatın tətbiqindəki məhdudiyyətlər, onun suda pis həll olması və antibiotik çıxımının azlığı ilə əlaqədardır. Qrizeofulvinin zişansızlığı aydınlaşdırıldıqdan sonra, insanları bir sıra çətin sağalan xəstəliklərdən müalicə etmək mümkün olmuşdur. Göbələk mənşəli digər antibiotiklər barəsində aşağıdakıları qeyd etmək olar.

Kampestrin – şampinion göbələklərinin meyvə cismindən alınmışdır. Bu preparat, bağırsaq-yatalaq qruplu bakteriyalara təsir edir.

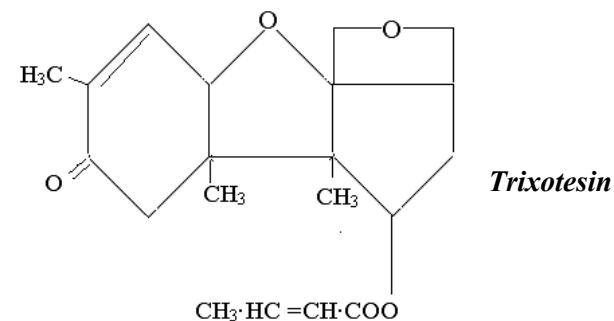
Sitrinin – dərinin və digər orqanların irinli xəstəliklərinin müalicəsində tətbiq edilir.

Asperqillin – Asperqillus niqer göbələyindən alınan antibiotikdir və o, müxtəlif irinli xəstəlikləri müalicə edərkən istifadə olunur.

Xelenin – antivirus təsirinə malikdir və neyrotrop virusların törətdiyi xəstəlikləri müalicə etməkdə tətbiq edilir.

Trixotesin – göbələk əleyhinə tətbiq olunan antibiotikdir.

Bu preparatın quruluşu aşağıdakı kimidir.



Penisillin turşusu da, göbələklərdən alınan antibiotiklərdəndir. Bu maddə, bitkiçilikdə istifadə olunur. Antibiotikləri tətbiq edərkən, bitkilərin olduğu rayonun yerli şəraiti də nəzərə alınmalıdır.

3.3.2.2. Göbələk toksinləri və piqmentləri. Göbələk toksinləri (zəhərləri), təsir spesifikliyinə və göbələk orqanizmində əmələgəlmə şəraitinə görə antibiotiklərə yaxındırlar. Bunlar arasında fərq ondan ibarətdir ki, antibiotiklərin təsiri, əsasən mikroorqanizmlərə qarşıdır, toksinlərin təsiri isə heyvanlara və ali bitkilərədir. Bununla belə, bir çox toksinlər, məsələn, bitkilərdə soluxma yarada bilən mikomazarmin və fuzarium turşusu və yaxud da adamlarda angina xəstəliyi törədən toksinlər geniş təsir spektrinə malikdir. Beləliklə də, toksinlər və antibiotiklər arasındakı fərq yalnız şərtidir. Göbələk toksinlərinin öyrənilməsinin çox böyük praktiki əhəmiyyəti vardır. Belə ki, bu toksinlər, geniş yayılmış mikotoksikozlara səbəb olur ki, bunlar da heyvanların və insanların xəstələnməsinin səbəbkardır.

Göbələklərdə metabolizmin məhsullarından biri də piqmentlərdir. Onlardan çoxu antraxinon və naftoxinonlara aid olub, bəzən antibiotik xassəsinə də malik olurlar. Bir sıra göbələklərin hüceyrələrinin qılıfında tünd rəngli piqment –

melanin olur. Bu maddə tirozinin kondensasiyası və oksidləşməsinin məhsuludur.

3.3.2.3. Vitaminlər və digər aktiv birləşmələr. Göbələklərin böyümə və inkişafı üçün, karbon, azot mənbələri və kül elementlərindən başqa, həm də vitaminlərin olması zəruridir. Vitaminlər, əsas etibarilə, avtotrof olan yaşıl bitkilərdə əmələ gəlir. Heyvanlar isə, vitaminləri bitki qidaları ilə birlikdə alırlar. Bir çox xlorofilsiz orqanizmlər, o cümlədən göbələk də vitaminlər sarıdan heterotrofdurlar, bununla belə, onlar özləri də müstəqil olaraq bəzi vitaminləri (B₁₂, A, D, E, C və s.) sintez edib toplaya bilirlər.

Vitaminləri təsnifatlandırarkən, onların suda və ya yağda həll olmaları nəzərə alınır. Göbələklərin bir çoxunda vitaminləri sintez etmək qabiliyyəti, temperaturdan, mühitin pH-dan, tərkibindən və s. asılıdır. Hal-hazırda, 15-dək suda həll olan vitamin aşkar edilmişdir. Bunlar, əsasən B-qrupuna aid vitaminlərdir. Vitaminlərin xarakter xüsusiyyətləri aşağıdakılardan ibarətdir:

- 1) onlar üzvi birləşmələrdir;
- 2) bu maddələr, çox kiçik dozalarda effektivdir;
- 3) böyümə və inkişafa sürətləndirici təsir edirlər;
- 4) onların təsiri spesifikdir.

Vitamin B₁ və ya tiamin – göbələklərdə böyümə prosesi üçün ən çox lazım olan vitamindir. O, taxıl bitkiləri dənlərinin qabığında çoxlu miqdarda olur. Tiaminin pirofosforlu efiri, karboksilazanın kofermentidir. O, iki komponentdən: piridin və tiazoldan ibarətdir. Vitamin B₁-ə kif göbələkləri çox tələbkardır. Bu vitaminə tələbatına görə göbələkləri 4 qrupa bölürlər:

1) Tamamilə tiamin molekuluna tələbatı olanlar. Bunlara daha çox küllüçə göbələklərini (fitofor) aid edirlər;

2) Mühitdə hər iki komponent-pirimidin və tiazol olduqda B₁ vitamini sintez edə bilən göbələk;

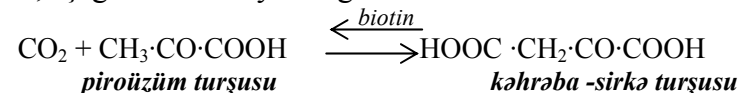
3) Mühitdə yalnız pirimidin olduqda böyüməyə qabil olan göbələk. Vitamin B₁-in tiazol hissəsini onlar özləri müstəqil sintez edirlər;

4) Tiamin molekulunun tiazol hissəsini sintez edə bilməyən, lakin pirimidin hissəsini sintez edən göbələk. Bunlara, torpaqda olan kif göbələklərini və ağacçürüdən – bazidiomitsetləri aid etmək olar.

B₁ – vitamini çörək mayasında çoxlu miqdarda olur. Odur ki, bu cür mayadan B₁ – vitamininin mənbəyi kimi müalicə məqsədilə tətbiq edirlər. Tiaminin spirt qıcqırmasına təsiri, karboksilazanın kofermenti kimi, mühitin pH-dan asılıdır. Belə ki, pH-ın aşağı qiymətlərində (pH<7) tiaminin spirt qıcqırmasına sürətləndirici təsiri zəif ifadə olunur.

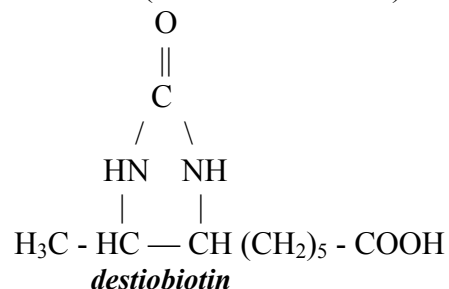
B₂ – vitamini və ya riboflavinə – göbələklərin çox hissəsi tələbkər deyildir. Burada neyrosporları süni variantla alınmış göbələk müstəsnaq təşkil edir. Belə ki, bunlarda, 28⁰C temperaturdan yuxarı olduqda göbələklərin inkişafı üçün B₂ vitamininə tələbat vardır. Riboflavin fosforlaşdırıcı fermentlərin kofermentidir. B₂ vitamini göbələklərin əksəriyyətində çoxlu miqdarda sintez olunur.

Biotin və ya vitamin H - Tiamindən sonra göbələklərin böyümə amili kimi çox böyük əhəmiyyətə malikdir. Heyvanlarda bu vitamin spesifik olub, dəri örtüyünün normal funksiyasını tənzim edir. Güman edilir ki, biotin, tənəffüs və qıcırma proseslərində koferment kimi fəaliyyət göstərir. Bunsuz ammoniyakın mənimsənilməsi baş vermir. Biotinin funksiyalarından biri də Krebs tsiklində karbon qazının fiksasiyasında (təsbitində) iştirak edən fermentin kofermenti olmasıdır. Buna misal, aşağıdakı reaksiyaları göstərmək olar.

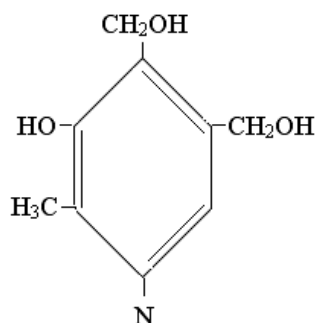


Biotinin funksiyaları bununla bitmir. Məlum olmuşdur ki, o, həm də pivə mayası vasitəsilə sidik cövhərinin istifadə ol-

unmasını da həyata keçirə bilər. Göbələklərin bəzi növləri üçün biotik destiobiotinlə (kükürdsüz biotinlə) əvəz oluna bilər.



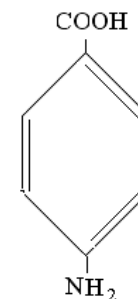
Vitamin B₆ və ya piridoksin - bir çox göbələklərin böyüməsi və inkişafı üçün lazımdır. Onun quruluşu aşağıdakı kimidir.



Bu vitaminin göbələk orqanizmindəki rolu, onun amin-turşularının, xüsusilə də, alaninin sintezində iştirak etməsindən ibarətdir. Vitamin B₆-ya ən çox tələbatı olanlar kisəli və maya göbələkləridir.

Suda həll olan və göbələklərin metabolizmində mühüm rol oynayan vitaminlərdən nikotin və pantoten turşularını da göstərmək olar. Bunlardan nikotin turşusu NAD və NADF-in tərkibində, pantoten turşusu isə pivə mayasının böyümə amili kimi fəaliyyət göstərir. Digər vitaminlərdən biri də para-aminobenzoy turşusudur. Bu turşu, çəhrayı maya

göbələklərinin inkişafı üçün lazımdır. Onun 0,03/l. qatılığı maya göbələklərinin inkişafına müsbət təsir edir. Bu turşunun quruluşu aşağıdakı kimidir.



Çəhrayı maya göbələklərinin inkişafına müsbət təsirdən başqa, para-aminobenzoy turşusu həm də, qırmızı pigmentin əmələ gəlməsinə də səbəb olur.

Yağda həll olan vitaminlər içərisində ilk dəfə öyrəniləni vitamin A-dır. O, quruluşuna görə karotinin törəməsidir. A - vitamini, β - karotinin molekulundakı karbohidrogen zəncirinin tən ortadan bölünməsi yolu ilə əmələ gəlir. Məlumdur ki, karotinoidlər göbələklərin çoxunda rast gəlinir. Onlar göbələklərə (məsələn, pas, papaqlı və s. göbələklər) rəng verirlər. Bundan başqa, karotinoidlər mükor göbələklərinin çoxalma orqanlarında xeyli miqdarda olur. Karotinoidlərin göbələklər üçün əhəmiyyəti tam öyrənilməmişdir. Amma güman edilir ki, onlar hüceyrənin oksidləşmə-reduksiya sistemlərinin bir hissəsini təşkil edir.

3.3.2.4. Sterinlər və digər aktiv maddələr. Sterinlər də, vitamin A və karotinoidlər kimi yağlarla əlaqədardırlar. Onlar göbələklərdə tez-tez və çoxlu miqdarda rast gəlinir. Maya göbələkləri və hifəmələgətirən göbələklərin mitsellərində erqosterin kifayət qədər olur. Penicillium göbələklərinin mitsellərində erqosterinin quru çəkiyə görə miqdarı 1,1%-ə çatır. Odur ki, penisillin istehsalında tullantı kimi qalan mitsellərdən

erqosterin alınmasında istifadə olunur. Göbələklərin böyüməsi və inkişafına vitaminlər kimi təsir edə bilən digər maddələr nuklein əsaslarıdır. Nuklein əsaslarına: qüanin, hipoksantin və s., purin və pirimidin əsasları daxildir. Foli turşusu da, göbələklərdə böyümə və inkişafı sürətləndirməklə yanaşı, həm də, nuklein əsasları kimi, özlərinə quruluş baxımından oxşar olan aminopterin və ametopterin antimetabolitlərin təsirini neytrallaşıdır bilirlər.

3.3.3. Metabolizmin ferment sistemləri. Digər orqanizmlərdə olduğu kimi, göbələklərdə də qidalanma və maddələr mübadiləsi fermentlərsiz həyata keçirilə bilməz. Məlumdur ki, fermentlər, metabolik proseslərdə spesifik üzvi katalizatorlardır. Göbələklər heterotrof qidalanma xüsusiyyətinə malik olduqlarından onlarda çox güclü ferment sistemləri vardır. Bu fermentlərin bəziləri xarici mühitə ifraz olunur ki, bunlara ekzofermentlər deyilir. Göbələk hüceyrəsinin daxilində qalan fermentlər isə endofermentlər adlanır. Bunlar arasında fərq ondadır ki, ekzofermentlər hüceyrə membranından asanlıqla xarici mühitə çıxdıqları halda, endofermentlər isə membrandan keçə bilmirlər. Lakin ferment sistemlərinin endo- və ekzofermentlərə bölünməsi yalnız şərti xarakter daşıyır. Odur ki, hüceyrə quruluşu ilə əlaqədar olan hər hansı ferment həm endoferment, həm də ekzoferment kimi fəaliyyət göstərə bilər. Endofermentlərin, ekzofermentlərə çevrilməsi həm ferment molekulunun böyüklüyündən, həm də hüceyrə membranının keçiricilik dərəcəsindən asılıdır. Ekzofermentlərə, məsələn, amilaza aiddir. Bu ferment nişastanı maltozaya qədər, digər ferment maltaza isə, maltozanı iki molekul qlükozaya qədər parçalayır. Bu tipli fermentlər, mühitin komponentlərini göbələklərin qidalanmasından ötrü bir növ hazırlayırlar. Mitsellərdə də maddələrin əmələ gəlməsi hüceyrənin quruluş elementləri ilə əlaqədar olan fermentlərin köməyiylə həyata keçirilir. Hüceyrənin tərkib hissələrindən müəyyən maddələrin

sintezi və ya onların parçalanması eyni fermentlər tərəfindən də ola bilər. Sintetik proseslərin reallaşması üçün fermentin konsentrasiyası kifayət qədər olmalıdır. Beləliklə, yağın sintezini, qliserin və yağ turşularından, saxarozanı isə, qlükoza və fruktoza vasitəsilə almaq mümkündür. Təbii halda fermentlərin bu cür yüksək konsentrasiyası, onların hüceyrə quruluşlarında adsorbsiya olunmaları sayəsində əldə edilir. Göbələk fermentləri də, digər orqanizmlərdəki kimi zülali maddələrdən ibarətdir. Mürəkkəb zülallarda – proteidlərdə spesifik zülalla yanaşı, həm də spesifik qeyri-zülal komponenti də iştirak edir. Zülal komponenti – apoferment, qeyri-zülal komponenti isə – koferment adlanır. Koferment kimi, vitaminlər, nukleotidlər, lipidlər və s. maddələr iştirak edir. Bir sıra fermentlərin kofermentində mikroelementlər də olur. Fermentin hər iki komponenti, öz aralarında adətən ekvivalent nisbətdə meydana çıxır. Fermentlərin bəziləri təmiz kristallik halda alınmışdır. İlk dəfə kristallik halda alınan ferment ureaza olmuşdur. Məlumdur ki, bu ferment sidik cövhərini CO_2 və NH_3 -ə qədər parçalayır.

Sadə, birkomponentli fermentlərə – proteinlərə: pepsin və tripsini də aid edirlər. Hər iki ferment yalnız zülaldan ibarətdir. Ümumiyyətlə, apofermentlərin tərkibi adi amin turşularından təşkil olunur ki, bu da zülallar üçün xarakterikdir və proteolitik fermentlərin təsiri altında dərhal parçalanır. Əgər koferment digər apofermentlə birləşirsə, onda yeni ferment molekulu əmələ gəlir.

Fermentləri, quruluşlarına görə təsnifat baxımından aşağıdakı qruplara bölürlər:

- 1) Katalitik aktivliyi, tərkibində dissosiasiya olunan və ya olunmayan metal ionunun olması ilə əlaqədar fermentlər;
- 2) Prostetik qrupu alçaqmolekulu birləşmələrdən ibarət olan fermentlər;
- 3) Birkomponentli – yalnız zülaldan ibarət olan fermentlər;
- 4) Prostetik qrupu alçaqmolekullu olub, metalla kompleks halında birləşən fermentlər;

5) Prostetik qrupu alçaqmolekullu olan, lakin metalla kompleks halında birləşməyən fermentlər.

Əgər fiziki baxımdan fermentlər, endo-və ekzofermentlərə bölünərsə, kimyəvi təsnifata görə onlar funksiyalarına görə qruplara bölünür. Təsir xarakterinə görə fermentlərin əsas sinifləri barəsində əvvəldə (tənəffüs bölməsində) ümumi və qısa məlumat verilmişdir. Bu barədə aşağıda bir qədər ətraflı məlumat verilməsi məqsəduyğundur.

1) *Hidrolitik fermentlər - hidrolazalar:*

a) Proteazalar və peptidazalar (zülalları və peptidləri parçalayanlar); b) Karbohidrazalar (karbohidratları və digər azotsuz birləşmələri parçalayanlar); c) Lipazalar (yağları parçalayanlar); ç) Fosfotazalar (fosfor turşuları efirlərini parçalayanlar).

2) Oksidaza və reduktazalar:

a) Oksidazalar və dehidrazalar (oksidləşdirici fermentlər); b) hidrogenazalar və ya reduktazalar (reduksiyaedici fermentlər); c) Desmolazalar (substratda molekul daxili dəyişikliklər yaradır).

Xüsusi təyinatlı fermentlərdən isə bunları göstərmək olar:

1) Karboksilazalar (CO_2 -ni qoparan fermentlər);

2) Dezaminazalar (aminturşularından NH_2 - qrupunu qoparan fermentlər);

3) Ureazalar (sidik cövhərini ammoniyak (NH_3) və karbon qazına – CO_2 parçalayan fermentlər).

Fermentlərin hər biri həm təsir etdiyi substrata, həm də həyata keçirdikləri reaksiyalara görə spesifikdir. Fermentlərin təsnifatında bəzən onların təsir etdikləri şərait də nəzərə alınır, lakin bu halda fermentlərin miqdarı təxminən sonsuzluq kimi nəzərdə tutulur. Fermentlər, konstitutiv və adaptiv olmaqla da bir-birlərindən fərqlənir. Birincilər, qidalanma şəraitindən asılı olmayaraq göbələk mitsellərində həmişə olurlar, yəni onların hüceyrədaxilində sintezi tənzim olunmur. İkincilər – adaptiv fermentlər isə, mühitin müəyyən təsirləri zamanı əmələ gəlir,

məsələn, orqanizm üçün adi hesab olunan qida mənbəyi olmadıqda və ya həmin fermentlər üçün spesifik olan substratlar olmayan hallarda bu tipli fermentlər sintez olunmurlar.

Hidrolazalar, ya reaksiyanın komponenti, ya da onun son məhsulu kimi su olan reaksiyaları kataliz edir. Onlardan çoxu ekzoferment kimi qidalı substratın hazırlanmasında çox böyük rol oynayırlar. Hidrolazalardan: esterazaları, karbohidrazaları, pektinazaları, proteinazaları və peptidazaları göstərmək olar. Esterazalar, turşu və spirt əmələ gəlməklə efirli rabitələri parçalayır. Bunlara: lipazalar və fosfotazalar aiddir. Lipazalar, estrazalardan olub, yağları parçalayan fermentlərdir. Bu fermentlər, göbələklərdə ehtiyat halında toplanan yağların hidrolizində, həmçinin sintezində də böyük rol oynayırlar. Göbələklərdə yağların istifadə olunmasının ilk mərhələsi, onların efir rabitələrinin lipaza vasitəsilə parçalanmasıdır.

Fosfotazalar – fosforlu turşuların efirlərini hidroliz edirlər. Onlar göbələklərdə və ümumiyyətlə, karbon mübadiləsində mühüm əhəmiyyət kəsb edirlər.

Fosforilazalar – karbon mübadiləsinin ayrı-ayrı mərhələlərində fosfor turşusu efirlərinin əmələ gəlməsini aktivləşdirən fermentlərə deyilir. Fosforilazaların kofermenti, göründüyü kimi riboflavindən ibarətdir.

Karbohidrazalar – göbələklərdə maddələr mübadiləsində mühüm rol oynayan fermentlərdəndir. Bu qrup fermentlər, karbohidratların və ya polisaxaridlərin hidrolizini kataliz edirlər. Onlar arasında elə fermentlər var ki, bunlar disaxaridləri parçalayır, məsələn, saxaraza (saxarozanı qlükoza və fruktozaya), maltaza (maltozanı iki molekul qlükozaya), laktaza (laktozanı qlükoza və qalaktozaya) parçalayırlar.

Göbələklərdə mürəkkəb polisaxaridləri parçalayan fermentlərə aşağıdakılar daxildir:

Amilaza – nişastanı parçalayan kompleks fermentlər. Amilazalar özləri də üç qrupa bölünür: 1) α – amilaza – nişastanı dekstrinlərə dək parçalayır; 2) β -amilaza – maltozaların əmələ

gəlməsini kataliz edir; 3) dekstrinaza – dekstrinləri, qlükoza və maltozayadək hidroliz edən fermentlər.

Amilaza, göbələklərin çox növlərində, xüsusilə *Aspergillus* və *Penicillium* cinslərindən olan növlərdə geniş yayılmışdır. Maya göbələklərində bu fermentlər aşkar olunmamışdır.

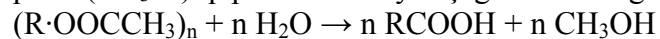
Sellülaza – sellülozanı, sellobiozalara qədər parçalayır. Sellobiozalar disaxaridlər olub, sonradan qlükozaya çevrilirlər. Bu ferment göbələklərdə geniş yayılmışdır. Belə ki, ağacların oduncaq hissəsinin çürüməsində bu fermentlərə malik olan göbələklər böyük rol oynayır. Bu cür göbələklərə samanda və digər bitki qalıqlarında da rast gəlinir.

Hadromaza – sellülozanın liqninlə kompleks birləşməsinə parçalayır. Bu fermentə çox az rast gəlinir. Lakin göbələklərdə daha çox rast gəlinən sellülaza vasiətilə oduncaqda korroziya çürüntüsü əmələ gəlir.

Sitaza – hemisellülozanı parçalayan fermentdir. Pektin fermentləri isə, pektinli maddələri parçalayır və nəticədə son məhsullar kimi metil spirti və α - qalakturon turşusu alınır. Bu fermentlər fitopatogen göbələklərin çoxunda rast gəlinir. Onlar, hüceyrəarası lövhəni və toxumaları parçalaya bilirlər. Pektin fermentləri bir neçə cürdür:

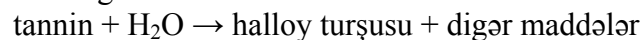
1) protopektinazalar – pektini, protopektinlərdən ayırmağa imkan verirlər;

2) pektazalar – α - qalakturon turşusundan metoksil qrupunu (CH_3O^-) qoparır. Reaksiya aşağıdakı kimi gedir:



3) pektinazalar – pektin molekulunu tamamilə tərkib hissələrinə qədər parçalayan fermentlərdir.

Tannaza – bunlar da hidrolitik fermentlər qrupuna aid oluna bilirlər. Belə ki, bu ferment tannindən halloy turşusunun əmələ gəlməsini kataliz edir.



Tannaza, bir çox göbələklərdə əmələ gəlir, lakin *Aspergillus* niqer göbələyi bu baxımdan daha aktivdir. Bu ferment adap-

tiv fermentlər qrupuna aiddir. Belə ki, mühitdə tannin və ya onun parçalanma məhsulu olan halloy turşusu olduqda əmələ gəlir.

Xitinaza – digər hidrolitik fermentlərdən fərqli olaraq, tərkibində azot birləşmələri olan xitin parçalanmasını həyata keçirir. Bu ferment xitin polimerini, asetilqlükozoaminə çevirir və bazidiomitsetlərin meyvə cismində çoxlu miqdarda olur.

Göbələklərdə ferment kompleksləri, adətən onların təbiətdə yayıldığı yerlərə uyğun olur.

Proteolitik fermentlər – zülalların və peptidlərin sintezini və hidrolizini kataliz edir. Bu fermentlər bütöv zülal molekullunu peptidlərə və amin turşularına qədər hidroliz edirlər. Peptidazalar isə yalnız peptid zəncirinin sonunda yerləşən amin turşuları qalıqlarına təsir edir. Bu fermentlər müxtəlif göbələklərdə geniş yayılmışdır.

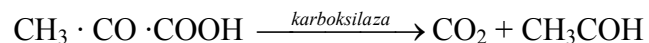
Oksidləşdirici fermentlər. Substratın hüceyrələrdə oksidləşməsi iki yolla həyata keçirilir: a) oksigenin birləşməsi; b) hidrogenin və ya, həm də elektronların substratdan qoparılması. Canlı orqanizmlərdə hər iki oksidləşmə yolu eyni vaxtda da mümkündür.

Dehidrazalar. Hidrogeni qoparmaqla oksidləşməni aparan fermentlər.

Oksidazalar. Oksigeni birləşdirən fermentlər. Bunlardan: sitoxromoksidazanı, tirozinazanı, polifenoloksidazanı və s. göstərmək olar. Oksidazaların tərkibinə çox hallarda metallar (Fe, Cu, Mo, Zn və s.) da daxil olur.

Reduktazalar. Göbələklərdə zəif öyrənilmişdir. Bunlardan tərkibində – SH, olan fermentləri göstərmək olar. Göbələklərdə kükürdün əhəmiyyətini nəzərə almaqla bu qrup fermentlərin öyrənilməsi vacibdir. Reduktazalara nitrat reduktaza da aid edilir. Bu ferment göbələklərin çoxunda rast gəlinir.

Karboksilaza - fermentinin tərkibinə spesifik zülal, maqnezium ionu (Mg^{2+}) və tiaminpirofosfat daxildir. Bu ferment piroüzüm turşusunun asetaldehidə çevrilməsini kataliz edir.



Beləliklə də, bu ferment spirt qıcqırmasında da iştirak edir.

Fermentlər, temperatura münasibətlərinə görə davamsız (termolabil) və davamlı (termostabil) olmaqla iki qrupa bölünür. Orqanizmlərin böyüməsi, adətən çox alçaq temperaturlarda ləngiyir və ya tamamilə dayanır. Amilaza fermentinin təsiri üçün optimal temperatur 60⁰C-dir ki, bu da göbələk hüceyrələrinin dozə bildiyi temperaturdan yüksəkdir. Fermentlərin təsiri, temperaturun artması ilə əlaqədar, müəyyən həddə daxilində sürətlənir. Daha yüksək temperaturlarda ferment dağılmağa (denaturalaşır) başlayır və onun katalitik aktivliyi kəskin azalır.

Mühitin pH-ı, turşular və qələvilər də fermentləri parçalayırlar. Fermentlərin çoxunda pH-ın optimal qiyməti pH=4-8-dır. Bir-birinə oxşayan fermentlər, çox hallarda pH-ın optimal qiymətlərinə görə fərqlənirlər. Məsələn, pepsin üçün pH=2,5, tripsin üçün isə pH=8. Fermentlərin aktivliyini sürətləndirən və ya ləngidən kimyəvi birləşmələrin təsiri, fermentlərin kimyəvi təbiəti ilə əlaqədardır. Bir çox fermentlərin aktivliyi, yalnız ikivalentli metal (Mg²⁺, Zn²⁺, Fe²⁺, Cu²⁺, Mn²⁺) duzlarının iştirakı olduqda meydana çıxır. Hər şeydən əvvəl, bu həmin metalların fermentlərin tərkibinə daxil olmaları ilə əlaqədardır.

IV FƏSİL

GÖBƏLƏKLƏRDƏ SU REJİMİ

4.1. Suyun göbələk orqanizmində əhəmiyyəti

Su, miqdarına görə hüceyrənin əsas kimyəvi komponenti sayılır. O, biokimyəvi reaksiyaların əksəriyyəti üçün mühit, bir sıra reaksiyalarda isə substrat funksiyasını yerinə yetirir. Suyun miqdarı ən az olan hallarda, maddələr mübadiləsi son dərəcə zəifləyir. Hüceyrələrdə suyun miqdarı, onun tipindən və göbələyin olduğu fizioloji şəraitdən asılı olaraq dəyişilə bilər.

Su, onda həll olan maddələrin bir hüceyrədən digərinə keçməsi üçün mühit yaratmaqla, orqanizmdə temperaturu da tənzim edir. Bundan başqa, su hüceyrədə fizioloji, biokimyəvi proseslərin getməsi üçün həlledici kimi də iştirak edir. Suyun sıxılması az olduğundan o, göbələk orqanizminin quruluşunun saxlanılmasında da mühüm rol oynayır. Bununla yanaşı, su yüksək dərəcədə istilik tutumuna və istilik keçiriciliyinə də malikdir.

Göbələk hüceyrələrində su, oksigen və hidrogen mənbəyi rolunu da oynayır və həm də energetik reaksiyalarda, o cümlədən, ATP-in əmələ gəlməsində də iştirak edir (ADP+P $\xrightarrow{-H_2O}$ ATP).

Digər mayelərdən fərqli olaraq (civədən başqa), suyun səthi gərilmə əmsalı çox böyükdür (20⁰C-də bu əmsal 73 dina/sm-ə qədərdir).

Maye fazada su molekulları arasında əmələ gələn ilişmə qüvvəsi kogeziya, maye faza ilə bərk faza arasındakı ilişmə qüvvəsi isə adgeziya adlanır. Hər iki hadisə, suyun göbələklərə daxil olması və onların hərəkətində əhəmiyyət kəsb edir.

Suyun digər mühüm fiziki xassəsi onun qeyri-adi dərəcədə yüksək dielektrik keçiriciliyidir. Suyun belə xassəsi,

onda həll olan və elektrik yükünə malik hissəciklər arasında qarşılıqlı təsir qüvvəsinin nisbətən zəifləməsinə səbəb olur. Suyun fizioloji cəhətdən ən mühüm xassələrindən biri də onun qazları həll etməsidir. Bu xassə, duzlu məhlullarda kəskin azalır. Bundan başqa, su göbələk orqanizmində fasiləsiz faza yaradır.

Göbələklərdə suyun miqdarı, onların növdən, həmçinin göbələk hüceyrəsinin xüsusiyyətlərindən asılı olaraq xeyli dərəcədə dəyişilə bilər. Bir qayda olaraq, göbələklərin mitsellərində suyun miqdarı, sporəmələgətirən orqanlardakından çox olur. Mitsellərin bəzi formaları, tamamilə suya batırıldıqda belə normal inkişaf edirlər. Lakin əksəriyyət hallarda, suya batırılmış göbələk mitsellərində inkişaf zəifləyir. Bunun əsas səbəbi, belə vəziyyətdə aerasiyanın pozulmasıdır (oksigen çatışmazlığı).

Suyun, göbələk hüceyrələrində kəskin azalması da, onların böyümə və inkişafına olduqca mənfi təsir edir. Müxtəlif göbələklər üçün, suya tələbatın minimum həddi müxtəlifdir. Məsələn, *Meribius lacrymans* göbələyi üçün minimum hədd 22%-dir. Bu göbələklər, ağacçürüdən növlərdən olub, özlərinə lazım olan suyun bir hissəsini, tənəffüs prosesində əmələ gələn suyun hesabına təmin edirlər.

Ağacçürüdən göbələklərdən *Poria vaporaria*da inkişafı təmin etmək üçün suyun miqdarı təxminən 35%, *Coniophora cerebella* – göbələyində isə daha çox miqdarda su tələb olunur.

Göbələklərin mitsellərindən fərqli olaraq, onların sporəmələgətirən orqanları suya qarşı az tələbkardır. Yalnız bəzi göbələklərdə sporların əmələ gəlməsi bilavasitə suda olur (suda yaşayan göbələklərdə), lakin əksəriyyətində bu proses hava mühitində baş verir. Göbələklərdə su rejiminin formalaşmasında atmosfer rütubətinin böyük əhəmiyyəti vardır. Belə ki, göbələklərdə, ali bitkilərdən fərqli olaraq suyun buxarlandırılmasının qarşısını alan və ya bu prosesi tənzimləyən xüsusi uyğunlaşmalar yoxdur. Odur ki, havada rütubətin

azalması, sporların əmələ gəlməsini zəiflədir.

Lakin göbələklərin bəzilərində, məsələn, *Erysiphaceae*da atmosfer rütubəti 85%-ə nisbətən, 55% olduqda konidilərin əmələ gəlməsi 2-3 dəfə çox olur. Analoji hadisə *sporodinia grandis* – göbələyində də müşahidə olunur. Bu hadisə, çox güman ki, suyun göbələk səthindən sürətlə buxarlanması və bununla əlaqədar olaraq sporəmələgətirən havadakı orqanlarında susorma qabiliyyətinin daha güclü olması ilə bağlıdır.

Elə göbələklər də vardır ki, onlar su çatışmazlığına (kserofit şəraitə) asanlıqla dözürlər. Bunlara, məsələn, *Podaxaceae*, *Geaster*, *Schizophyllum commune* və başqalarını göstərmək olar.

Ümumiyyətlə, göbələklərdə su rejimi mürəkkəb və mərhələli fizioloji prosesdir. Bu mərhələlər aşağıdakılardan ibarətdir:

- 1) Göbələk hüceyrəsi tərəfindən suyun udulması;
- 2) Suyun orqanizmdə hərəkəti;
- 3) Suyun orqanizm tərəfindən buxarlandırılması.

4.2. Göbələk hüceyrəsi tərəfindən suyun udulmasının əsas qanunauyğunluqları

Hüceyrə tərəfindən suyun udulması, əsasən osmos vasitəsilə həyata keçir. Məlumdur ki, osmos, yarımkeçirici membranın (biomembranın) iştirakı ilə baş verən diffuziyadır. Bu cür membran, suyu yaxşı, onda həll olan maddələri isə qismən pis keçirir.

Hər hansı məhlulun osmotik təzyiqi (Ψ^*), onda həll olan hissəciklərin qatılığının (C) funksiyasıdır. Qeyri-elektrolitlər üçün osmotik təzyiqi aşağıdakı formula ilə hesablamaq olar.

$\Psi^* = C \cdot R \cdot T$ və ya $\Psi^* = C \cdot 22,4$ (0°C temperaturda) burada: C - həll olmuş maddənin qatılığı-mol/l; T - mütləq

temperatur; R - qaz sabiti - 0,082 l. atm. dərəcə. mol⁻¹.

Osmotik təzyiqlə suyun hüceyrəyə daxil olması sayəsində, onun içərisində hidrostatik təzyiq yaranır. Belə təzyiqə, turqot təzyiqi (P) deyilir. Həmin təzyiq, sitoplazmanı hüceyrə qılafına sıxır və qılafın dartılmasına səbəb olur. Dartılmış hüceyrə qılafı da (üfürülmüş futbol topu kimi), əks təzyiq (W) göstərir. Turqor təzyiqi, əks təzyiqə bərabər olduğundan:

$$P = W \text{ yazmaq olar}$$

$$(\text{turqor təzyiqi}) = (\text{qılafın təzyiqi})$$

Turqor təzyiqi, hidrostatik təzyiq olduğundan suyun hüceyrəyə sonrakı daxil olmasına mane olur.

Suyun osmos təzyiqi vasitəsilə hüceyrələrə daxil olması üçün lazım gələn təzyiq, osmotik təzyiqlə, turqor təzyiqinin fərqi bərabərdir. Bu fərqi hüceyrənin sorucu qüvvəsi (S) deyilir.

$$S = \Psi^* - P$$

Potensial osmotik təzyiq (Ψ^*), hüceyrənin sorucu qüvvəsindən (S) az olduqda xarici məhluldan su, hüceyrəyə daxil olur, əksinə böyük olduqda isə su, hüceyrədən xarici mühitə çıxır. Qeyd etmək lazımdır ki, osmotik təzyiq - Ψ^* , sabit kəmiyyət deyildir. O, hüceyrə tərəfindən su udulduqca azalır (durulaşma hesabına), lakin bir sıra hallarda mineral və üzvi maddələrin aktiv daşınması sayəsində Ψ^* , müəyyən səviyyədə də qala bilər.

Membranla əhatə olunmuş hüceyrə orqanoidləri də osmotik təzyiqin dəyişməsinə qarşı çox həssasdır. Məsələn, təcrid edilmiş mitoxondrilər, təmiz suda və ya hipotonik məhlullarda tezliklə dağılır.

Suyun osmos təzyiqi vasitəsilə udulması, hələ vakuollaşmamış hüceyrələrdə də baş verir. Belə halda yarımkeçirici membran rolunu plazmalemma, osmotik təsiredici məhlul kimi isə sitoplazma oynayır. Göstərilən halların heç birində sitoplazmada hidratlaşma və digər şişmə prosesləri nəzərə alınmır. Lakin osmotik proseslərin termodinamik izahı zamanı bu

amillər nəzərə alınır.

Termodinamik izah zamanı «sorucu qüvvə» anlayışı «suyun potensialı» (Ψ_w) anlayışı ilə əvəz olunur («suyun potensiallar fərqi» anlayışının işlədilməsi daha düzgündür). Bu kəmiyyət, suyun hər hansı yerdəki, məsələn, vakuoldakı kimyəvi potensialı ilə (μ^w), normal atmosfer təzyiqində təmiz suyun kimyəvi potensialı (μ_{ow}) arasındakı fərqi göstərir. Ona baxmayaraq ki, μ^w və μ_{ow} kəmiyyətlərinin mütləq qiymətləri məlum deyildir, lakin onların fərqi ($\mu^w - \mu_{ow}$) təyin etmək mümkündür. Həmin fərq mənfi olur.

Məlumdur ki, kimyəvi potensial erq. mol⁻¹-lə ölçülür. Suyun potensialını təzyiq vahidləri ilə ifadə etmək üçün (dina, sm², erq. sm⁻³, belə ki, 1 dina=erq. sm⁻¹) potensiallar fərqi, suyun potensial molyar həcminə (mol. sm⁻³-ə) bölmək lazımdır.

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_{ow}}{V_w}$$

Bu formulda parsial molyar həcm ($\bar{V}_w$) sabit hesab olunur, lakin $\square_w$ isə həmişə mənfi qiymət alır, çünki μ_{ow} - kəmiyyət adətən μ_w - kəmiyyətindən böyük olur.

Osmotik ($\square^*$) və turqor (P) təzyiqlərini müvafiq olaraq $\square_{p^*}$ və $\square_p$ ilə əvəz etsək, onda suyun potensial tənliyi aşağıdakı kimi olar:

$$- \Psi_w = - \Psi_{p^*} - \square_p$$

Suyun potensialı anlayışından, nəinki osmotik hadisələrdə, həm də şişmə proseslərində də istifadə etmək olar.

Yüksəkmolekullu maddənin (şişən cismin) mayeni, yaxud buxarı udmaqla həcmnin artmasına şişmə deyilir. Şişmə hadisəsi, kolloidal və kapillyar effektlərlə əlaqədardır. Protoplazmada şişmənin kolloidal effekti, hüceyrə qılafında isə hər iki effekt iştirak edir. Vakuolda bir qayda olaraq, şişə bilən cisim olmur. Protoplazmanın şişmə halının, bütövlükdə maddələr mübadiləsinin intensivliyi üçün həlledici əhəmiyyəti vardır. Məlumdur ki, su, protoplazmada biokimyəvi

reaksiyaların və diffuziyanın getməsi üçün əlverişli mühit rolunu oynayır. Bununla yanaşı, protoplazmatik zülalların hidratlaşması hüceyrə orqanoidlərinin ultraquruluşunun və onların funksional aktivliyinin saxlanılması üçün böyük əhəmiyyət kəsb edir. Bir sıra hallarda suyun udulması, ancaq şişmə yolu ilə həyata keçirilir. Su şişən cismə diffuziya vasitəsilə daxil olur. Deməli, şişmənin sürəti də, diffuziyanın kimi temperaturdan asılıdır.

Osmos və şişmə prosesləri arasında paralellik mövcuddur. Belə ki, osmotik təzyiq ($\square^*$), müvafiq olaraq şişmə təzyiqi ($\square$) işlədilir.

Qeyd etmək lazımdır ki, protoplazma nəinki təkcə şişə bilən törəmədir, o həm də, osmotik məhluldur. Buna görə də, hüceyrədə suyun potensialını ifadə edən tənlikləri aşağıdakı kimi yazmaq olar:

$$\text{vakuol (v): } (\square_w)_v = (\square_p)_w + (\square_p)$$

$$\text{protoplazma (pr): } (\square_w)_{pr} = (\square_p)_{pr} + (\square_p)$$

$$\text{hüceyrə qılafı (hq): } (\square_w)_{hq} = (\square_r)_{hq}$$

Burada: $\square_r$ - matrisa potensialı olub, suyun potensialının - $\square_w$ bir hissəsidir və mikroquruluşla əlaqədardır. Məlumdur ki, mikroquruluş şişmə prosesinə çox böyük təsir edir.

Suyun miqdarı dəyişdikcə vakuol, protoplazma və hüceyrə qılafı arasında da dərhal potensiala görə tarazlıq yaranır.

$$(\square_w)_v = (\square)_{pr} + (\square_w)_{hq}$$

Bu tənliyə görə, protoplazmanın şişmə halı, plazmatik zülalların hidratlaşması, hüceyrə şirəsi qatılığının funksiyası hesab olunur.

Hidratlaşma dedikdə, müxtəlif obyektlərdə, o cümlədən, heterogen sistemlərdə (protoplazmada, hüceyrədə, torpaqda və s.) suyun vəziyyətini ifadə etmək üçün işlədilən kəmiyyət başa düşülür. Bu kəmiyyət su buxarlarının nisbi elastikliyi kimi faizlə göstərilir. Hüceyrə tam turqor halında olduqda ($\Psi_w=0$) hidratlaşma 100%-ə çatır.

4.3. Suyun göbələk orqanizmində hərəkəti

Göbələk mitsellərinin ən kənar (xarici) təbəqələrindəki hüceyrələrə su, torpaqdan osmotik təzyiqlə daxil olub apoplast (hüceyrələrin qılafı və hüceyrə aralarının yaratdığı fasiləsiz sistem) və simplast (hüceyrələrin sitoplazma vasitəsilə əmələ gətirdiyi fasiləsiz sistem) ilə, orqanizmin digər sahələrinə doğru hərəkət edir.

Lakin torpaqda su, bir neçə formada olur və onların heç də hamısından göbəklər istifadə edə bilmirlər. Torpaq suxurlarının tərkibində olan su, həmçinin də, torpaq kolloidlərindəki hidratlaşma suyu çox möhkəm birləşdiyindən göbəklər tərəfindən mənimsənilə bilmir. Lakin torpaqdakı məsamələrdə olan və kapillyar suyu adlandırılan su, göbəklər üçün asanlıqla mənimsənilir. Bunun üçün göbəklər, hər şeydən əvvəl, torpağın və olduqları digər substratların (məsələn, ağac qabığı, oduncaq və s.) sorucu qüvvəsini aradan qaldırmalıdır. Bu qüvvə, potensial şişmə və osmotik təzyiqlərin cəmindən ibarətdir. Torpaq və ya göbələyin olduğu substratın səthi qurduqca, onların sorucu qüvvəsi artır. Çox hallarda $p^* 5$ - atmosferdən az olduğu halda, şoran torpaqlarda bəzən 30 atm-dən də çox olur.

Alçaq temperaturalarda suyun udulması və göbələk orqanizmində hərəkəti zəifləyir. Bu halda suyun özlülüyü daha da artır, protoplazmanın keçiriciliyi isə nisbətən azalır.

Suyun göbələyin bütün həcmi üzrə hərəkəti və paylanmasında, su molekulları arasındakı ilişmə qüvvəsi (kogeziya) və su molekulları ilə daşıyan səth arasındakı ilişmə qüvvəsi (adzeziya) mühüm rol oynayır. Bu cür ilişmə qüvvələrini dəf etmək üçün yüksək təzyiq (bəzən 35 atm.) tələb olunur. Bununla bərabər, göbələk orqanizminin müxtəlif sahələrində yaranan suyun potensiallar fərqi də, onun hərəkətinə imkan yaradır.

4.4. Göbələklərin suyu buxarlandırılması

Göbələklər tərəfindən suyun atmosferə buxarlandırılması – transpirasiya prosesi, ali bitkilərdəkindən fərqlənir. Belə ki, yaşıl bitkilərdə transpirasiya kutikulyar və ağızcıqlar vasitəsilə həyata keçirilir. Göbələklərdə isə, yarpaqlar və bununla əlaqədar olaraq ağızcıq aparatı olmadığından, odur ki, suyun buxarlandırılması, orqanizmin bütün səthi üzrə baş verir. Göbələk hüceyrəsinin qılağı, bəzi hallarda kutinləşir və ya mum qatı, yaxud da yağla dolur. Odur ki, belə vəziyyətdə su qılafa tamamilə hopa bilmir və qılağın səthindən buxarlanma çətinləşir. Kutinləşmənin az və ya çoxluğundan asılı olaraq buxarlanma təxminən 10% – 20% və daha çox ola bilər. Göbələk səthindən suyun buxarlandırılması bir sıra şərtlərdən, o cümlədən, havanın rütubətliliyindən, küləyin sürətindən, torpağın və göbələyin olduğu substratın və qılağın tərkibi və quruluş xüsusiyyətlərindən asılıdır.

Göbələk qılağında, kutinləşən sahələrdə xüsusi kanalcıqların olması buxarlanmanı həyata keçirən əsas mexanizm hesab olunur. Belə kanalcıqlar vasitəsilə nəinki suyun buxarlanması, həm də O_2 və CO_2 -nin də diffuziyası həyata keçirilir.

V FƏSİL

GÖBƏLƏKLƏRİN BÖYÜMƏSİ, İNKİŞAFI VƏ HƏRƏKƏTLƏRİ

5.1. Böyümə anlayışı

Hər bir orqanizm fasiləsiz olaraq kəmiyyət və keyfiyyət dəyişikliklərinə məruz qalır.

Böyümə termini, həmişə hansısa prosesin, hadisənin göstəricisinin artması kimi izah edilir. Biologiyada böyümə adı altında «canlı sistemlərin və onların hissələrinin quruluş və həcmə dönməyən artımı» başa düşülür. Böyümənin bu tərifində onun yalnız integral və miqdarı keyfiyyəti nəzərə alınır. Burada orqanizmin quruluş elementlərinin əmələgəlmə sürəti və istiqaməti, bu proseslərin əsasını təşkil edən mürəkkəb mübadilə reaksiyalarının xarakteri öz əksini tapmamışdır. Bəzi hallarda böyümə orqanizmin ölçülərinin və çəkisinin artması kimi göstərilir. Lakin bir sıra hallarda orqanizmin və ya hüceyrələrin ölçülərinin artması onların çəkilərinin azalması ilə bir vaxta düşür, yaxud da orqanizmdə quruluş elementlərinin əmələ gəlməsi, çəkinin və həcmə sabit qalması şəraitində meydana çıxır. Bütün bunlar ümumqəbul olunmuş böyümə anlayışına tənqidi yanaşmağa əsas verir.

XX əsrin əvvəllərində İost (1903) göstərirdi ki, orqanizmin ölçülərinin hər hansı artımı hələ böyümə deyil. O, qeyd edirdi ki, böyümə zamanı xarici mühitdəki, qeyri-üzvi birləşmələr canlı vəziyyətə keçir. Sonralar, İ.M.Şmalhauzen (1935) böyüməyə belə tərif vermişdir. «Canlı varlıqların böyüməsi, orqanizmin fəal hissəciklərinin kütləyə artımından ibarətdir. Bu zaman orqanizmdə sərbəst enerjinin miqdarı yüksəlir».

Nəhayət, D.A.Sabinin böyümə prosesinə aşağıdakı tərifini verdi: «böyümə – orqanizmin quruluş elementlərinin yenidən

əmələgəlmə prosesidir». Lakin bu tərif də yuxarıdakılardan əsaslı şəkildə fərqlinmir. Ona görə ki, orqanizmdə əmələgəlmə ilə yanaşı, həm də quruluş elementlərinin dağılması prosesi də gedir. Bu proseslər arasında nisbətən subhüceyrə və molekulyar səviyyələrdə miqdarı cəhətdən nəzərə alınması çox çətindir. Beləliklə də, böyüməyə verilən təriflərin çoxluğu və müxtəlifliyi, bu hadisənin özünün çoxcəhətli mahiyyəti ilə əlaqədardır. Ümumiyyətlə, böyümə, bir-birilə qarşılıqlı əlaqədə olan fizioloji proseslərin məcmuu sayəsində yaranan inteqral funksiyadır.

5.2. Böyümənin əsas qanunauyğunluqları və fazaları

Təbii şəraitdə hər hansı göbələyin inkişafı, əvvəlcə onun mitsellərinin vegetativ böyüməsi, sonra isə bu və ya digər çoxalma orqanının (sporəmələgəlmənin) əmələ gəlməsi ilə baş verir. Bu zaman böyümə prosesi zəifləyir və bəzi hallarda hətta tamamilə dayanır. Bu iki prosesin ətraflı öyrənilməsi göstərdi ki, bitkilərdə olduğu kimi, göbələklərdə də vegetativ böyümə ilə generativ orqanların yaranması arasında antaqonistik münasibətlər mövcuddur. Beləliklə də, göbələklərin vegetativ və ya generativ orqanlarının böyüməsi prosesini izlədikdə «böyümənin böyük dövrə» malik olduğunu aşkar etmək mümkündür. Bu təsəvvürə görə, orqanizmin ayrıca orqan, yaxud onun sahəsinin böyüməsi əvvəlcə yavaş, sonradan isə sürətlə gedərək maksimum qiymətə çatır, bundan sonra tədricən yavaşlayır. Beləliklə də, orqanizmin, yaxud ayrıca hüceyrənin uzunluğunun, həcmnin, çəkisinin və s. artımı S - şəkilli əyri ilə xarakterizə olunur. Böyümənin siqmoidal gedişində əyrinin yüksələn hissəsi eksponensial asılılığa tabe olur (şəkil 4) və aşağıdakı düsturla ifadə olunur.

$$G = G_0 f^t$$

burada: G_0 - ölçmənin əvvəlindəki qiyməti, t - ölçmənin başlandığı vaxt; G - t zamanı ərzində ölçülən kəmiyyətin qiyməti;

f - sabitdir. Böyümənin eksponensial (loqarifmik) xarakterini birhüceyrəli orqanizmlərdə (askomitsetlər, maya göbələkləri, kif göbələkləri, xitridiomisetlər) daha aydın şəkildə görmək mümkündür. Digər orqanizmlərdə olduğu kimi, göbələklərdə də böyümə - embrional, uzanma və diferensasiya fazalarından ibarətdir. Embrional böyümə özündə protoplazmanın artması və hüceyrələrin bölünməsini birləşdirir. Protoplazmanın artması nəticəsində yenidən bölünmüş embrional hüceyrə, yetkin embrional hüceyrənin ölçülərinə qədər böyüyür. Bu zaman bütün plazmatik quruluş (məsələn, mitoxondrilər və s.), subquruluşlar (məsələn, elementar membranlar) və maddələr (DNT, RNT, zülallar, lipidlər və s.) miqdarı cəhətdən iki dəfə artır, başqa sözlə, ana hüceyrədəki miqdarına çatır. Beləliklə də, protoplazmanın artması, bizə yaxşı məlum olan proseslərdən ibarətdir: DNT-nin replikasiyası və DNT→RNT→zülal (ferment) →məhsul, reaksiyalarının ardıcılığı.

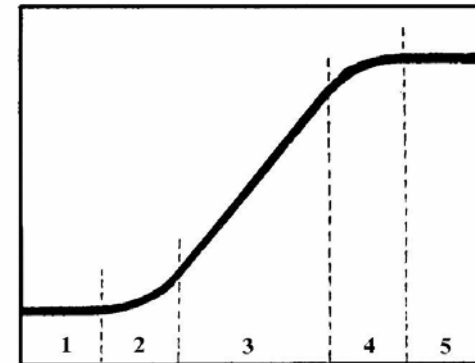


Diagram. Birhüceyrəli orqanizm kulturasında böyümənin loqarifmik xarakteri. 1-laq-faza; 2-böyümənin sürətlənmə fazası; 3-loqarifmik faza; 4-böyümənin zəifləmə fazası; 5-stasional faza.

Bu reaksiyalar özlərində transkripsiya, trasnlyasiya və digər

fermentativ reaksiyaları da birləşdirir. Məhsul adı altında bütün plazmatik quruluş və maddələr başa düşülür.

Embrional hüceyrələr üçün protoplazma və hüceyrə nüvəsinin ölçülərinin müəyyən nisbətdə olması səciyyəvidir. Protoplazmanın böyüməsi (artması) qurtarıqdan sonra hüceyrə, yenidən bölünmə fazasına keçməklə ya embrional halda qalır, ya da o, uzanma fazasına keçir və beləliklə də, sabit toxumanın (yalançı toxumanın) hüceyrəsinə çevrilir. Protoplazmanın böyüməsi, bununla yanaşı həm də RNT-nin sintezi, mitozun profazasında tamamilə dayanır. Bu zaman maddələr mübadiləsinin intensivliyi xeli azalır. İki mitoz bölünmə arasındakı dövrdə (interfazada) induksiyaolunan fermentin – timidinkinazın iştirakı ilə DNT-nin replikasiyası (ikiləşməsi) baş verir. Görünür timidinkinaza üçün məsul olan gen müvəqqəti tənzim olunmaq xassəsinə malikdir. Həmin xüsusiyyət DNT-polimerazaya da xasdır.

Hüceyrələrin bölünməsi, hər şeydən əvvəl, hormonlarla, xüsusilə hibberelinlər və s. əlaqədardır.

Böyümənin ikinci fazası uzanmadır. Uzanma fazasında, əvvəlki ölçüləri 5-10 mkm olan hüceyrə, öz ölçülərini 10-50 dəfə, bəzən daha da çox artırmaqla bilir. Hüceyrənin uzanması zamanı həcmi artması, əsas etibarilə vakuolların əmələ gəlməsi nəticəsində suyun udulması ilə əlaqədardır. Uzanma ilə gedən böyümədə protoplazmanın artmasından fərqli olaraq, çox hallarda zülalların ümumi miqdarı artmır. Hüceyrə qılafının kütləyə xeyli artması (onun tərkibinə daxil olan maddələrin sintezi ilə əlaqədar olaraq) çox vaxt hüceyrənin bütün səthi üzrə bərabər şəkildə paylanır.

Hüceyrənin uzanma fazasında turqor təzyiqinin azalması sayəsində hüceyrənin sorucu qüvvəsi artır və nəticədə su hüceyrə daxilinə dolur. Hüceyrəyə dolmuş su onu uzununa dartır və böyük mərkəzi vakuolu əmələ gətirir. Buradan aydın olur ki, uzanmaya səbəb olan ilk proses osmosdur. Suyun udulmasından fərqli olaraq, hüceyrə qılafının sintezi və osmotik

təzyiqin tənzimlənməsi (osmotənzimlənmə) müəyyən miqdarda enerji tələb edir.

Böyümənin üçüncü fazası – diferensasiya embrional hüceyrənin ixtisaslaşmış hüceyrəyə çevrilməsinə deyilir. Bu faza böyümə ilə yanaşı həm də hüceyrənin inkişafı proseslərini də özündə birləşdirir.

5.3. İnkişaf

İnkişaf orqanizmin komponentlərinin keyfiyyət dəyişilmələridir. Bu zaman mövcud forma və funksiyalar başqasına çevrilir. Böyümə və inkişafı bir-birindən kəskin fərqləndirmək olmaz. Hər hansı inkişaf prosesi böyümə ilə əlaqədardır. Embrional hüceyrənin bu və ya digər yolla ixtisaslaşması determinasiya adlanır. Beləliklə də, hər bir hüceyrənin diferensasiyasındakı determinasiya (onun inkişafını müəyyən edən yol), ümumiyyətlə, inkişafın fizioloji əsasını təşkil edir.

Determinasiya və diferensasiya bir-birilə əmrin alınması və onun icrası kimi əlaqədardır. Determinasiya hüceyrədə mövcud olan genetik potensialın yalnız müəyyən hissəsinə aid olur. Genetik informasiyanın xeyli hissəsinə (hüceyrənin əsas funksiyalarına) determinasiya toxunmur (məsələn, qlikoliz, zülalların sintezi, sellülozanın sintezi və s.).

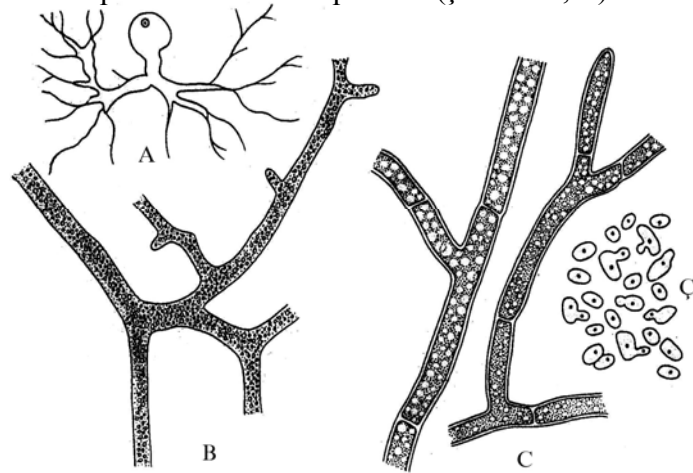
Determinasiyaya ən cavan hüceyrələr məruz qalır, onlarda artıq uzanma fazasında diferensasiya başlayır.

Göbələklərdə vegetativ (böyüyən) sahələrlə, generativ orqanların olduğu sahələr fizioloji bərabərsizliyə malikdir ki, buna da qütblük (polyarlıq) deyilir. Qütblük hadisəsi protoplazmanın hərəkəti nəticəsində pozulmur. Bu, zülalların hərəkətsiz ektoplazmanın kənar tərəflərində birtərəfli qaydada paylanması ilə əlaqədardır. Hüceyrənin qütblüyü, onun nizamlı qaydada diferensasiyasının ilk şərtidir.

Göbələklərin əksəriyyətində vegetativ hissə mitselilərdən

ibarətdir. Mitselilər özləri də apikal (ucdan) böyüyən və yanlara şaxələnmə verən hiflərdən təşkil olunmuşdur. Mitselilər, olduqları substratın daxilinə bütün səthi ilə keçir və orada olan suyu və qida maddələrini udur. Mitselilərin bəzisi substratın üstündə yerləşir. Bunlara bəzən hava mitseliləri də deyilir və onlarda adətən çoxalma (generativ) orqanları əmələ gəlir. Göbələk hifləri yalnız yuxarı (ucdan) böyüyür, lakin onlarda zülalların sintezi mitselinin bütün uzununu boyunca gedir və sitoplazmanın hərəkəti ilə böyümə zonasına daşınır. Göbələklərin sapvarı quruluşu və sürətlə böyümə qabiliyyəti onların ətraf mühitlə qarşılıqlı münasibətini müəyyən edir. Bundan başqa, göbələklərdə səthin həcmə olan nisbəti çox böyükdür.

Göbələklərdə mitselilər, septasız (arakəsməsiz) və arakəsməli – septalı olmaqla bir-birindən fərqlənirlər (şəkil 5. B, C).



Şəkil 5. Göbələklərin vegetativ cismi. A – rizomitselli-bir-hüceyrəli tallom; B - septasız mitsel; C - septalı mitsel; Ç - tumurcuqlanan hüceyrələr.

İbtidai göbələklərdə – xitridiomitsetlərdə, oomitsetlərdə və

s.-də mitselilər septasız, ali göbələk nümayəndələrində isə septalıdır. Bəzi hallarda ibtidai göbələklərdə də septalı mitselilərə rast gəlinir. Bu cür septalar, reproduktiv və ya generativ orqanları, hiflərin zədələnmiş sahələrindən ayırır.

Septa, hifin divarından onun mərkəzinə doğru inkişaf edir. Hüceyrənin mərkəzində septalar arasında məsamə qalır ki, buradan da qida maddələri, həmçinin də hüceyrənin orqanoidləri keçə bilirlər.

Bəzi göbələklərdə, məsələn, mayada vegetativ hissə bir-bir tumurcuqlanmış hüceyrələrdən təşkil olunur. Əgər tumurcuqlanan hüceyrələr bir-birindən ayrılmırsa, onda psevdomitsel əmələ gəlir (şəkil 5. Ç). Göbələklərin digər qrupunda birhüceyrəli tallomdan, nüvəsi olmayan sapvarı quruluşlar – rizomitsellər inkişaf edir (şəkil 5. A).

Göbələklərdə meyvə cismi və bəzi vegetativ quruluşlar formalaşarkən hiflər bir-birilə sıx şəkildə qarışaraq yalançı toxumaları – plektenximləri əmələ gətirir. Əsl toxumalara göbələklərdə nadir hallarda rast gəlmək olur. Mitselilərin böyüməsi və inkişafı çox sürətlə gedir. Belə ki, ayrıca bir göbələk 24 saat ərzində bir kilometrdən də çox uzunluqda mitselilər əmələ gətirməyə qabildir. Mitselilərin belə sürətlə böyüməsi, onlarda təpə hüceyrələrinin intensiv bölünmələri ilə əlaqədardır. Septasız mitsellərdə, adətən nüvələrin sayı çox olur.

Beləliklə də, göbələklərdə böyümə və inkişaf prosesləri mürəkkəb və fəzalı xarakter daşıyır. Bu fəzalardan biri – mitselial, digəri isə sporidial adlanır. Onların böyümə və inkişafı, digər orqanizmlərdə olduğu kimi, endogen (daxili) və ekzogen (xarici) amillərlə tənzim olunur.

5.4. Böyümə və inkişafın tənzimlənməsində endogen və ekzogen amillərin rolu

5.4.1. Endogen amillər – hormonlar. Böyümə və inkişafın

müxtəlif prosesləri eyni amillər tərəfindən (məsələn, hormonlar, işıq və s.) idarə oluna bilər. Əgər bir prosesə bir və ya bir neçə amil təsir edirsə, bu halda həmin amillər ya bir-birindən asılı olmayaraq və ya bir-birilə qarşılıqlı təsir şəraitində fəaliyyət göstərir. Beləliklə də, amillərin böyümə və inkişafa təsirində bir növ «multiplikativlik» (çoxluluq) nəzərə çarpır. Başqa sözlə, hər bir amil başqasından asılı olmayaraq tənzim olunan prosesi müəyyən dəfə artırır və ya azaldır. Böyümə və inkişafa təsir edən amilləri iki qrupa bölmək olar: 1) endogen; 2) ekzogen amillər.

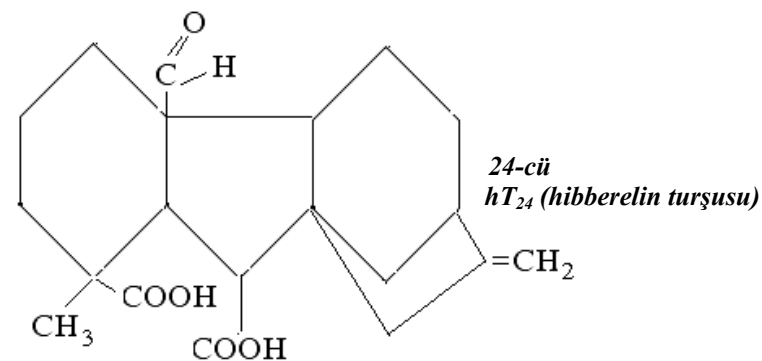
Endogen amillərə ilk növbədə hormonları, vitaminləri və digər bioloji aktiv maddələri (bu barədə 3-cü fəsildə məlumat verilmişdir) aid etmək olar. Hormonlar və ya boy maddələri göbələk orqanizmində çox az miqdarda hazırlanır və başqa sahələrə də keçməklə böyümə və inkişaf proseslərində fəal iştirak edir.

Göbələklərdə aşkar edilən hormonlardan biri də heteroauksindir (β - indolilsirkə turşusu - $C_{10}H_9O_2N$). Bu maddə, nəinki təkcə göbələklərdə, həm də ali bitkilərdə, insanda, heyvanlarda da vardır. Göbələklərdən – Steraqmatocystis niqer-də heteroauksin mitselilərin ucdan böyüməsini sürətləndirir. Bu maddənin qatılığı ilə böyümənin intensivliyi arasındakı paralellik daha çox onun təsir etdiyi yerdən və təsir müddətindən asılı olaraq nəzərə çarpır. Lakin bu cür asılılıq heç də həmişə meydana çıxmır, çünki heteroauksinin böyüməyə təsiri bir sıra digər endogen amillərlə (məsələn, hibberelinlərlə) birlikdə təzahür edir. Bu hormonun təsiri altında hüceyrələrdə uzanma, bölünmə və ya diferensasiya baş verə bilər. Heteroauksin protoplazmanın özlülüyünə təsir edir, hüceyrələr tərəfindən suyun udulmasını sürətləndirir və protoplazmanın hərəkətinə səbəb olur.

Göbələklərdə böyümə və inkişafa sürətləndirici təsir edən hormonlardan biri də hibberelinlərdir. Bu maddələr, ilk dəfə, məhz Fusarium moniliforme göbələyində aşkar edilmişdir.

Kimyəvi tərkibinə görə onlar 19 və ya 20 karbon atomu olan tetratsiklik diterpenoidlərəndir. İndiyədək 30-dan çox hibberelin məlumdur ki, bunların da 10-dan çoxu yalnız göbələklərdə tapılmışdır.

Hibberelinlərin göbələklərdə böyümə və inkişafa təsiri müxtəlif olur. Belə ki, mitsellərin böyüməsinin sürəti, heteroauksinə nisbətən, hibberelinlərin miqdarından daha çox asılıdır.



Beləliklə də, hüceyrədə hormonların miqdarca az olmasına baxmayaraq, onların yaratdıqları effektlər olduqca müxtəlif ola bilər. Bu onu göstərir ki, hüceyrədə hormonların təsirini gücləndirən xüsusi mexanizmlər olmalıdır. Bu cür effektiv mexanizmlər ferment sistemləridir.

Güman edilir ki, hormonların böyümə və inkişafa təsirinin ilk fazası, genlərin diferensial aktivləşməsidir (bir qrup genin aktivləşməsi, eyni zamanda digərlərinin inaktivləşməsi) ki, bunun da sayəsində proseslər aşağıdakı ardıcılıqla həyata keçirilir: hormon $\rightarrow$ DNT $\rightarrow$ mRNT $\rightarrow$ ferment (zülal) $\rightarrow$ effekt.

Lakin bu cür təsəvvür böyüməyə deyil, daha çox inkişafa aiddir, çünki böyümə bəzən hormonlarsız da gedə bilər. Müasir təsəvvürlərə görə, genlərin diferensial aktivləşməsi, hormonların ilk effekti olmaya da bilər.

5.4.2. Böyümə və inkişafı tənzimləyən ekzogen amillər.

Göbələk orqanizmində xarici amillər (temperatur, işıq, O₂ və CO₂-nin miqdarı və s.) müxtəlif cür effektlər yarada bilər. Belə effektlər ya birbaşa, ya da induktiv olur. Birbaşa effektlərdə xarici amillərin təsiri, hər şeydən əvvəl, enerjinin orqanizmə daxil olması (ışıq, temperatur və s.) və ya onun itirilməsi (temperaturun azalması) ilə əlaqədardır. Bu halda effekt, xarici amilin təsiri kəsilənədək davam edir.

İnduktiv effektlər zamanı xarici amil, hüceyrədə prosesləri işə salmaq üçün lazımi miqdarda enerji ya göndərir, ya da sistemdən alır, məsələn, temperaturun və işığın təsirindən sporların cücərməsində bu effekt özünü göstərir.

Göbələklərin böyümə və inkişafında mühit amillərindən olan temperatur böyük əhəmiyyət kəsb edir. Göbələklərin əksəriyyətinin inkişafı üçün temperatur diapazonu çox genişdir. Onlarda temperaturun minimum həddi 1 – 5°C, optimum 20 – 25°C, maksimum 30-35°C-dir. Məsələn, *Ustilago avenae* və *Urocystis cepulae* göbələklərində böyümə və inkişaf üçün optimal temperatur 10 – 20°C, hətta qar altından çıxan *Fusarium nivale* – göbələyinin böyüməsindən ötrü 20 – 25°C temperatur tələb olunur. Bəzi göbələklərdə isə, məsələn, *sterigmatocystis* niqerdə temperatur minimumu 7 – 10°C, optimum – 33 – 37°C, maksimum isə 40 – 43°C-ə bərabərdir. Bir sıra kif göbələkləri, məsələn, *Aspergillus fumigatus*, 50°C və daha yüksək temperaturlarda böyümə qabiliyyətini saxlamaqla küləşin, pambığın və s. öz-özünə alışıb yanmasında mühüm rol oynayırlar. Beləliklə də, temperatura qarşı həssaslığına görə göbələklər bir-birindən xeyli fərqlənirlər. Ümumiyyətlə, göbələklərin sporlarının cücərməsi üçün optimal temperatur 15 – 20°C arasındadır. Çox aşağı temperaturlarda (5°C) bəzi növ göbələklərin (məsələn, *Tilletia*) sporları cücərə bilir. Bunun əksinə olaraq *Ustilago zeae* göbələyinin sporları temperatur 26 – 34°C olduqda daha yaxşı cücərmə qabiliyyətinə malik olurlar.

Mühitin pH-ı da, göbələklərin böyümə və inkişafına təsir

edən ekzogen amillərdəndir. Göbələklər adətən turş mühitə üstünlük verirlər. Lakin bu məsələdə onlar arasında müəyyən fərqlər də mövcuddur. Məsələn, *Taphrina deformans* göbələyi üçün pH-a görə interval 3,3 – 9,6-dır. Bu göbələklərdən ötrü optimum qiymət pH=4,9-dur. Bəzi göbələklər isə, məsələn, *Penicillium italicum*, sitrus bitkilərinin (limon) meyvələrində parazitlik edir.

Bir çox patogen göbələklərin sporlarının cücərməsi üçün zəruri şərtlərdən biri də damla şəklində suyun olmasıdır. Su damlası nəinki göbələk sporunun (*Colletotrichum trifolii* və b.) cücərməsinə, həm də sporda olan cücərmə inhibitorlarının çıxarılmasına da imkan verir. Məsələn, *Uromyces phaseoli* göbələyinin sporlarında iki tip birləşmə aşkar edilmişdir. Bu birləşmələrin 0,2%-li məhlulu göbələk sporlarının cücərməsini dayandırır. Bununla belə, bir çox göbələk sporlarının cücərməsi üçün su buxarlarının olması kifayətdir. Su damlaları bu göbələklərin sporlarının cücərməsini yalnız ləngidir. Sporların cücərməsi üçün havanın su buxarları ilə doyma dərəcəsi müxtəlif növ göbələklər üçün eyni deyildir. Belə ki, *Perenospora nicotianal* göbələyinin sporlarının cücərməsi üçün 100% rütubət tələb olunduğu halda, *Erysiphe polyconi* növündən olan göbələk sporlarının cücərməsi havanın rütubətliyinin sıfıra yaxın qiymətlərində də baş verir. Belə az rütubətli şəraitdə göbələk sporlarının cücərməsinin səbəbi onlarda yüksək osmotik təzyiqin (60 – 90 atm.) olmasıdır. Bundan başqa, bəzi göbələklərin sporlarında suyun miqdarı 70%-dən çox olduğundan onlar havanın çox aşağı rütubətli şəraitində də normal cücərə bilirlər.

Çox aşağı rütubətli şəraitlərdə göbələk sporlarının cücərməsi, müstəsna hal kimi nəzərə çarpır. Göbələklərin əksəriyyətinin sporlarının cücərməsi üçün yüksək rütubətli şərait tələb olunur.

Havanın nisbi rütubəti ilə onun temperaturu arasında əlaqənin də göbələk sporlarının cücərməsində mühüm

əhəmiyyəti vardır. Belə ki, temperatur artdıqca, suya olan tələbat da yüksəlir. Bu nisbət, göbələk koloniyasının və mitsellərin həyat fəaliyyətinin saxlanması üçün də mühüm əhəmiyyət kəsb edir. Məsələn, Botrytis cinerea göbələyinin mitselləri öz həyatı qabiliyyətlərini havanın rütubəti 95 – 100%, temperatur isə 0°C olduqda 12 ay müddətində saxlaya bilir, amma rütubət 95%-dən az, temperatur isə 20°C olduqda, artıq bir aydan sonra mitsellər məhv olurlar. Belə şəraitdə göbələyin konidiləri daha davamsız olur.

Su damlası üzərində olan sporlar, damlanın içərisinə batmış sporlara nisbətən daha yaxşı cücərlir. Su damlasına batmış sporlar üçün oksigenə olan tələbat pis ödənilir, odur ki, belə sporlar ya çətinliklə cücərir və ya heç cücərə bilmir.

Göbələklərin əksəriyyəti oksigenə qarşı çox həssasdır, hətta sükunətdə olan sporların da oksigenə böyük ehtiyacları vardır. Sporlar cücərərkən onların oksigenə tələbatları da kəskin artır. Bununla belə, bəzi göbələklərin oksigenə qarşı tələbatları çox azdır. Məsələn, Phytophthora infestans göbələyinin konidilərinin cücərməsi və zoosporların əmələ gəlməsi üçün oksigenin olmasına ehtiyac qalmır.

Göbələklərin normal inkişafı üçün atmosferdə CO₂-nin miqdarı da mühüm rol oynayır. Bu zaman göbələklərin olduğu mühitdə CO₂-nin həllolma dərəcəsi xüsusilə vacibdir. Müəyyən edilmişdir ki, göbələklərin inkişafına CO₂-nin təsiri onun havadakı miqdarı ilə deyil, qidalı mühitdəki miqdarı ilə əlaqədardır.

Bekkerin (1933) məlumatlarına görə CO₂-nin miqdarı 30 – 40% olduqda göbələklərdə (kif göbələklərində) konidilərin əmələ gəlməsi dayanır. Lakin Plasmopara viticola göbələyinin konidiləri CO₂-nin atmosferdə (göbələyi əhatə edən mühitdə) miqdarı 70% olduqda da cücərə bilir.

Göbələklərin inkişafında işıq amili də müəyyən rol oynayır. Bir qayda olaraq, göbələklərin mitseliləri həm işıqda, həm də qaranlıqda eyni cür böyüyürlər. Lakin çox güclü işıq (birbaşa

düşən Günəş işığı) mitsellilərə məhvəddici təsir göstərir. Bir sıra hallarda işığın təsiri ilə mitselilərin və ya sporların pigmentləşməsi nəzərə çarpır.

İşığın olmadığı və ya çox az olduğu hallarda göbələklərdə sporəmələgəlmə prosesi pozulur. Məsələn, qaranlıq şəraitdə Pilobolus göbələyinin sporangidaşıyanları inkişaf etmirlər. Adekvat vəziyyət papaqlı göbələklərdən olan Collybia, Lentinus, Hypholoma və s.-də də aşkar edilmişdir. Bu göbələklərdə meyvə cisminin formalaşmasında işıq bilavasitə iştirak edir. Bir çox hallarda, əgər işıq çatışmırsa, onda spor-əmələgəlmə prosesi normal inkişaf etmir. Məsələn, Fomes applanatus göbələyində bu şəraitdə normal meyvə cismi əvəzinə, şaquli istiqamətdə böyüyən törəmə yaranır və bu göbələklərdə bazidiosporlar inkişaf etmirlər.

Göbələklərin böyümə və inkişafından ötrü işığın nəinki intensivliyi, həm də spektral tərkibi də mühüm əhəmiyyətə malikdir. Aparılan tədqiqatlardan aydın olmuşdur ki, qısdalğalı şüalar, xüsusilə də, ultrabənövşəyi sahə göbələklərə daha aktiv təsir edir. Çox yüksək dozalarda bu şüalar, göbələklərə məhvəddici təsir edirsə, aşağı dozalarda isə böyümə və inkişafa stimullaşdırıcı təsir göstərir.

5.5. Göbələklərin hərəkətləri

Göbələklərdə hərəkətlər müxtəlif formalarda meydana çıxır və əsas etibarilə orqanlara xas olur (sporlara, sporangidaşıyanlara).

Göbələklər, böyümə və inkişaf proseslərində öz vəziyyətlərini məkancə dəyişir. Bu zaman onların hərəkətlərini «əsl» hərəkətdən ayırmaq bəzən mümkün olmur. Xarici amillərin (məsələn, işıq) təsiri ilə yaranan hərəkətlər (induktiv hərəkətlər) qıcıqlanma və cavab reaksiyası ilə əlaqədardır. Qıcıqlanma dedikdə, hərəkət üçün lazım gələn enerjini verməyən, lakin orqanizmdə hərəkətə səbəb olan xarici fiziki və

ya kimyəvi təsirlər başa düşülür. Qıcıqlanma zamanı xaricdən alınan enerji yalnız hərəkət üçün lazım olan reaksiyaları işə salmağa kifayət edir. Bu reaksiyaların sonrakı gedişi isə hüceyrənin öz enerji ehtiyatı hesabına həyata keçirilir.

Göbələklərdə, tropizmlər, sərbəst hərəkətlər, hüceyrədaxili hərəkətlər və sırf mexaniki hərəkətlər nəzərə çarpır.

Tropizmlər – qıcıqlandırıcı amillərin birtərəfli təsiri nəticəsində yaranan böyümə hərəkətləridir. Bu zaman orqanın cavab reaksiyası, qıcıqlandırıcının həmin orqanda əmələ gətirdiyi qradiyentlə müəyyən olunur. Məsələn, *Pilobolus*, *Phycomyces* və s. göbələklərinin sporangidaşıyanları birtərəfli işıqlanmaya qarşı fototropik reaksiya verirlər. Güman edilir ki, fototropik reaksiyalarda auksinlər (heteroauksinlər) mühüm rol oynayır. Belə ki, işığın təsiri ilə əyilən orqanın qabarıq hissəsində auksinlərin miqdarı daha çox olur. Belə assimetrik paylanma orqanın uc hissəsindən başlayır və sporangidaşıyanın gövdəsi boyu yayılır.

Göbələklərdə sərbəst yerdəyişmə qabiliyyəti (sərbəst hərəkətlər) yalnız bir hüceyrədən ibarət olan və qamçılara malik sporlar (zoosporlar) və qamətlərdə meydana çıxır. Qamçılarla hərəkət əzələlərlə olan hərəkətə çox oxşayır. Məlumdur ki, əzələ lifi aktin və miozin zülallarından, qamçılardakı lif isə analoji zülallardan – tubulin və dineindən ibarətdir. Bu zülallardan heç biri ayrılıqda hərəkət etməyə qabil deyildir. Hərəkət yalnız kompleksə: aktin+ miozin (aktomiozin) və ya tubulin + dinein aiddir. Miozin və dinein ATP-ə aktivliyinə malikdir və hərəkət üçün ATP-in olmasını tələb edir.

Göbələklərdə aşkar olunan hərəkətlərdən biri də hüceyrədaxili hərəkətdir. Bu cür hərəkət ali bitkilərin hüceyrələrinə də xasdır. Məlumdur ki, hüceyrənin protoplazması (ən kənar təbəqədən – ektoplazmadan başqa) hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir. Hərəkətlilik xassəsi, nəinki təkcə protoplazmada, həm də onun ayrı-ayrı komponentlərində də (məsələn, mitoxondrilər və s.) nəzərə çarpır. Sübut olunmuşdur ki, hüceyrənin nüvəsi də,

böyümənin intensiv getdiyi sahələrə doğru və ya hüceyrə qılafının zəiflədiyi tərəfə hərəkət edir.

Protoplazmanın hərəkət sürəti təxminən 0,2 – 3,0 mm/dəq-yə bərabərdir. Protoplazmanın hərəkəti müxtəlif amillər (ışıq, kimyəvi və s.) vasitəsilə induksiya oluna bilər.

Göbələklərdə rast gəlinən hərəkətlərdən biri də sırf mexaniki hərəkətlərdir. Bu hərəkətlər, hiqroskopik hərəkətlər olub, hüceyrə qılafının şişməsi və susuzlaşması hesabına, ölü hüceyrələrdə isə bu vəziyyət çox hallarda havanın rütubətinin dəyişilməsi nəticəsində baş verir. Şişmə və susuzlaşma uzunluğun dəyişilməsilə əlaqədar olduğundan, bu dəyişikliklər hüceyrənin müxtəlif tərəflərində eyni cür getmədikdə hiqroskopik hərəkətlərin meydana çıxmasına səbəb olur. Hiqroskopik hərəkətlər kimi, atılma hərəkətləri də toxumların (ali bitkilərin), sporların və tozcuqların yayılmasına kömək edir. Bu hərəkətə səbəb hüceyrələrdəki yüksək turqor təzyiqidir. Yüksək turqor təzyiqi hesabına sporangilər, başlanğıc sürəti 50 km/s olmaqla 2m-dən çox uzağa atılır (şəkil 6). Əgər nəzərə alınsa ki, sporanginin diametri cəmi 80 mkm-dirsə, onda bu məsafə çox uzaq hesab olunur.

VI FƏSİL

GÖBƏLƏKLƏRİN QURULUŞU

1970-ci ildən başlayaraq mikoloqlar göbələklərə canlıların bir aləmi kimi baxırlar. Vegetativ bədən və yaxud tallom göbələklərdə mitselidir. Mitseli budaqlanmış borunu xatırladır. Hiflər dəfələrlə mitselidən gödək və zərifdirlər. Mitselilər iki cür olurlar: arakəsməsi olanlar və arakəsməsi olmayanlar (şəkil 5).

Arakəsməsiz mitselilər. Belə mitselilərin uzunluğu 0,5 m və daha çox olur, lakin bunlarda heç bir arakəsmə yoxdur. Bunlarda nüvənin bölünməsi nəticəsində hüceyrə çoxnüvəli olur. Bu Xitridiomycota və Oomycotaya xas olan nişanədir.

Arakəsməli mitselilər. Belə mitselilərdə eninə çoxsaylı arakəsmələr əmələ gəlir. Hüceyrələr adətən çoxnüvəli olurlar. Çoxhüceyrəli mitselilər Kisəli, Bazidili və Qeyri-müəyyən göbələklər şöbələrinə aiddir.

Mitselilər üzərində gödək hava mitseliləri əmələ gəlir ki, bunların üzərində çoxalma orqanları formalaşır. Mitseli hiflərinin nəhayəti iynənin ucuna bənzəyir ki, bu da yaşadığı mühitdə toxumaya daxil olmaq üçündür. Bu zaman mitseli öz toksinini toxumaya tökməyə xidmət edir və toxumadan hazır üzvi maddələri mənimsəyir. Hiflərdə (rizomitselidə) adətən nüvə olmur.

Holokarplara elə göbələklər aiddir ki, onlarda mitseli və rizomitseli yoxdur. Eukarplarda isə əksinə, mitseli və rizomitseli əmələ gəlir.

Kisəli göbələklərə aid olan maya göbələkləri tək hüceyrəli tumurcuqlanma yolu ilə və yaxud bölünməklə çoxalırlar, nadir hallarda yalançı mitselilər əmələ gətirirlər.

Vegetativ mitselilər bir-birilə birləşib müxtəlif forma və ölçülü hüceyrələr əmələ gətirir. Bir çox parazitlərin belə hifləri sahib bitkinin toxuması üzərində əmziyə bənzər apressorilər

əmələ gətirirlər. Bunlardan da haustorilər əmələ gəlir ki, bu da öz növbəsində sahib bitkinin toxuması daxilinə keçə bilir.

Göbələklərdə mitselilərin bir-birilə möhkəm birləşməsi nəticəsində sklerotsilər əmələ gəlir. Bu da mühitin qeyri-əl-verişli şəraitinə qarşı davamlıdır. Sklerotsilərə yaxın olan stromadır. Bu, əsasən, meyvə cisimlərini (kisəli göbələklərdə) mühafizə etmək funksiyasını daşıyır. Bir çox göbələklərdə qidanı mənimsəmək funksiyasını yerinə yetirən rizomorflar və mitseli sapları vardır.

Göbələklərdə mitseli hifləri bir-birinin üzərinə yığılıb yalançı toxuma əmələ gətirirlər ki, bu da plektenxima adlanır. Göbələklərdə həqiqi – əsil toxuma nadir hallarda olur. Məsələn, həşəratlarda parazitlik edən Labulbenlərdə əsil toxuma vardır.

Göbələk hüceyrəsinin quruluşu

İbtidai göbələklər müstəsna olmaqla, qalan bütün göbələklər hüceyrə divarına malikdirlər. Hüceyrə divarının qalınlığı 0,2 mkm-dir. O, bir neçə mürəkkəb quruluşlu qatdan ibarətdir. Göbələklərin hüceyrə divarının 80 – 90%-i polisaxaridlərdir ki, bu da zülal və lipidlərlə zəngindir.

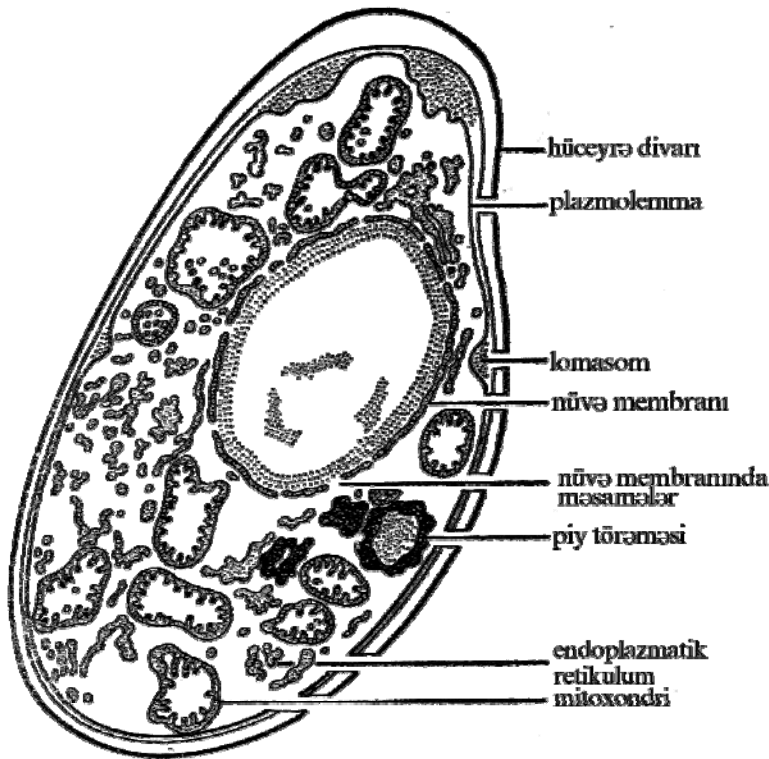
Oomycota şöbəsinə aid olan göbələklərin hüceyrə divarında sellüloza, Ascomycota, Basidiomycota və Deuteromycota şöbəsinə aid olan göbələkərin hüceyrə divarında isə xitin və sellüloza üstünlük təşkil edir. Məsələn, bir çox maya göbələklərində hüceyrə divarı qlükandan təşkil olunub.

Cavan hiflərdə sitoplazma bütün hüceyrəni doldurur. Bunu da mühafizə edən hiflərin hüceyrə divarıdır. Sitoplazmatik membranın rolu hüceyrədə osmotik təzyiqi qoruyub saxlamaqdır. Hüceyrə divarı ilə plazmolemma arasında membran strukturu mövcuddur. Çox maraqlıdır ki, burada da çoxsaylı hava qabarcıqları vardır. Sitoplazmanın daxili qatı endoplastdır. Endoplast endoplazmatik şəbəkədən ibarətdir və hüceyrədə sərbəst yayılmışdır. Şəbəkənin

hüceyrədaxili vəziyyəti göbələyin növündən və inkişaf dövründən asılıdır. Hüceyrə şəbəkəsində xırda kanalcıqlar mövcuddur ki, bu da nüvədən başlayaraq bütün maddələri xaricə çıxara bilir.

Membranın xarici tərəfindəki şəbəkədə ribosomlar yerləşir, bu da RNT ilə zəngindir və zülal sintezinə xidmət edir. Hifin inkişaf zonasında – endoplazmatik şəbəkədə çoxsaylı kanalcıqlar yerləşir ki, bunlar hamar membranlıdır və Holci aparatını təşkil edir.

Cavan hiflər vakuoldan məhrumdurlar. Vakuollar yaşlı hüceyrələrdə əmələ gəlir. Vakuolun xarici membranı şəkərlə, zülali maddələrlə, üzvi turşularla və duzlarla zəngindir. Mitoxondrilər bitkilərin mitoxondrilərinə bənzəyir (şəkil 6).



Şəkil 6a. Göbələk hüceyrəsi.

Göbələk hüceyrəsində 1 – 2, bəzən də 20 – 30-dək nüvə olur. Nüvələr çox xırda olub, ölçüləri 20 – 25 mkm diametrindədir. Nüvələr ikiqatlı membrana malikdir. Nüvənin daxilində nüvəcik və xromatin maddəsi yerləşir. Göbələklərdə mitoz bölünmə zamanı nüvə membranı qalır.

Heyvanat və bitki aləmləri ilə yanaşı üzvi aləm sistemində göbələklər müstəsna yer tutur. Onlarda xlorofil yoxdur, odur ki, qida üçün hazır üzvi maddələr istifadə edilir. Göbələklər heterotrof orqanizmlərdir.

Mübadilədə sidik cövhəri, hüceyrə qıfında xitin və ehtiyat qida maddəsi qlikogen olmasına görə göbələklər heyvanat aləminə yaxınlaşır. Digər tərəfdən: qidalanma üsulu və qeyri-məhdud böyümə onları bitkilərə oxşadır.

Digər tərəfdən: qidalanma üsulu və qeyri-məhdud böyümə onları bitkilərə oxşadır. Xarici görünüşünə, yaşayış yerlərinə və fizioloji funksiyalarına görə göbələklər çox müxtəlifdir, lakin onların ümumi cəhətləri də var. Göbələklərin vegetativ cisminin əsası mitselidir ki, o da nazik şaxələnmiş saplar sistemindən, yaxud hiflərdən ibarətdir. Hiflər göbələk yaşayan substratın üzərində, yaxud daxilində yerləşir. Göbələk hüceyrəsi adətən qılafla örtülür ki, buna hüceyrə divarı deyilir. Zoosporlarda və bəzi sadə göbələklərin vegetativ cismində hüceyrə divarı yoxdur. Hüceyrənin daxili hissəsi protoplastdır. Hüceyrə divarı 80 – 90% azotlu və azotsuz polisaxaridlərdən ibarətdir. Bundan başqa hüceyrə divarının tərkibində az miqdarda zülallar, lipidlər və polifosfatlar var. Əksər göbələklərdə isə əsas polisaxarid xitindir, Oomisetlərdə isə sellülozadır.

Göbələklərin sitoplazmasında struktur zülallar, fermentlər, amin turşuları, lipidlər vardır. Orqanoidlərdən – mitoxondrilər, lizosomlar, ehtiyat qida maddələri (volyütin, qlikogen, lipidlər, piylər, yağ turşuları) olan vakuollar var, nişasta yoxdur. Hər hüceyrədə bir ədəddən bir neçə ədədə qədər

nüvə yerləşir. Nüvənin membranı ikiqatlıdır, nüvəcik və xromosomlar mövcuddur. Hiflər şaxələnir və təpə böyüməsinə malikdirlər. Sporangidaşıyan orqanları əmələ gəldikdə, çox vaxt elə vegetativ orqanlarda göbələk sapları sıx dolaşır və yalançı toxuma, yaxud plektenxima əmələ gətirir. Əsil toxumadan plektenxima öz mənşəyi ilə fərqlənir. Yalançı toxuma göbələklərdə mitseli saplarının bir-birilə dolaşması nəticəsində əmələ gəlir. Hiflərin paralel birləşmələri qayışları əmələ gətirir ki, onlar da meyvə cisimciklərinin oturacağında yaxşı görünürlər. Bəzi göbələklərin (ev göbələyi, xoruzgöbələyi) mitseli qayışları çox nəhəng olur, onlar rizimorf adlanırlar. Rizomorflar bir neçə metr uzunluğunda və bir neçə millimetr enində olurlar. Rizomorflarda xarici hiflərin divarları tünd rəngdə, daxili hiflərin divarları isə ağ rəngdə olur. Bəzən rizimorfların içində xüsusi borucuqlar olur ki, onlar ali bitkilərin damarlarını xatırladır. Mitselinin şəkildəyişməsi sklerotsilərdir – hiflərin bərk dolaşmalarıdır. Sklerotsilər ehtiyat qida maddələri ilə zəngindir, bu da göbələkləri qışda soyuğa, yayda istiyə davamlılığını artırır. Sklerotsilərin ölçüsü 30 sm-ə qədər ola bilər. Bunlar əsasən qara rəngdədir.

Göbələklər xlorofilsiz orqanizmlər olub, qidalanmalarına görə bitkilərdən fərqlənirlər. Hüceyrə divarlarının yaxşı inkişafına görə, məhluldan qida maddələrini sormalarına görə bitkilərə daha çox bənzəyirlər. Göbələklərin heterotrof qidalanmaları onlarda mübadilənin xarakterinə öz təsirini göstərir. Belə ki, mübadilədə sidik cövhərinin olması ehtiyat qida maddəsi nişasta deyil, qlikogenin əmələ gəlməsi, xitin olmaları nişanələri onları heyvanlara bənzədir. Əksər göbələklər bitkilərdən lizin sintezinə görə də fərqlənirlər. Belə ki, əgər bütün bitkilərdə bu amin turşusunun sintezi diaminopimelin turşusu hesabına əmələ gəlsə, əksər göbələklərdə isə bu amin turşusu aminoadipin turşusu hesabına yaranır. Heyvanlardan və bitkilərdən fərqləndiklərinə görə hazırda göbələklərə sərbəst ayrıca bir eukariot aləmi kimi baxırlar.

Göbələk aləmi aşağıdakı nişanələrə görə xarakterizə olunur: yaxşı inkişaf etmiş hüceyrə divarı, qidanın sorulması, sporlarla çoxalma, vegetativ dövrdə hərəkətsiz olmaları, heterotrof qidalanma və ehtiyat qida maddəsi qlikogenin olması.

Müxtəlif qrup orqanizmlərdə sitoxrom C-nin müqaisəli araşdırılmaları göbələklərin ayrıca aləm kimi öyrənilməsinə imkan verir. Bütün bu tədqiqatlar göstərir ki, göbələklər ən qədim orqanizmlərdən olub, bitki və heyvanlardan əvvəl yaranmışlar. Göbələklər polifiletik mənşəli olub, rəngsiz qamçılı və ya qamçısını itirmiş amöbvarı flagellatalardan başlanğıc almışdır. Bir neçə qrup göbələklərin isə öz mənşələrini yosunlardan aldıkları mülahizə olunur.

Ən qədim göbələklərin az olmasına baxmayaraq hazırkı göbələklərin bu və ya digər qrup orqanizmlərdən mənşə almasını sübut edən dəlillər üçün hüceyrə divarının ximizmi, qamçılı mərhələnin quruluşu əsas nişanə ola bilər. Göbələklərin vegetativ bədənini mitseli hesab olunur. O, budaqlanaraq uc hissəsilə boy atır. İbtidai göbələklərin əksər nümayəndələrində mitselilərin boyu bir neçə sm-ə çatır və arakəsmələri olmur. Belə hüceyrələr iri və çoxnüvəli olurlar. Bunlar arakəsməsiz mitseli adlanır. Xitridiomisetlər, Oomisetlər və Ziqomisetlər şöbəsinin nümayəndələrində mitseli arakəsməsizdir. Ali göbələklərin əksəriyyətində mitseli arakəsmə ilə müəyyən hissələrə ayrılıb tək və çoxnüvəli ola bilər. Kisəli, bazidili və qeyri-müəyyən göbələklərin mitseliləri arakəsməlidir.

Göbələklərdə çoxalma

Mitseli eyni zamanda vegetativ çoxalma orqanı vəzifəsini yerinə yetirir. Onların ayrı-ayrı hissələri asanlıqla inkişaf etmək qabiliyyətinə malikdir. Mitseli hiflərinin gödək hüceyrələrə bölünməsi nəticəsində oidilər əmələ gəlir. Sonralar oidilərin hər biri inkişaf edərək yeni mitseli əmələ gətirir. Hiflərin içindəki protoplastın bəzi hissələri yumurulanaraq qalın qılafla örtülür,

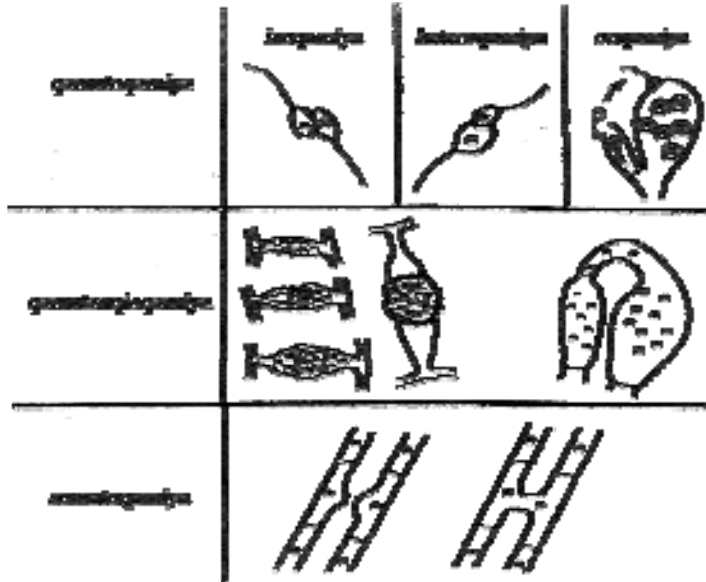
xlamidosporlar əmələ gəlir. Xlamidosporlar quraqlığa və əlverişsiz şəraitə qarşı davamlıdır. Onlar köhnə qılafın selikləşməsi nəticəsində hifin içindən xaricə çıxır və inkişaf edərək mitseli, yaxud çoxalma orqanları əmələ gətirir. Belə hal sürmə göbələklərində artıq nəzərə çarpır. Nəhayət, vegetativ çoxalmada *tumurcuqlanan* mitselilər də iştirak edir. Tumurcuqlanma zamanı hüceyrənin üzərində tədricən böyüyən çıxıntı əmələ gəlir. O, ayrılaraq öz növbəsində yenidən tumurcuqlanır. Belə çoxalma əsasən maya göbələklərində təsadüf olunur.

Qeyri-cinsi çoxalma daxili (endogen) və xarici (ekzogen) sporlar vasitəsilə olur. Endogen sporlar sporangi adlanan xüsusi orqanların daxilində çoxlu miqdarda əmələ gəlir və sporangiospor adlanırlar. Bəzi suda yaşayan ibtidai göbələklərdə bunlar zoosporlar şəklində inkişaf edirlər. Quruda yaşayan göbələklərdə sporlar qabıqla örtülür, onların sporangisi xüsusi diferensiasiya etmiş hif və ya sporangidaşıyanın üzərində inkişaf edir. Sporangidaşıyan şaquli vəziyyətdə durduğu üçün azad olan sporlar hava cərəyanı vasitəsi ilə asanlıqla yayılır. Sporangiosporlar ibtidai bitkilərin bəzilərində olur, ali göbələklərdə isə bunlar müşahidə edilmir. Ekzogen sporlara və ya konidilərə əsasən ali göbələklər və nadir hallarda quru həyata uyğunlaşan bəzi ibtidai göbələklərdə təsadüf olunur. Bunlar qabıqla örtülmüş, hərəkətsiz, xüsusi ixtisaslaşmış hif və ya konididaşıyan adlanan orqanlar üzərində əmələ gəlir. Sporlar əmələ gələrkən konididaşıyanın uc hissəsi arakəsmə ilə ayrılıb, dairəvi şəkil alır və konidi şəklini alaraq azad olur. Əksəriyyətdə birinci konidi azad olmamışdan, ikinci onun altında, üçüncü və i.a. əmələ gəlir. Beləliklə, bazipetal konidi zənciri meydana çıxır. Burada, cavan konidi zəncirinin əsasında, yaşlı konidi isə uc hissəsində yerləşir. Nadir hallarda akropetal konidi zəncirinə də təsadüf olunur. Burada ilk konidi öz zirvəsində çıxıntı verir ki, bu da inkişaf edərək ikinci konidini əmələ gətirir. Beləliklə, qaidəsində yaşlı, ucunda isə cavan konidi yerləşən zəncir əmələ

gəlir.

Konididaşıyanlar bəzi göbələklərdə birləşərək koremiya, yataq və piknidi adlanan konididaşıyan topalar əmələ gətirir. Koremiya nisbətən qısa konididaşıyanların yan hissələrinin birləşməsi sayəsində əmələ gəlir. Yastıq qısa konididaşıyanların yastı topalarından ibarətdir. Piknidi konididaşıyanların xüsusi hiflərdən təşkil olunmuş örtüklə əhatə olunması ilə fərqlənir. Onun divarı tünd rənglidir, buradan içəriyə doğru konididaşıyanlar çıxır. Yetişmiş konidilərin yayılması üçün piknidinin zirvəsində xüsusi məsamə olur. Konidilər əmələ gələrkən təkhüceyrəli, bəzi növlərdə isə əlavə arakəsmələr sayəsində çoxhüceyrəli olur.

Suda fəal hərəkət edən zoosporlar müstəsna olmaqla, qalan bütün sporlar külək vasitəsilə yayılır və əlverişli şəraitə düşdükdə inkişaf edirlər. Zoosporlar əvvəl qabıqla örtülür, sonra isə cücərti verərək hif əmələ gətirir. Sporlar inkişaf edərkən onların tərkibində olan ehtiyat qida maddələrin şəkərə çevrilməsi sayəsində xarici mühitdən su alır və şişirlər. Bu zaman xarici qabıq partlayıb, bir və ya bir neçə ədəd daxili qabıqla örtülü cücərti boruları əmələ gəlir. Göbələklərin cinsi çoxalmaları üç müxtəlif tipdə gedir: *qametoqamiya*, *qametangioqamiya* və *somatoqamiya* (şəkil7).



Şəkil 7. Göbələklərdə cinsi prosesin tipləri.

Qametoqamiya – ibtidai göbələklərdə müşahidə olunur. Qametangidə əmələ gələn qametlərin birləşməsidir. Qametoqamiya izoqamiya (morfoloji quruluşca oxşar qametlərin birləşməsi), heteroqamiya (müxtəlifboyu qametlərin birləşməsi) və ooqamiya tipli olur. Ooqamiya tipli cinsi çoxalma zamanı ooqonidə formalaşmış hərəkətsiz iri yumurta hüceyrəsi hərəkətli çox kiçik spermatozoidlə mayalanır. Spermatozoid anterididə əmələ gəlir.

Somatoqamiya – bazidili göbələklər üçün xarakterik olan cinsi çoxalma tipidir. Bu çoxalmada orqanlar və qametalar iştirak etmir. Burada adi somatik mitseli hüceyrələri birləşirlər.

Tallomları təkhüceyrəli olan göbələklər bəzən bir-birilə birləşirlər ki, bu proses də holoqamiya adlanır. Holoqamiya somatoqamiya tipli cinsi çoxalmanın bir formasıdır.

Təkamül baxımından somatoqamiya qametoqamiya ilə sıx əlaqədardır. Bu isə diferensiasiya etməmiş iki qamet möhtəviyyətinin birləşməsidir. Ümumiyyətlə, bunlar üçün istifadə edilən “qametangi” adı düz deyil. Belə ki, bu içərisində

qameta olan qametangi deyildir.

Yuxarıdakı bütün cinsi çoxalmalardan sonra ziqot əmələ gəlir. Ziqoqamiya tipli cinsi çoxalma iki çoxnüvəli qametangiyanın birləşməsidir. Belə qametangi morfoloji quruluşca mitselidən fərqlənir. Burada ziqot inkişaf edib ziqospor əmələ gətirir.

Qametangioqamiya – kisəli göbələklərdə qametangioqamiya baş verir. Burada cinsi orqanlar nisbətən inkişaf etmişlər. Dişi cinsi orqan arxikarp adlanır, askogen və trixogindən ibarətdir. Trixogin vasitəsilə anteridi möhtəviyyəti askogenə tökülür. Burada yalnız plazmoqamiya (sitoplazma birləşir) gedir, nüvələr isə birləşmir və dikarion (iki nüvə bir-birinə yaxınlaşır) əmələ gəlir. Mayalanmadan sonra askoqondan (sakit dövr keçirdikdən sonra) hiflər çıxır ki, bunlar içərisindəki dikarion nüvələr sinxron bölünürlər. Askogen hiflər üzərində kisələr (*asklar*) inkişaf edir. Burada dikarion nüvələr əvvəl birləşir, sonra nüvə meyoza yolu ilə bölünür, daha sonra isə mitoz üsulu ilə bölünür. Əmələ gəlmiş haploid nüvə askospora çevrilir. Askosporlar kisədə endogen yolla əmələ gəlir. Kisələr müxtəlif tipli meyvə cismi içərisində əmələ gəlir.

Bazidili göbələklərdə də cinsi çoxalma kisəli göbələklərdə olduğu kimi plazmoqamiya və karioqamiya mərhələlərində gedir. Plazmoqamiyadan sonra dikarionik mitseli formalaşır (mitselidə dikarionlar olur). Bu mitseli üzərində bazidi əmələ gəlir ki, bunun əvvəl dikarion nüvələri birləşir, sonra isə diploid nüvə meyoza yolu ilə bölünür. Bazidi üzərində (ekzogen) haploid nüvəli 4 ədəd bazidiospor əmələ gəlir. Bazidilərin bəzi qruplarında bazidi meyvə cismi üzərində əmələ gəlir.

Göbələklər arasında *homotallik* və *heterotallik* formalar məlumdur. Homotallik göbələklərdə bir mitselinin hüceyrələri bir-birilə birləşmək qabiliyyətinə malikdir, heterotallik göbələklərdə isə bir mitseli üzərindəki müxtəlif cinsi işarəli hüceyrələrin birləşməsidir. Göbələklərdə heterotallizm bipolyar (cins bir cüt allellə təyin olunur) tipdə olur.

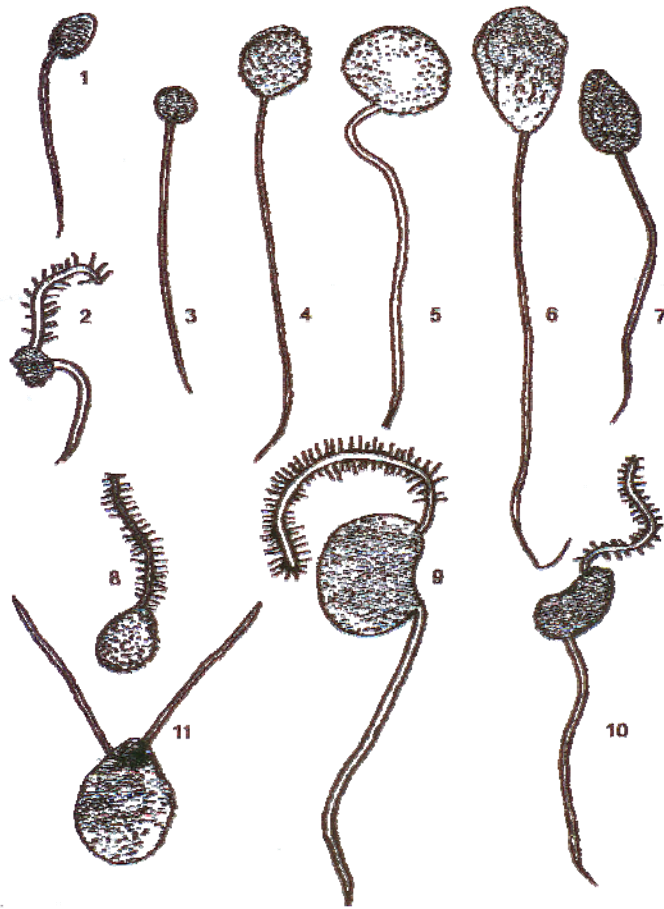
Müxtəlif şübə göbələklərin nümayəndələri üçün heterokoriz məlumdur. Mitselidə genetik cəhətcə müxtəlif nüvələr olur. Belə heterokariotik mitselilərin inkişafı zamanı müxtəlif tipli nüvələr birləşmiş olur. Belə diploid nüvələrin mitoz bölünməsi zamanı rekombinasiya müşahidə olunur. Belə tipli rekombinasiya prosesi paraseksual proses adlanır. O bir neçə mərhələdə gedir, heterokarion nüvələr birləşib diploid heteroziqot nüvə əmələ gətirir; mitselidə heteroziqot nüvənin çoxalması, diploid nüvənin çoxalması zamanı mitoz rekombinasiya yadır. Diploid nüvənin vegetativ haploidləşməsi, onlarda xromosom itirmələri nəticəsində əmələ gəlir. Paraseksual proses bir çox göbələklərdə məlumdur.

Göbələklərin inkişaf mərhələlərində nüvə fazasının növbələşməsi müxtəlif tiptə ola bilər. Haplobiontda diploid nüvənin reduksion yolla bölünməsi ziqotun inkişafı (cücərməsi) zamanı baş verir. Diplobiontda isə bütün həyat diploid fazada olur, yalnız qamətalər əmələ gələrkən diploid nüvələrə reduksion yolla bölünür. Bəzi göbələklərin inkişaf siklinə haploid və diploid fazalar eynilik əmələ gətirir. Bunlarda diploid nüvənin reduksion yolla bölünməsi spor əmələgəlmə prosesindən əvvəl gedir. Belə göbələklərin inkişaf sikli zamanı nəsil növbələşməsi müşahidə olunur. Xytridiomicetes şübəsinin Allomices cinsində belə nəsil növbələşməsi məlumdur. Yalnız kisəli və bazidili göbələklərin inkişaf silkinə dikariotik faza məlumdur. Başqa qruplarda isə bu faza məlum deyildir.

Natamam göbələklərdə isə cinsi çoxalma məlum deyil. Odur ki, bu şübənin nümayəndələrində bütün həyat dövrü haploid fazada gedir (paraseksual prosesində diploid faza istisna olmaqla).

Göbələk hüceyrələrinin 0,2 mkm qalınlığı olan hüceyrə divarı vardır. Burada bir neçə qat aydın görünür. Göbələklərin hüceyrə divarının 80-90 faizi polisaxaridlər olub, zülal və lipidlərdən ibarətdir. Bundan başqa polifosfatlar, pigmentlər, xitin və sellüloza da rast gəlmək olur. Bəzi maya

göbələklərinin hüceyrə divarı qlükandan ibarətdir. Xytridiomisetlər, kisəlilər, bazidililər və qeyri-müəyyən göbələklərin hüceyrə divarı xitin və qlükandan ibarətdir. Ziqomisetlərdə hüceyrə divarı xitin, xitozan-polimer və D-qlükozamindən ibarətdir. Oomisetlərdə isə hüceyrə divarı qlükən və sellülozdan ibarətdir. Göbələk hüceyrəsinin sitoplazmasında ribosom, mitoxondri, holici kompleksi və nüvə aydın seçilir. Göbələk protoplastı sitoplazmatik membranla əhatə olunur. Göbələklərdə hüceyrə divarı ilə sitoplazmatik membran arasında çoxsaylı qabarcıqlara bənzər lomasom yerləşir. Sitoplazma ilə vakuollar arasında membran yerləşir. Göbələk hüceyrəsində bir ədəddən 20-30 qədər nüvə olur. Ölçüləri isə 2-3 mkm-dir. Göbələk nüvələri özünəməxsus tipik quruluşludur. O, ikiqatlı membran qılağı ilə əhatə olunmuşdur. Nukeoplazmada nüvəcik və xromosom vardır. Göbələk hüceyrələrinin hərəkətlərində – zoospor və qametalarda qamçı vardır. Göbələk qamçıları xitindən təşkil olunmuşdur ki, bu nişanə bütün eukariotlara aiddir. Göbələklərin qamçıları iki tiptə olur: hamar və lələyəbənzər (şəkil 8).



Şəkil 8. Göbələk və göbələyəbənzər orqanizmlərin zoosporları və qametaları: 1-7 – təkqamçılılar, arxaya sıxmış tək qamçısı ilə; 8 – lələkvarı təkqamçılı; 9-10 – ikiqamçılılar, önə çıxan qamçısı lələkvarıdır, arxaya çıxan isə hamardır; 11-ikiqamçılı, iki hamar qamçısı ilə.

GÖBƏLƏKLƏRİN TƏSNİFATI

Müasir təsnifatda göbələklər aləmi aşağıdakı şöbələrə bölünür.

1. **Şöbə: Myxomycota**
Nümayəndələrində hüceyrələr selikli, təknüvəli, amöbvarı və yaxud çoxnüvəli plazmodidir. Bunlarda sklerotsilər də əmələ gəlir.
2. **Şöbə: Plasmodiophoromycota**
Bunlar vegetativ dövrdə çoxnüvəli və çılpaq olurlar. Plazmodilər amöbvarı hərəkət edirlər. Plazmodilər üzərində sporangilər əmələ gəlir.
3. **Şöbə: Oomycota – Oomisetlər**
Arakəsmələri olmayan yaxşı inkişaf etmiş mitseliləri vardır. Qeyri-cinsi çoxalmaları iki qamçılı zoosporlarla və konidilərlə gedir. Cinsi çoxalmaları ooqamiya tiplidir, hüceyrə divarı sellüloza və qlükandan ibarətdir.
4. **Şöbə: Chytridiomycota – Xitridiomisetlər**
Bir çox nümayəndələrdə mitselilər yoxdur. Nisbətən inkişaf etmişlərində isə hif formalı zəif inkişaf etmiş mitseliləri vardır. Qeyri-cinsi çoxalmaları təkqamçılı zoosporlarla gedir. Cinsi çoxalmaları isə qametoqamiya tiplidir, bəzi nümayəndələrdə holoqamiya da müşahidə edilir, hüceyrə divarı xitin və qlükandan təşkil olunub.
5. **Şöbə: Zygomycota – Ziqomisetlər**
Arakəsmələri olmayan yaxşı inkişaf etmiş mitseliləri məlumdur. Qeyri-cinsi çoxalmaları sporangiosporlarla gedir. Cinsi çoxalmaları ziqoqamiya tiplidir, hüceyrə divarı xitin və xitozindən təşkil olunmuşdur.
6. **Şöbə: Ascomycota – Kisəli göbələklər**
Yaxşı inkişaf etmiş mitselilərində artıq arakəsmələr var. Qeyri-cinsi çoxalmaları konidilərdir. Cinsi çoxalmaları qametangioqamiya tiplidir. Cinsi çoxalma sporları endogendir, hüceyrə divarında xitin və qlükandan vardır. Maya göbələklərində isə qlükandan və manan vardır.
7. **Şöbə Basidiomycota – Bazidiomisetlər**
Yaxşı inkişaf etmiş mitselilərdə arakəsmələr vardır. Cinsi

çoxalmaları somatoqamiya tiplidir. Cinsi çoxalma sporları ekzogendir. Hüceyrə divarında xitin və qlyukan vardır.

8. Şöbə *Deuteramycota* – Natamam göbələklər

Arakəsməli, yaxşı inkişaf etmiş mitseliləri vardır. Qeyri-cinsi çoxalmaları konidilərlə gedir. Cinsi çoxalma müşahidə olunmur, hüceyrə divarında xitin və qlyukan vardır. Yuxarıda adları göstərilən şöbələrdən başqa kiçik şöbələr vardır ki, bu şöbələrin praktiki əhəmiyyətləri az olduğuna görə bunlar haqqında söhbət açmırıq.

Bu gün dünya mikoloqları göbələklərin təsnifatını aşağıdakı kimi verirlər.

1. ŞÖBƏ: *Myxomycota*

sinif: *Myxomycetes*

sıra: *Echinosteliales*

sıra: *Liceales*

sıra: *Trichiales*

sıra: *Stemonitales*

sıra: *Physarales*

2. ŞÖBƏ: *Plasmodiophoromycota*

sinif: *Plasmodiophoromycetes*

sıra: *Plasmodiophorales*

3. ŞÖBƏ: *Oomycota*

sinif: *Oomycetes*

sıra: *Woroninales*

sıra: *Lagenidiales*

sıra: *Leptomitales*

sıra: *Saprolegniales*

sıra: *Peronosporales*

sinif: *Hyphochytridiomycetes*

sıra: *Hyphochytriales*

4. ŞÖBƏ: *Chytridiomycota*

sinif: *Chytridiomycetes*

sıra: *Harpochytriales*

sıra: *Chytridiales*

sıra: *Blastocladales*

sıra: *Monoblepharidales*

5. ŞÖBƏ: *Zygomycota*

sinif: *Zygomycetes*

sıra: *Mucorales*

sıra: *Zoopagales*

sıra: *Endogonales*

sıra: *Entomophthorales*

sıra: *Dimargaritales*

sıra: *Kickxellales*

sinif: *Trichomycetes*

sıra: *Eccrinales*

sıra: *Amoebidiales*

6. ŞÖBƏ: *Ascomycota*

sinif 1: *Hemiascomycetes*

sıra: *Endomycetales*

sıra: *Protomycetales*

sıra: *Taphrinales*

sinif 2: *Plectomycetes*

sıra: *Eurotiales*

sıra: *Onygenales*

sıra: *Erysiphales*

sinif 3: *Pyrenomycetes*

sıra: *Ceratostomales*

sıra: *Sordariales*

sıra: *Melanosporales*

sıra: *Chaetomiales*

sıra: *Xylariales*

sıra: *Coronophorales*

sıra: *Hypocreales*

sıra: *Clavicipitales*

sıra: *Diatrypales*

sıra: *Diaportales*

sinif 4: *Discomycetes*

sıra: Phacidiales
sıra: Leotiales (Helotiales)
sıra: Pezizales
sıra: Helvellales
sıra: Tuberales

sinif 5: Loculoascomycetes

sıra: Myringiales
sıra: Asterinales
sıra: Carnodiales
sıra: Dothideales
sıra: Chaetothyriales
sıra: Pleosporales

sinif 6: Laboulbeniomycetes

sıra: Laboulbeniales
sıra: Spathulosporales

7. ŞÖBƏ: Basidiomycota

sinif 1: Holobasidiomycetes

sıra: Exobasidiales

yarımsinif: Hymenomycetidae

sıra: Aphyllophorales
sıra: Agaricales s.l.

yarımsinif: Gasteromycetidae

sıra : Sclerodermatales
sıra : Melanogastrales
sıra : Tulostomales
sıra : Lycoperdales
sıra : Nidulariales
sıra: Phallales
sıra: Hymenogastrales
sıra: Podaxales

sinif 2: Heterobasidiomycetes

sıra: Auriculariales
sıra: Tulasnellales
sıra: Tremellales

sıra: Dacrymycetales

sinif 3: Teliobasidiomycetes

sıra: Ustilaginales
sıra: Uredinales

8. ŞÖBƏ: Deuteromycota

sinif 1: Hyphomycetes

sıra: Hyphomycetales
sıra: Stilbellales

sinif 2: Caelomycetes

sıra: Acervulales
sıra: Pseudopycnidiales
sıra: Pycnidiales

MİKSOMİKOTA ŞÖBƏSİ – MYXOMYCOTA

Şöbənin nümayəndələrinin vegetativ bədənəri seliklidir, təknüvəli amöbvarı və yaxud çoxnüvəli plazmodidir. Qeyri-əlverişli şəraitdə plazmodi sakitlik dövr keçirən sklerotsi stadiyasına keçir.

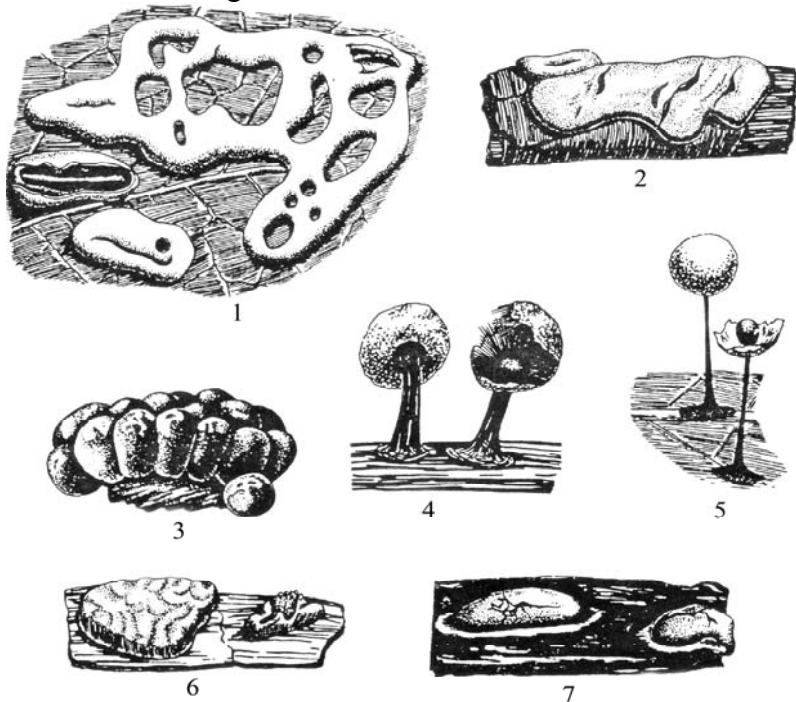
Qeyri-cinsi çoxalmaları sporlarla gedir. Sporlar sporoforda formalaşır. Sporlar endogen və ekzogen yolla əmələ gələ bilirlər. Sporlar inkişaf edib, miksoamöb və yaxud ikiqamçılı zoospor əmələ gətirirlər. Bunlar da sakitlik dövrü keçirib mikrotsistis əmələ gətirirlər. Bunlara bitki və heyvan qalıqları, bəzidili göbələklər, mamırlar, şibyələr, irigövdəli ağacların gövdəsi üzərində, birillik bitkilər üzərində və torpaqda rast gəlmək mümkündür.

Bu günə kimi bu göbələklərin göbələklər aləmindəki yeri məlum deyil. Odur ki, bu şöbəyə yekdil fikir formalaşmadığına görə, sərbəst qrup kimi də baxırlar. Bu şöbə Myxomycetes, Protosteliomycetes və Acrasiomycetes siniflərini özündə cəmləyir (şəkil 9).

Myxomycetes sinfi

Sınıf vegetativ dövrünü əsil sərbəst yaşayan çoxnüvəli plazmodiləri cəmləyir ki, bunlar da bütövlükdə amöbvari hərəkət edirlər. Bu sinifə aid olan nümayəndələr hüceyrə divarından məhrumdurlar. Sınıf 3 tip plazmodiləri (protoplazmodi, afanoplazmodi və faneroplazmodi) özündə cəmləyir (şəkil 9).

Protoplazmodi – mikroskopik ölçüdədir və protoplazmada hərəkət getmir. Bunlarda habelə sklerotsi əmələ gəlmir. Çox maraqlıdır ki, bunlarda çox xırda ölçülü sklerotsilər əmələ gəlir.



Şəkil 9. Sporoforların tipləri: 1,2 – plazmodiokarplar; 3,4,5 – sporangilər, 6 – etali, 7 – psevdoetali.

Afanoplazmodi – bunlarda da sklerotsilər əmələ gəlmir. Bunlarda habelə selikli qışa da əmələ gəlmir. Lakin bunun əvəzində sporofor əmələ gəlir.

Faneroplazmodi – əsas xarakterli nişanəsi selikli xarici qlafın olmasıdır. Maraqlıdır ki, xarici membran tünd-qara, tünd-qırmızı və narıncı rəngdə olur. Göbələk üçün normal həyat tərzı olmadıqda plazmodi sklerotsiyə çevrilir.

Bu sinifdə spor əmələ gəlməsi sporoforun köməyi ilə baş verir. Sporofor daxilində sporlardan başqa sapı xatırladan kapillislər vardır ki, bunlar da sporların xaric olunmasına xidmət edir. Əsil selikli göbələklərdə bir neçə qrup sporoforlar mövcuddur.

Birinci tip sporofor – ən sadə quruluşlu plazmodiokarpdır. Bu plazmodiokarplar möhkəm hüceyrə divarı ilə örtülmüşlər. Bu plazmodiokarpların hamısı otururlar.

İkinci tip sporofor – sporangidir. Sporangiyə əmələ gələrkən plazmodi xırda hissələrə bölünür və onların hər bir hissəsi inkişaf edib sərbəst sporangiyə əmələ gətirirlər. Bu tip sporofor geniş yayılanlardandır.

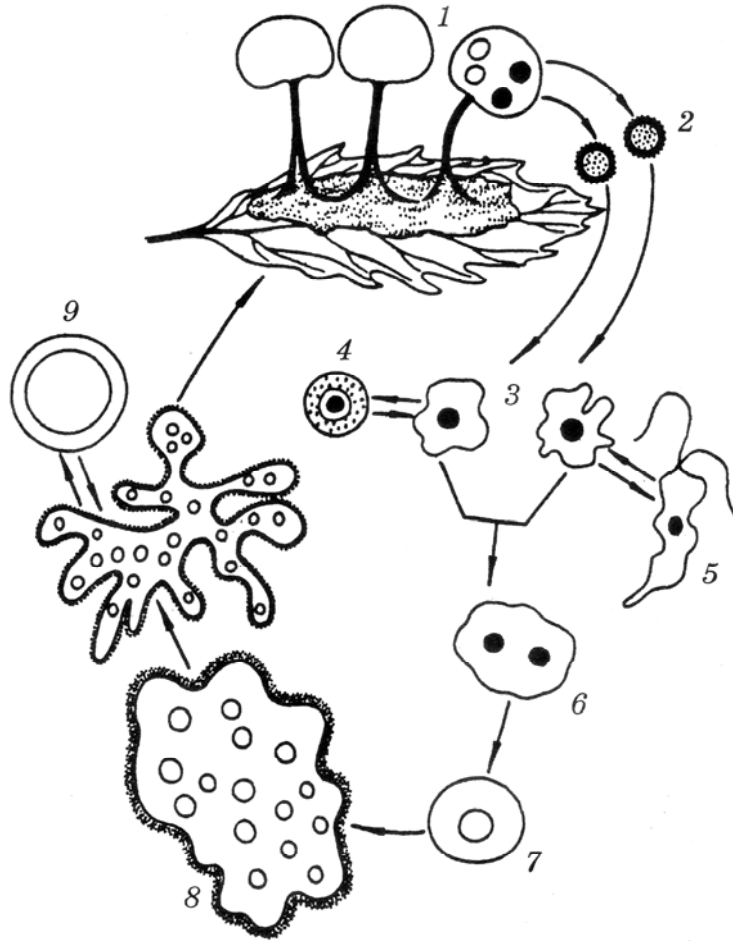
Üçüncü tip sporofor etalidir ki, bunlar yastıqcıq formasında olub, sporangiyə kompleksindən ibarətdir. Burada da xarici membran yaxşı inkişaf etmişdir.

Nəhayət, selikli göbələklərdə psevdoetali vardır ki, bu da çoxsaylı sporangilərdən təşkil olunubdur. Bunlar bir-birilə sıx birləşmişdir. Psevdoetali ayaqcıq üzərində oturur. Beləliklə, Myxomycetes sinfinin bütün nümayəndələrində sporoforların müxtəlif formalarına rast gəlinir.

İkinci nişanə onların müxtəlif rənglərdə olmalarıdır. Üçüncü əsas əlamətləri müxtəlif formalı və quruluşlu olmalarıdır. Miksomisetlər, bütövlükdə saprofit qidalanan göbələkləri cəmləyir. Bunlara bitki və heyvan qalıqları üzərində rast gəlinir.

Miksomisetlərin inkişaf tsikli aşağıdakı kimidir: sporlar inkişaf edib, zoosporları və ya miksoamöbləri əmələ gətirirlər.

Bu proses suda və ya rütubətli mühitdə gedir. Qeyri-əlverişli şəraitdə zoospor və miksoamöblar inkişaf edib, mikrosistis əmələ gətirirlər (şəkil 10).



Şəkil 10. Miksomisetlərin həyat tsiklinin sxemi:

1 – sporofor, 2 – sporlar, 3 – miksoamyob, 4 – mikrosista, 5 – zoospor, 6 – dikarion, 7 – ziqota, 8 – çoxnüvəli plazmodi, 9 – sklerotsi.

Nadir hallarda zoosporlar birləşib ziqotanı əmələ gətirir. Belə ziqota inkişaf edib çoxnüvəli plazmodi əmələ gətirir. Plazmodi də öz növbəsində inkişaf edib sklerotsi və yaxud makrosistis əmələ gətirir. Normal şəraitdə sklerotsi plazmodi stadiyasına keçə bilər. Plazmodi də inkişaf edib sporu olan sporoforu əmələ gətirir.

Bu şöbənin göbələklər aləmindəki yeri bu günə qədər mübahisəli qalır. Bir qrup alimlər selikli göbələklərə göbələklər aləmi kimi baxırlar. Bu sinif bir neçə sıralara bölünür.

Sıra: Echinosteliales

Sıranın nümayəndələrində sporangi ayaqcıq üzərindədir. Plazmodi protoplazma tiplidir. Əksər sporangilərdə turbalar vardır. Kapillislər sapvarıdır. Sıranın ən geniş yayılmış cinsi Clastodermadır. Sporangii kürrəvidir. Spor əmələ gələrkən peridi yox olur. Sıranın 4 növü vardır.

Sıra: Liceales

Sporoforlar sporangi tiplidir, psevdoetalilər isə etali tiplidir. Sap və turbalar yoxdur. Ən geniş yayılmış cinsi litseadır. Sporoforu etali formasındadır. Əsasən göbələklər və bitkilərin gövdəsi üzərində sapofit yaşayırlar.

Sıra: Trichiales

Sporofor sporangi tiplidir. Turbalardan məhrumdurlar. Kapillislər sap formalıdır. Geniş yayılmış cinsi Arcyriadır. Sporangisi tünd rənglidir və sporoforu qədər formalıdır. Əsasən bitki və heyvan qalıqları üzərində yaşayırlar. Nadir hallarda bitkilərin gövdəsi üzərində təsadüf edilir.

Sıra: Stemonitales

Sporlar sporangi formalıdır, bəziləri etaliyə bənzəyir. Kapillisləri turbalardan xaric olunur. Sporangiləri silindrik formalı olub, ayaqcıqlıdır. Sporangii əmələ gələn kimi peridi yox olur. Sporlar qara rəngli və çoxsaylıdır. Ən geniş yayılmış cinslərdən biri Diacheadır. Bu cinsin nümayəndələri yarpaq, saplaq üzərində parazitlik edərək qara rəngli sporokarp yığını əmələ gətirir.

Sıra: *Physarales*

Bu sırada selikli göbələklərin bütün formaları vardır ki, bunlarda sporoforların məlum olan bütün tipləri vardır. Bütün nümayəndələrdə sporangilər vardır. Ən geniş yayılmış cinslərdən *Didymium* və *Physarium* göstərmək olar. Bunlara bitki qalıqları üzərində rast gəlmək olar.

Sinif: *Protosteliomycetes*

Vegetativ bədənləri təknüvəli, amöbvari və çoxnüvəli plazmodi formalıdır. Qamçılı mərhələ əsasən yoxdur. Sporofor təksporlu, nadir hallarda çoxsporlu olur.

Sinif: *Acrasiomycetes*

Vegetativ bədən təknüvəli amöb formalıdır. Amöblər psevdoplazmodilər əmələ gətirirlər. Psevdoplazmodidən sporokarplar əmələ gəlir. Onlar da uzun ayaqcıqlar üzərində əmələ gəlir. Qamçılı mərhələ yoxdur.

SELİKLİ GÖBƏLƏKLƏR ŞÖBƏSİ – *PLASMODIOPHORAMYCOTA*

Selikli göbələklər şöbəsi 180 cinsdən olan 700 növ müxtəlif quruluşlu xlorofilsiz orqanizmləri cəmləyir. Bunlara torpaqda, peyində, bitki üzərində, yosunlar üzərində, su göbələkləri və su bitkiləri üzərində rast gəlmək mümkündür. Selikli göbələklərlə ilk dəfə 1875-ci ildə böyük rus mikoloqu və fitopatoloqu M.S.Voronin (1875) məşqul olmuşdur. O, bu göbələkləri kələmin kökündə xəstəlik törədən “kila” xəstəliyi zamanı ətraflı tədqiq edə bilmişdir. O, göbələyin inkişaf tsiklini və biologiyasını öyrənmiş və həmin xəstəliyə qarşı bir sıra mübarizə tədbirləri hazırlamışdır. Onun selikli göbələklərlə apardığı bu tədqiqat işi ona dünya şöhrəti gətirmişdir.

Miksomisetlər və ya selikli göbələklər vegetativ dövrdə çoxnüvəli çıpaq protoplazma yığınının təşkil olunmuş plazmodi şəklində olur. Plazmodi çox vaxt fəal amöbvari hərəkət etmək qabiliyyətinə malikdir. Sonralar belə plazmodilər

üzərində kisəşəkilli meyvə cisimcikləri və ya sporangilər əmələ gəlir. Plazmodi adətən yerdə yaşayır, quru yerdən nəm yerə sürünür. Spor əmələgəlmə zamanı əksinə, işıqlı yerə, məsələn, kötük üzərinə çıxır, protoplastını yığır, kiçilir, cürbəcür şəkildə sporangilərə çevrilir, sonra içərisindəki protoplast xırda parçalara bölünür, bu parçalardan birnüvəli qılaflı haploid sporlar əmələ gəlir. Sporlar rütubətli mühitə düşdükdə tezliklə, cücərməyə başlayırlar. Bu dövrdə spor daxilində ehtiyat maddəsi olan qlikogen şəkərə çevrilir, ətrafda olan suyu özünə çəkir. Sporun daxilində osmotik təzyiq artır və qılaflı partlayır, protoplazma xaricə tökülərək iki hissəyə bölünür və ikiqamçılı zoosporlara çevrilir. Bunlar bölünmə vasitəsilə çoxalma qabiliyyətinə malikdirlər. Adətən müxtəlif plazmodilərdə əmələ gəlmiş miksoamöblər kapulyasiya edirlər /heterotallizm/ və onların nüvələri birləşir. Bu diploid amöblər sürünərək hərəkət edir və digərləri ilə birləşir. Beləliklə, çoxnüvəli plazmodi yığını əmələ gəlir. Bunlar işıqdan qaçırırlar. Ona görə təbii şəraitdə plazmodilər, ancaq bitki qalıqları altında gizlənmiş olurlar. Mikroskopda plazmodi müşahidə edildikdə onun protoplazmasının hərəkətdə olduğunu görmək mümkündür. Miksomisetlərin sporangiləri plazmodi üzərində yığımlar əmələ gətirir. Bəzi selikli göbələklərdə sporangilər bir-birinə yaxın olaraq inkişaf etdikləri üçün, ümumi qabıqla örtülür. Bu halda onların arakəsmələri itir, daxilində isə sporlarla yanaşı kapillisi toru əmələ gəlir. Kapillisi bir-birilə birləşmiş, bəzən şaxələnmiş ayrı-ayrı saplardan, yaxud borucuqlardan ibarətdir. Hiqroskopik hərəkətlərə qabil olduğuna görə kapillisi sporların yayılmasında iştirak edir. Bunlar etali adlanır. Belə nümayəndələrə misal olaraq geniş yayılmış fuliqonu göstərmək olar. Qidalanma xüsusiyyətlərinə görə miksomisetlər iki müstəqil qrupa ayrılır: **saprotroflar** – bitki qidalarında (tökülmüş yarpaqlardan ibarət meşə döşəyində, çürüyən kötüklərdə və yıxılmış ağacların gövdəsində qabıq altında) yaşayırlar və **parazitlər** – canlı sahib bitkinin hüceyrələrində inkişaf edirlər. Kapillisilərin quruluş və

formaları miksomisetlərin təyin və təsnifatında əsas rol oynayır. Quruluşuna və inkişaf tsiklinə görə şöbə 4 sinfə bölünür – Akraziomisetlər, Protosteliomisetlər, Mikroqasteromisetlər, Plazmodioforamisetlər.

Akraziomisetlər sinfi – Acrasiomycetes

Əsil miksomisetlərdən fərqi odan ibarətdir ki, psevdoplazmodisi var. Psevdoplazmodidə mikso- amöblər bir kütləyə birləşsələr də, heç vaxt öz fərdliliyini itirmir, yəni aqreqasiya baş verir. Onların inkişaf tsiklində zoospor tipli hərəkətli mərhələ yoxdur. Saprotrofdırlar. Əsasən peyində inkişaf edirlər. İnkişafın müəyyən bir mərhələsində akraziomisetlər zahirən plazmodilərə çox oxşayır və miksomisetlər kimi sporlama verirlər. Ancaq inkişaf tsikli ilə yaxından tanış olduqda məlum olur ki, bu oxşarlıq zahiridir.

Birincisi, onların hərəkətli mərhələsi yoxdur. İnkişafın vegetativ fazasında akraziomisetlər amöblərə oxşayır, onların bir çoxları psevdopodilər vasitəsilə hərəkət edir, bölünmə ilə çoxalır və onların sayı artır. Qida ehtiyatı tükəndikdə amöblər bir yerə toplaşır öz fərdliliyini itirmədən birləşir, bu birləşmə tam olur. Belə amöb kütləsinə psevdoplazmodi deyilir. Akraziomisetlərin miksomisetlərlə yaxınlığı bir də ondadır ki, akraziomisetlərin psevdoplazmodiləri fəal hərəkət etməyə başlayır və sonra sporlar verir. Akraziomisetlərin ən geniş yayılmış nümayəndəsi olan, peyində rast gəlinən *Dastio stelium* növüdür. Sporlanması ağ rəngdədir, ayaqcığı 3 – 8 mm uzunluğundadır, düzdür, yuxarısında diametri 0,2 – 0,3 mm olan şarvarı sporlar başcığı yerləşir. Spor əmələgətirmə dövründə amöblərin bir qədəri ayaqcıq hüceyrələrinə çevrilir, başcıqları isə ayaqcıqla yuxarı dırmaşaraq sporlar verirlər.

Protosteliomisetlər sinfi – Protosteliomycetes

Sinfin nümayəndələrinə torpaqda (humusla zəngin torpaqda), ağac gövdəsi və qabığı üzərində rast gəlinir. Hal-hazırda bu sinfin onlarla nümayəndələri sadə quruluşludur. Boyları mikroskopikdir və amöb formalıdır. Bəzi nümayəndələrin vegetativ bədənəri çoxnüvəli torvarı plazmodidir. Amöb formalı selikli göbələk substrat üzərində sporokari tipli meyvə bədənəri əmələ gətirir. Çoxnüvəli torvarı plazmodilər isə inkişaf edib buynuz çıxıntılarına bənzər meyvə cismi verir. Onlar içərisində bir, iki, bəzən daha çox sporu olan başcıqları uzun ayaqcıq üzərində oturur. Yetişmiş başcıq ayaqcıqdan ayrılır və sporlar azad olur. Sporlar inkişaf edib dörd-səkkiz ədəd təknüvəli, hərəkətli hüceyrə – zoospor əmələ gətirir ki, bu da amöbə çevrilir, bununla da yeni inkişaf tsikli başlayır. Sinfin ən geniş yayılmış cinsi *Serasiomiks*dir.

Mikroqasteromisetlər sinfi – Myxogasteromycetes

Mikroqasteromisetlər şöbənin ən böyük sinfidir. Bu sinifə 400-dən çox nümayəndə aiddir. Onlara meşələrdə kəsilmiş ağac gövdəsi üzərində, çürümüş yarpaqlar və gövdə üzərində rast gəlmək olar. Buna aid olan nümayəndələrin boyu bir neçə mm-dən 15-20 sm-ə kimi ola bilər. Plazmodinin tərkibində su, zülal, qlikogen, yağ, müxtəlif pigmentlər və vitaminlər vardır. Bəzi nümayəndələrin meyvə cisminin tərkibində 30% kimi əhəng vardır. Plazmodilər mühitin hazır üzvi maddələrilə, habelə amöblərlə, kiçik onurğasız heyvanlarla və göbələk sporları ilə qidalanırlar. Sinfin 40-dan çox nümayəndəsini süni qidalı mühitdə yetişdirmək mümkündür, hansı ki, bu nümayəndələr biokimyacıların, biofiziklərin tədqiqat obyektinə çevrilmişdir. Bu sinfin aşağıdakı sıraları vardır: *Trixialar*, *Fizarlar*, *Stemonitlər*.

Trixialar sırası – Trichiales

Sıranın nümayəndələrinə ağac gövdələri üzərində rast

gəlinir. Trixialar sırasının nümayəndələrində əsl kapillisi vardır. Bu sıranın ən geniş yayılmış cinsi Trixiadır. Trixianın növlərinin 1 – 2 mm hündürlükdə silindr və ya dəyirmi formalı sporangiləri vardır. Bu sporangilər bir-birinə sıx yerləşir və ayaqcıq üzərində oturlar. Peridinin, spor və kapillisinin rəngi adətən sarı olur. Sporangiy yetişən zaman spordən əlavə nazik sap, bəzən isə boruşəkilli kapillisi əmələ gəlir.

Fizarlar sırası – Physarales

Bu sıranın ən geniş yayılmış cinsi Fuliqodur. Meyvə cismi pambıqvarıdır, sarı rənglidir, ölçüsü böyükdür, boyu bəzən on santimetrlərlə ölçülür, 0,20 sm uzunluqda və 1 – 5 sm qalınlığında böyük etali əmələ gətirir. Perididə çoxlu əhəng olduğuna görə kövrək olur.

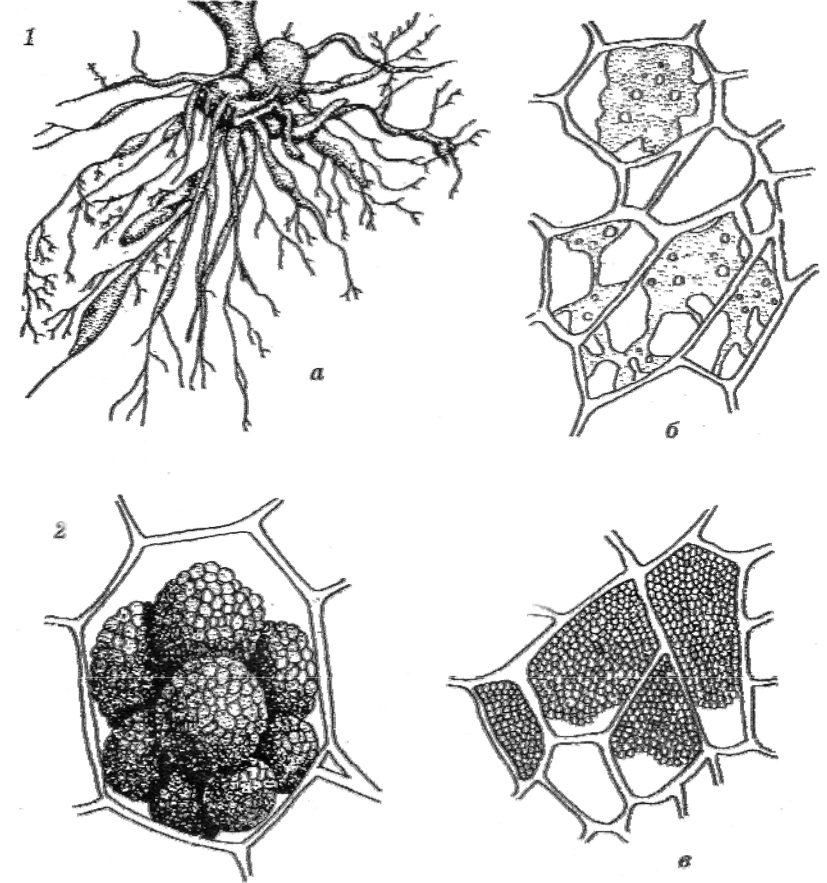
Stemonitlər sırası – Stemonitales

Bu sıranın ən geniş yayılmış cinsi stemonitisdir. Bu cinsin nümayəndələrinə çürümüş ağac gövdəsi üzərində, quru budlaqlar və quru yarpaqlar üzərində təsadüf olunur. Plazmodisi zərif və rənglidir. Sporangilər bir-birinə sıx yerləşir və peridiləri tez itir və 5 – 15 mm hündürlükdə kiçik hissələrə doğranmış ələyi xatırladır. Hər sporangiy uzun, nazik ayaqcıq üzərində oturur, hansı ki, bu nazik ayaqcıq sporanginin nəhayətinə kimi uzanır və sütun əmələ gətirir. Sporangiy toru kapillisi sapının bir-birilə birləşməsindən əmələ gəlmişdir. Sporangiy torunun içərisi çəhrayı rəngli sporiyığını ilə dolu olur.

Plazmodiforomisetlər sinfi – Plasmodiophoromycetes

Selikli göbələklərin bəziləri parazit həyat sürürlər. Belə nümayəndələrə misal olaraq kələmdə kila xəstəliyini törədən plazmodifora cinsinin *P.brassicae* növünü göstərmək olar (şəkil 11). Bu kökün parenxim hüceyrələrində anormal şişilər əmələ gəlir. Zədələnmiş hissələr mikroskopda öyrəniləndə, adi

parenxim hüceyrələri içərisində parazit plazmodisini görmək olur. İçərisində parazit olan bitki hüceyrəsi dərhal tələf olmur, o, hətta bölünərək plazmodili cavan hüceyrələr verir.



Şəkil 11. *Plasmodiophora brassicae*: 1a – yoluxmanın xarici görünüşü, b – plazmodi, v – bitki hüceyrəsində parazit sporları, 2 – kartof bitkisinin hüceyrəsində spordən əmələ gəlmiş yumaqcıqlar.

Getdikcə artıq inkişaf etmə nəticəsində hüceyrənin içərisində çoxnövli plazmodi əmələ gəlir. Bu zaman sahibin

protoplazması tamamilə tələf olur. Parazit formalarda sporangi əmələ gəlmir, odur ki, burada onun nüvələrinin hamısı reduksion yolla bölünür və plazmodi təkhüceyrəli haploid spora bölünür. Sporlar inkişaf edərək zoosporlar və ya miksoamöblər əmələ gətirir ki, bunlar da yenidən əmici tellərdən bitki kökünə keçir. Əmici tellərdə miksoamöblər bir-birilə birləşir və haploid nüvəli plazmodi əmələ gətirir. Mitoz bölünmə hesabına plazmodi əmələ gəlir. Mitoz bölünmə hesabına plazmodinin miqdarı çoxalır. Belə plazmodidən qametangi və ya zoosporangi inkişaf edir, onlar içərisində zoosporlar və ya qamet formalaşır ki, bunlar da əmici teldən çıxıb torpağa düşür. Torpaqda onlar cüt-cüt birləşirlər (nüvələr birləşmir) və ikinüvəli hüceyrə əmələ gətirir və yenidən bitki kökünə keçir və ikinci böyük plazmodini əmələ gətirir. Beləliklə, parazitin inkişafını əmici tellər, torpaq və parenxim hüceyrələr mərhələsinə bölmək olar. Qeyd etməliyik ki, zoosporlar şöbənin bütün nümayəndələrində olduğu kimi müxtəlif qamçılıdırlar. Bu xəstəliyi ilk dəfə 1878-ci ildə M.S.Voronin öyrənmişdir. Beləliklə, kələm və digər xaççiçəklilər fəsiləsinə aid mədəni bitkilərdə əmələ gələn kila xəstəliyi kənd təsərrüfatına böyük ziyan verir. Kila xəstəliyinə həm şitillər və həm də yaşlı bitkilər tutula bilər. Cavan kələm bitkisi parazitin təsirindən tamamilə tələf olur, yaşlı kələm isə baş bağlamır. Kila xəstəliyinə keçmiş SSRİ-nin Avropa hissəsində, Leninqrad vilayətindən başlayaraq Mərkəzi Qaratorpaq vilayətinə kimi sahədə təsadüf edilir. Əvvəllər bu xəstəlik Azərbaycan şəraitində müşahidə edilmirdi. Son elmi tədqiqat işləri göstərir ki, kələmin kila xəstəliyi respublikamızda da vardır. Azərbaycanda kartof əkilən rayonlarda selikli göbələklər kartof yumruları üzərində tozlu dəmgil xəstəliyi törədir. Bu paraziti habelə pomidor bitkisi də təsadüf edilir.

OOMİKOTA ŞÖBƏSİ – OOMYCOTA

Oomikota şöbəsi özünəməxsus göbələk qrupu olub bir çox nişənlərə görə fərqlənirlər. Şöbənin nümayəndələri əsasən ikiqamçılı olmaqla xarakterizə olunurlar. Bunlardan biri hərəkət zamanı istifadə olunmur, digəri isə hərəkətdə fəal iştirak edir. Qamçıların biri lələkvarıdır, digəri isə hamardır. Hüceyrələrin divarı sellüloza ilə zəngindir. Ehtiyat qida maddələri isə nişastadır. Bu göbələklərdə lizin sintezi bütün avtotroflarda olduğu kimi diamino pimelin turşusunun köməyi ilə başa çatır. Oomikotanın nümayəndələrində nadir hallarda qlükoza aşkar edilir ki, bu da süd turşusunun köməyi ilə parçalanır. Mitoxondri torbavarı quruluşdadır.

Bütün yuxarıda deyilənlərdən göründüyü kimi Oomikotanın canlılar aləmindəki yeri hələlik məlum deyil. Dünyanın bir qrup mikoloqları müasir dövrdə Oomikotanı yosunlara aid edirlər. İkinci qrup mikoloqlar bunları Mastiqomikota yarımsöbəsinə və Eumikota şöbəsinə aid edirlər. Üçüncü qrup mikoloqlar isə bunları Protoctista aləminə (amöblərlə) aid edirlər. Lakin bu gün dünya mikoloqlarının bir qrupu bunları quruluşlarına görə göbələklərə aid edirlər. Şöbənin iki sinfi vardır: Oomycetes və Hyphochytridiomycetes.

Oomycetes sinfi

Sinif iki qamçısı olan zoospor və qametaları özündə cəmləyir. Qamçılardan biri lələkvarı, digəri isə hamardır. Bütün nümayəndələrin hüceyrə divarında sellüloza və qlükən vardır. Əksər nümayəndələrində cinsi çoxalma ooqamiya tiplidir. Bu sinif aşağıdakı sıraları cəmləyir.

Woroninales sırası – vegetativ bədənləri amöbvarıdır. Qeyri-cinsi çoxalmaları zoosporlardır. Cinsi çoxalmaları isə holoqamiya tiplidir.

Lagenidiales sırası – vegetativ bədənləri kisə formasındadır. Zəif inkişaf etmiş hifləri vardır. Qeyri-cinsi çoxalmaları zoosporlardır. Cinsi çoxalmaları isə ooqamiya

tiplidir. Anteridi və ooqoni əmələ gəlir.

***Saprolegniales* sırası** – artıq yaxşı inkişaf etmiş mitseli əmələ gəlir. Cinsi çoxalmaları isə ooqamiya tiplidir. Ooqonidə bir neçə yumurta hüceyrəsi əmələ gəlir. Buna uyğun da çoxsaylı oosporlar əmələ gəlir.

***Peronosporales* sırası** – mitseli sahib bitkinin üst təbəqəsində və hüceyrəarası məsələlərdə əmələ gəlir. Cinsi çoxalmaları isə ooqamiya tiplidir. Bunlarda artıq su mühitindən quru mühitə çıxma başlayır. Habelə saprofitlikdən parazitlik qidalanma başlayır. Qeyri-cinsi çoxalma ikiqamçılı zoosporlarladır. Cinsi çoxalma zamanı ooqonidə bir yumurta hüceyrəsi olur.

***Woroninales* sırası**

Bu sıra oomisetlərin ən sadə quruluşlu nümayəndələrini cəmləyir. Vegetativ protoplazmatik olub, amöbü xatırladır. Bunlar bitki toxuması daxilində inkişaf edirlər. Qeyri-cinsi çoxalma zamanı bütün bədən zoosporangiyə çevrilir və ikiqamçılı zoosporlar əmələ gəlir. Cinsi çoxalma holoqamiya tiplidir. Cinsi çoxalmadan əvvəl amöblərdə yeni hüceyrə qılaflı əmələ gəlir və sonra cinsi çoxalma gedir. Bu sıranın bütün nümayəndələri su göbələkləri və yaxud su yosunlarının hüceyrədaxili parazitləridir. Bu sıraya aid nümayəndələrdə zoosporangi uzun boğaza malikdir. Xaric olan bütün zoosporlar ikiqamçılıdırlar. Ən geniş yayılmış cinslərdən biri *Aphanomyces*-dir. Bu cinsin onlarla nümayəndələri vardır. Hiflərinin nəhayəti şişmiş olur. Amöbəbənzər orqanizmlər bölünüb, zoosporangiyə çevrilirlər. Yuxarıda dediyimiz kimi bütün nümayəndələr parazit həyat keçirirlər, su bitkiləri, su heyvanları və yosunları üzərində yaşayırlar.

***Lagenidiales (Ancylistales)* sırası**

Sıranın nümayəndələri silindrik və yaxud kisə formalıdırlar. Yaxşı inkişaf etmiş hüceyrə divarı ilə örtülmüşlər.

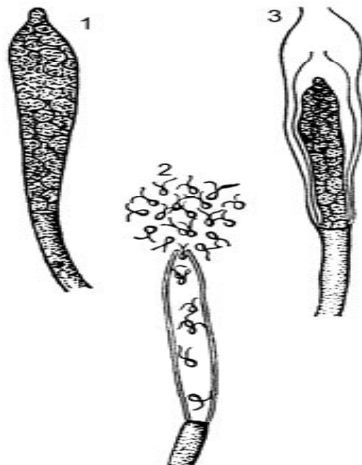
Bunlarda nadir hallarda hif əmələ gəlir ki, bu da sahib bitkinin toxuması daxilində olur. Bu sıranın nümayəndələri bitki və heyvan toxumalarının daxilində parazit həyat tərzini keçirirlər. Belə hiflər üzərində zoosporangi, ooqoni və anteridi formalaşır. Zoosporangi əmələ gəlməmişdən əvvəl vegetativ bədən bölünməyə başlayır və zoosporangini əmələ gətirir. Zoosporlar zoosporangi hüceyrələrinin bölünməsi nəticəsində əmələ gəlir. İkiqamçılı zoosporlar yumurta formalıdırlar. Cinsi çoxalmadan əvvəl vegetativ bədən üzərində şişlər əmələ gəlir və bunlardan da ooqoni və anteridi əmələ gəlir. Sıranın *Lagenidium rabenhorstii* növü sapvarı yosunlar üzərində parazit həyat tərzini keçirir. İkinci böyük cins *Myzocyttium*-dir. Çox maraqlı haldır ki, bu cinsin hər hüceyrəsi zoosporangiyə, ooqoniyə və anteridiyə çevrilə bilər. Zoosporangidən çoxsaylı zoosporlar xaric olur. Cinsi çoxalmadan sonra əmələ gəlmiş oosporlar qalın qılaflıdır və möhkəmdir.

Saprolegniya* sırası – *Saprolegniales

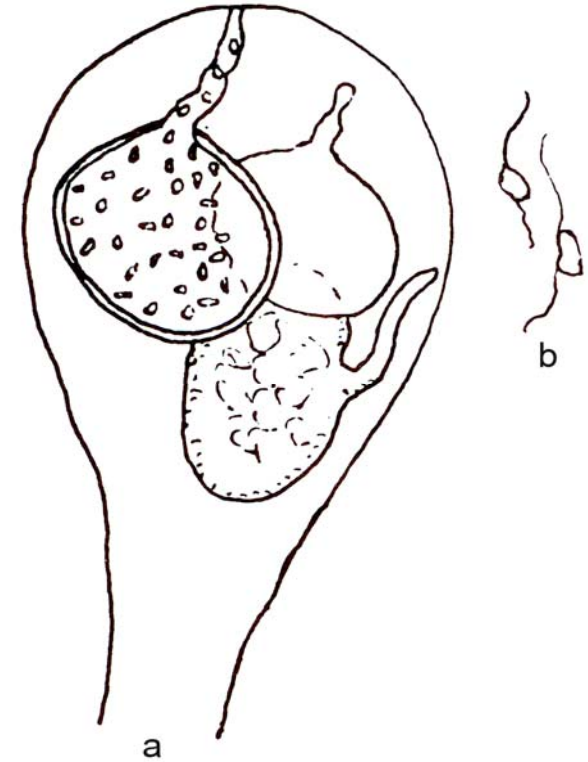
Bu sıraya bitki və heyvani substrat üzərində saprofit yaşayan formalar, bəzən də heyvanlar üzərində və nadir halda bitkilərdə parazitlik edən formalar daxildir. Bunları suya düşmüş həşərat qalıqları üzərində əmələ gətirdikləri ağ pambıqvarı örtük şəklində görmək olur. Saprolegniyalərin substrata yapışan rizoid və budaqlanmış hiflərdən təşkil olunmuş mitseliləri əvvəllər arakəsməsiz olur. Lakin bir neçə müddət sonra hiflərin ucları arakəsmə ilə ayrılır və burada zoosporangi əmələ gəlir. Zoosporangidə yetişən zoosporlar əksərən armudşəkilli və həmişə ikiqamçılı olur. Onlar sporanginin təpə hissəsi partladıqdan sonra azad olurlar. Zoosporlar bir neçə müddət suda üzdükdən sonra dayanır və onların protoplastı yenidən böyrəkşəkilli, yandan birləşmiş ikiqamçılı zoosporlara ayrılır. Belə zoosporlar zülal maddələrin parçalanmasına həssas olduqlarından həşərat qalıqları üzərinə düşərək inkişaf edir və mitseli əmələ gətirirlər.

Saprolegniaların cinsi çoxalmaları bütün nümayəndələrində, demək olar ki, eyni şəkildə gedir. Ooqoni qalın qabıqlı kürə şəklindədir. Onun çoxnüvəli protoplastı bir neçə müddətdən sonra tək nüvəli yumurta hüceyrələr verir. Anteridi silindrşəkilli və çoxnüvəlidir. O, mitselilərin yan budaqlarının uclarında əmələ gəlir. Mayalanma zamanı anteridi ooqoniyə yapışır və özündən xüsusi çıxıntılar verərək öz möhtəviyyatını yumurta hüceyrəyə boşaldır. Mayalanmış yumurta hüceyrə qalın qabıqlı oospor əmələ gətirir. Oospor sakitlik dövrü keçirdikdən sonra inkişaf edərək zoosporangiyə çevrilir və ya nazik mitseli verərək ucunda zoosporangi əmələ gətirir. Oosporun inkişafı zamanı reduksion bölünmə gedir və haploid faza bərpə olunur.

Sıranın ən geniş yayılmış fəsiləsi Saprolegniya'dır. Fəsilənin bütün nümayəndələri su mühitində yaşayır və inkişaf etmiş arakəsməsiz mitselilərlə xarakterizə olunur. Əgər bişmiş toyuq yumurtasını şirin durğun suya atsaq 4 – 6 gündən sonra yumurta zülalı üzərində uzunluğu 1 sm olan ağ pambıqvarı örtük əmələ gəlir. Zoosporanginin ön hissəsindəki dar məsamədən zoosporlar xaric olunur. Saprolegniya cinsinin nümayəndələrində zoospor armudvarıdır. Zoosporun ön hissəsində iki qamçısı vardır. Zoosporlar bir müddət suda üzüb (30 dəqiqə) sonra qılafla örtülüb sakit dövr keçirən vəziyyət alır. Sonra yenidən inkişaf edib ikiqamçılı böyrəkşəkilli zoosporlara çevrilir. Lakin bu zoospor suda uzun müddət üzür və substrata yapışib mitseliyə çevrilir (şəkil 12,13).



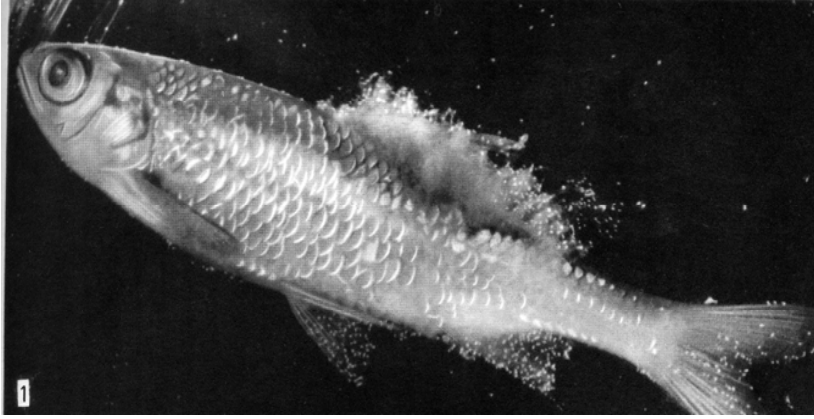
Şəkil 12. Saprolegniya: 1 – zoosporangi; 2 – zoosporların xaric olunması; 3 – zoosporanginin proliferasiyası.



Şəkil 13. Olpidiopsis saprolegniae: a – saprolegnia hifinin şişmiş sonluğunda üç zoosporangi; b – zoosporlar.

Bəzi müəlliflər bu göbələklərdə tallomun diploid olmasını

göstərir, qametalar əmələ gələn vaxt isə xromosom bölünür. Sıranın bəzi nümayəndələri balıq kürüləri üzərində, cavan nərə, sudak, karp balıqları üzərində yaşayıb onları öldürür. Odur ki, saproleqniya göbələkləri balıqçılıq təsərrüfatına böyük ziyan vururlar (şəkil 14).



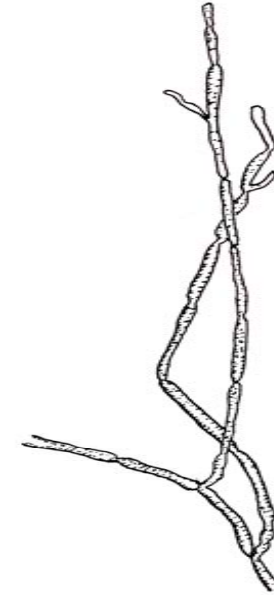
Şəkil 14. Balıqda parazitlik edən *saprolegnia* (*Saprolegnia*).

Sıranın bəzi nümayəndələri rütubətli torpaqlarda yaşayır və bitkilərin kök boynuna daxil olub onları məhv edir. Afanomitses göbələyi ən çox şəkər çuğunduru və paxlalı bitkilərə ziyan vurur. Bu sıranın mənşəyi və təkamülü hələlik tam məlum deyildir. Lakin bu sıra və bütünlükdə oomisetlər sərbəst təkamül keçmişlər.

Leptomitlər sırası – Leptomytales

Şirin suda bitki qalıqları üzərində saprofit yaşayırlar. Saproleqniyalardan bədən quruluşlarına görə fərqlənirlər, hifləri çox nazik olub, mitselidən kənarlanan hissə daralır və yalançı arakəsmə əmələ gətirir. Rizoidi olan silindr və ya kürəvi hüceyrələri vardır. *Leptomitus lacteus* sıranın təcrübi əhəmiyyəti olan nümayəndəsidir. O, çirkab kanalizasiya sularında yayılmışdır. Mitseli hiflərinin ucunda uzunsov zoospor-

rangi inkişaf edir. Bəzən zoosporlar bir-birinin üzərində əmələ gəlir. Cinsi çoxalması məlum deyildir. Bu göbələk yaşadığı mühitdə xeyli miqdarda çoxalaraq su borularını tutur, göllərdə balıq ovlanmasını çətinləşdirir. Leptomitlərin zoosporangilərinin quruluşuna görə saproleqniyalara oxşayan nümayəndələri də vardır, onlar saproleqniyalar ilə perenosporlar arasında keçid təşkil edir. *Ripidium* cinsinin nümayəndələri keçid orqanizmlərdir (şəkil 15).



Şəkil 15. *Leptomitus lacteus*: yarımçıq arakəsmələri olan vegetativ mitseli.

Peronosporlar sırası – Peronosporales

Sıranın 500-dən çox nümayəndəsi var. Bu sırada sulu mühitdən quru mühitdə yaşayışa keçmə müşahidə olunur. Yaşayış şəraiti ilə əlaqədar olaraq saprofitlikdən parazitliyə keçid artır. İbtidai nümayəndələri başlıca olaraq su saprofitləri və yosunlarda parazitlik edir, aliləri isə yerüstü bitkilərdə endofit parazitlərdir. Mitseliləri arakəsməsizdir. Qeyri-cinsi çoxal-

ması ikiqamçılı zoosporlar vasitəsi ilə olur. Cinsi çoxalması ooqamiya tiplidir. Ooqonidə bir yumurta hüceyrə vardır. Mayalanma antiridinin çıxıntısı ilə gedir. Xüsusi spermatozoidləri yoxdur. Mayalanma zamanı yumurta hüceyrəyə ancaq bir ədəd anteridi nüvəsi keçir. Burada cütləşir və əmələ gəlmiş oospor sakit dövr keçirməyə başlayır. O, əksəriyyətlə inkişaf edərkən zoosporangi əmələ gətirir. Bu zaman reduksion bölünmə gedir və haploid faza bərpa olunur. Peronosporlar sırasının Pitiumlar (Pythiaceae) peronosporlar (Peronosporaceae) və albuginasiya (Albuginaceae) fəsilələri vardır. Pitium fəsiləsinin ən sadə nümayəndələrindən biri Pitium debarianumdur. Bu cinsin bəzi nümayəndələri suda və torpaqda yaşayır. Lakin quru mühitdə ali bitkilər üzərində saprofit və parazit yaşayan nümayəndələrinin vegetativ bədənləri nazik hifdən ibarətdir. Cinsin yaxşı inkişaf etmiş mitselisi vardır. Sporangidaşıyanın simpodial budaqlanması ilə sonrakı cinslərdən fərqlənir. Bu göbələklərin nisbətən ali forması olan fitoftora cinsinin bəzi növləri nəm torpaqlar üzərində saprofit həyat keçirir, digərləri parazit həyata uyğunlaşmışdır, müəyyən növləri isə ali bitkilərin müxtəlif orqanları üzərində parazitlik edirlər. Belələrinə misal olaraq kartof göbələyini (Phytophthora infestans) göstərmək olar. O, kartofun yaşıl hissələri və yumrularında parazit həyat keçirir. Göbələyin mitseliləri endofitdir, yəni sahib bitkinin toxuması içərisində olur. Burada mitselilər hüceyrəarası məsələlərdə yerləşir, bəzən isə hətta hüceyrənin içərisinə keçərək, kartof hüceyrələrinin hesabına yaşayır. Toxumalar qonurlaşır və tələf olur, yarpaqlar da qonurlaşaraq tökülür. Qeyri-cinsi çoxalma aşağıdakı yolla gedir. Yarpaq tökülməzdən qabaq mitseli hiflərinin bəzilərində sporangilər əmələ gəlir. Rütubətli günlərdə yarpağın zədələnmiş toxumasının alt hissəsində ağımtıl pambıqvarı örtük şəklində olan sporangidaşıyanları asanlıqla görmək olur. Sporangilər qopub suya düşür və müxtəlif vasitələrlə yeni yarpaq üzərinə düşürlər. O, burada bir damla su içərisində inkişaf edərək 10-na kimi

böyrəkvarı ikiqamçılı çılpaq zoospor əmələ gətirir. Bunlar sahib bitkinin ağızciqlarından onun daxilinə keçir və hif əmələ gətirmək qabiliyyətinə də malikdirlər. Göbələyin mitseliləri anbarda kartof yumrularında qışlaya bilər. Əkilən bu cür kartof yumrularında mitseli inkişaf edərək kartof bitkilərini xəstələndirir. Göbələk torpaqda saprofit həyat keçirərək orada saxtadayavamlı oospor və ya sakit dövr keçirən hüceyrələr əmələ gətirir. Təmiz kulturada süni şəraitdə həqiqətən bunları görmək mümkündür. Azərbaycan şəraitində də geniş yayılmışdır. Bu göbələk ildən-ilə torpaqda qalmış mitseli və xəstələnmiş kartof yumruları ilə də yayıla bilər. Parazit Avropaya Cənubi Avropadan keçən əsrin 30-cu illərində gətirilmiş və buradan bütün Avropaya yayılmışdır. Sıranın geniş yayılmış cinslərindən biri plazmoparadır (Plasmopara). Bu cins konididaşıyanın monopodyal budaqlanması ilə xarakterizə olunur. Plazmoparanın parazit nümayəndələrinə üzümün “mildium” xəstəliyini misal göstərmək olar. Bu parazitə bitkinin cavan budaqları, meyvəsi və xüsusilə yarpaqlarında təsadüf edilir. Üzüm yarpaqlarının 1 sm-də 3 milyona kimi konidiyə təsadüf edilir. Rütubətli günlərdə yarpağın altında dəstə ilə çıxaraq, bozumtul örtük halında görünür və monopodial budaqlanaraq uclarında sporangi əmələ gətirir (şəkil 16,17).

Bunlar inkişaf edərkən zoosporlar və ya adi mitselilər verirlər. Vegetasiya dövrünün axırında yarpağın toxuması daxilində göbələyin oosporları yetişir. Həmin oosporlar tökülmüş yarpaqlarda qışı keçirdikdən sonra, yazda inkişaf edərək zoosporangi əmələ gətirirlər. İçərisində parazitlərin ləkələri əmələ gəlir ki, bunun nəticəsində yarpaqlar quruyub tökülür.

Üzümün mildiyə xəstəliyi Azərbaycan şəraitində geniş yayılmış xəstəliklərindən hesab olunur. O, xüsusilə yüksək dərəcədə rütubətli (Şamaxı, Gəncə, Şəmkir, Naxçıvan və b.) rayonlarda məhsula böyük ziyan vurur.

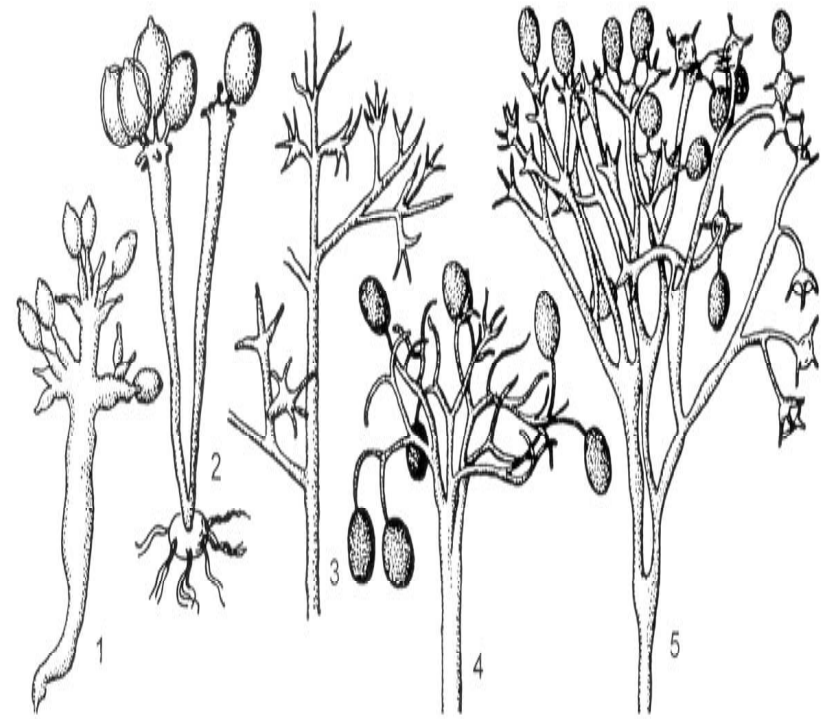
Peronospora göbələklərinin nisbətən geniş yayılmış cinsi peronosporadır. Bu cins dixotomik budaqlanan sporangi daşı-

yanları ilə fərqlənir. Sporangilər inkişaf edərkən mitselilər verir. Mitseliləri sahib bitkinin hüceyrəarası məsamələrində yerləşir və hüceyrə daxilində budaqlanan haustorilər buraxır. Peronosporanın bir çox növləri ali bitkilər üzərində parazit olaraq yaşayırlar. Bunlardan Azərbaycan şəraitində rast gəlinən (soğanda xəstəlik törədən) *Peronospora destructor* növünü göstərmək olar.



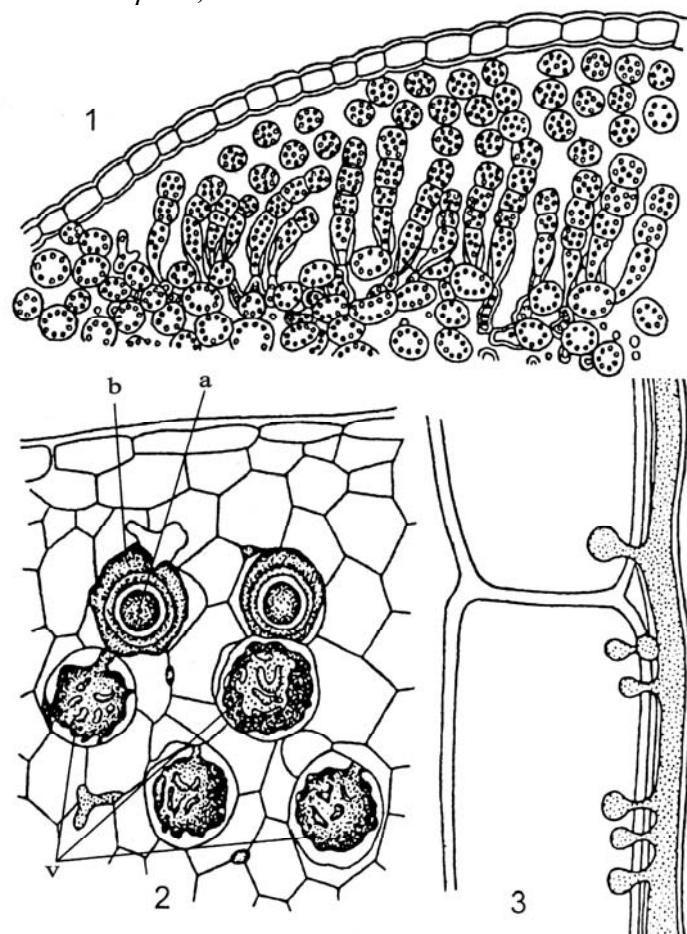
Şəkil 16. *Phytophthora infestans* – kartof göbələyi: 1- sporangidaşıyıcı (konididaşıyıcı); 2 – sporangi (konidi); 3 –

sporanginin zoosporlarla cücərməsi; 4 – sporanginin hifə cücərməsi; 5 – zoospor; 6 – kartof yumrularında və yarpaqlarında fitiftora.



Şəkil 17. *Peronospora* göbələklərinin spordaşıyıcıları:

1 – *Sclerospora*; 2 – *Basidiophora*; 3 – *Plasmopara*; 4 – *Peronospora*; 5 – *Bremia*.



Şəkil 18. *Albugo candida*: 1 – bitki epidermisi altında sporangilər; 2 – bitki toxumasında ooqonilər (a); anteridilər (b); oosporlar (v).

Peronospora cinsinin *Albugo candida* növünə xaççiçəklilər fəsiləsinə aid olan bitkilər üzərində təsadüf olunur. Bu göbələk ağ pas xəstəliyi əmələ gətirir. O, xüsusilə

quşəppəyi bitkisiində müşahidə edilən kürəşəkilli qaustori əmələ gətirərək sahib bitkinin hüceyrəsi daxilinə keçir. Bitkinin vegetativ orqanları üzərində hiflər çoxlu budaqlanaraq epidermis altında sporangidaşıyan və onun üzərində də bozuntul sporangi zənciri əmələ gətirir. Bunların təsirindən bitkinin epidermisi şişir, partlayır və sporangilər azad olur. Bunlar çox vaxt konidi adlanır. Lakin inkişaf edərək zoosporlar əmələ gətirirlər. Vegetasiyanın sonunda sahib bitkinin hüceyrələri arasında iri oospor əmələ gəlir. Qışlayıb sonra inkişaf edib zoospora, bəzən isə zoosporangiyə çevrilir (şəkil 18).

XİTRİDİOMİSETLƏR ŞÖBƏSİ - *CHYTRIDIOMYCOTA*

Bu şöbənin bir sinfi vardır. Şöbə 500 – 600 növü cəmləyir. Əsas xarakterik nişanələri təkqamçının olmasıdır, hüceyrə divarında xitin və qlyükanın olmasıdır. Bu şöbənin nümayəndələrində və göbələklərin sonrakı şöbələrində lizinin biosintezi bitkilərdə məlum olmayan xüsusi yolla gedir. Şöbənin nümayəndələrində cinsi çoxalma holoqamiya, izoqamiya, heteroqamiya və ooqamiya yolla gedir. Qeyri-cinsi çoxalmaları isə yalnız təkqamçılı zoosporlarla tamamlanır. Şöbənin əksər nümayəndələri su mühitində yaşayırlar. Su mühitində yaşayan bu göbələklər yosunlar, su göbələkləri və onurğasız heyvanlar üzərində parazit yaşayırlar. Şöbənin bir çox nümayəndələri ali çiçəkli bitkilər üzərində parazit həyat tərzini keçirirlər. Qeyd etməliyik ki, bu göbələklər əsasən rütubətli mühiti çox sevir. Şöbənin saprotrof nümayəndələri suda və quruda ölmüş heyvan və bitki qalıqları üzərində saprotrof yaşayırlar. Bu şöbənin yalnız bir sinfi vardır.

Chytridiomycetes sinfi

Sinif zoospor və qametalarla xarakterizə olunur. Qamçı

arxa hissəyə yapışib, parlaq və hamardır. Yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi sinfi əsas səciyyələndirən nişanələrdən xitin və qlukanın olmasıdır. Sinfin ibtidai nümayəndələri amöb formalıdır. Nisbətən inkişaf edənlərdə isə mitseli əmələ gəlir. Bu sinfin bütün nümayəndələrində nüvə rizoidlərdə deyil, hüceyrənin mərkəzindədir. Bu göbələklərin bəzilərinə rizoidlər birləşirlər. Çox maraqlıdır ki, bu zaman nüvələr birləşmir, onar sərbəst olurlar. Bütün bunlara baxmayaraq hüceyrə yenə də təkhüceyrəli və təknüvəli olurlar. Sinfin bəzi nümayəndələrində vegetativ hüceyrələrin birləşməsi prosesi gedir ki, bu proses holoqamiyadır.

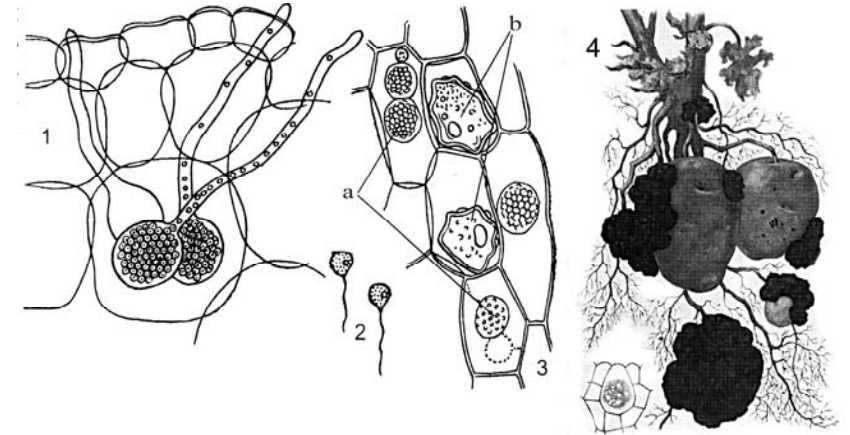
Bu sinfin bir çox nümayəndələrində izomorf və heteromorf tipli nəsil növbələşməsi müşahidə edilir. Sınıf üç sıraya bölünür:

1. Sıra – Chytridiales;
2. Sıra – Blastocladales;
3. Sıra – Monoblepharidales.

Chytridiales sırası

Bu ən böyük sıra olub, 80 cinsi və 400 növü özündə cəmləyir. Bunların çoxu yosunlar və quruda yaşayan bitkilər üzərində parazitlik edirlər. Bəzilərinə isə heyvanlar və həşəratlar üzərində də rast gəlmək olur. Sıranın ibtidai nümayəndələri amöb, nisbətən inkişaf etmişləri isə rizomitseli əmələ gətirir. Cinsi çoxalma izoqamiya tiplidir. Parazitin zoosporları təkqamçılıdır və hamardır. O, bitki üzərinə düşərək möhtəviyatını oraya boşaldır və parazit talloma çevrilir. Onun ölçüsü böyüyür və çoxnüvəli olur. Qlafla bərpa olunub zoosporangiyə çevrilir. Zoosporlar sahib bitkinin kök boynunun hüceyrə divarını dələrək xaricə çıxırlar. İnkişaf dövrü 5 – 10 gün davam edib bir neçə dəfə təkrar olunur. Zoosporların zoosporangidən çıxması gecikərkən onlar özlərini qamətlər kimi aparır və cüt-cüt birləşir. İkiqamçılı ziqot bir müddət üzür, sonra zoospor kimi bu da bitkini xəstələndirə bilir. Qalın qılafla

örtülüb sista formasını alır və gələnlə zoospora çevrilir. Sista zoosporangiyə çevrilməmişdən əvvəl iki nüvə bir-birilə birləşir və sonradan reduksion yolla bölünür. Bu cinsin ən geniş yayılmış nümayəndəsi kələm bitkisi üzərində parazit yaşayan “qara ayaq” (*Olpidium brassicae*) göbələyidir (şəkil 19).



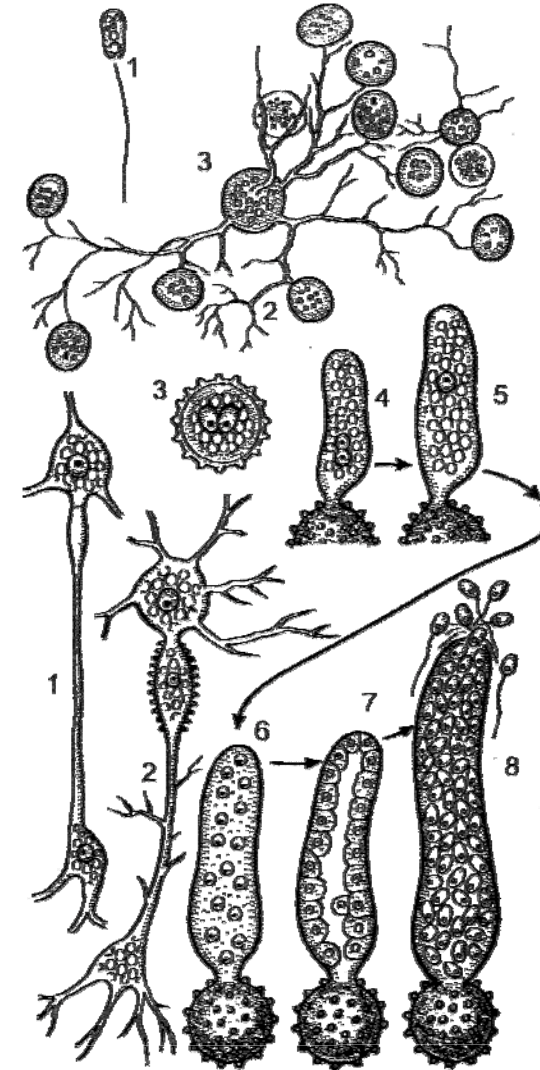
Şəkil 19. *Olpidium brassicae*: 1 – zoosporangi; 2 – zoosporlar; 3 – a) parazitnin çılpaq protoplastı; b) sakit dövr keçirən sporlar; 4 – kartofun xərçəng xəstəliyi.

Belə bitki hüceyrələrinə girmiş çılpaq parazit hüceyrəsinin təsirindən bitkinin kök boynu hissəsi qaralır. Zədələnmiş hissə mikroskopla yoxladıqdan sonra bitkinin epidermis və ya qabıq hüceyrələrində parazitnin çılpaq və ya zoosporangisini görmək olur. Zoosporangi kürəşəkillidir. Onun zoosporları xaricə boşaltmaq üçün uzun boruşəkilli çıxıntısı vardır. Xaricə düşmüş zoosporlar yaş torpaqda olan suda üzüb başqa bitkilərə keçərək öz inkişafını davam etdirir. Onun bütün inkişaf dövrü, əlverişli şəraitdə 2 – 3 gün davam edir və beləliklə, o, sürətlə yayıla bilər. Eyni zamanda parazit qışlamaq üçün qalın budaqlı sista əmələ gətirir. Göbələk kələm şitillərinə

böyük ziyan verir. Torpağın yüksək rütubəti onun inkişafını artırır. Ona görə, xəstəliklə mübarizə üçün şüşəbəndlərin normal sulanması və qabaqcadan torpağın dərmanlanması məsləhət görülür. Olpidiuma yaxın olan sinxitrium bu sıraya daxildir. Onun sistaları inkişaf edərkən bir neçə ədəd zoosporangi əmələ gətirir. Sinxitriumun çoxlu nüvələri cavan ot bitkilərinin yarpaq və gövdələrində geniş yayılmışdır. Parazitin təsirindən sahib bitkinin yarpaqları üzərində tünd rəngli kiçik ziyillər əmələ gəlir. Bunların içərisində sistalar yerləşir. Sista inkişaf edərkən onun içərisi qabıqla örtülür bir neçə ədəd hüceyrələrə – sporangi soruslarına ayrılır. Sistaların qabığının partlaması sayəsində soruslar xaricə tökülür və hər biri inkişaf edərək bir neçə ədəd təkqamçılı zoosporu olan sporangiyə çevrilir. Sinxitriumun bəzi növlərində ancaq qalın qabıqlı, qışlayan sistalar inkişaf edir. Digərlərində isə nazik qabıqlı, birbaşa inkişaf edən sistalar da əmələ gəlir. Sinxitriumun *S. endobioticum* növü təsərrüfata böyük ziyan vurur. O, kartof yumrularında xərcəng xəstəliyi törədir. Parazitin təsirindən yumrular üzərində girintili-çıxıntılı şişlər əmələ gəlir. Bu şişlərin içərisində parazitin çoxlu sistaları yerləşir. Xəstə hissənin çürüməsi nəticəsində sistalar azad olur və yeni bitkiləri xəstələndirir. Burada iki növ qabıqlı – sürətlə inkişaf edən və qalın – qışlayan sistalar müşahidə olunur. Kartofun xərcəng xəstəliyi Qərbi Avropa və Amerikada geniş yayılmışdır. Keçmiş SSRİ-də yayılmış bu xəstəlik xaricdən gələn karantin xəstəlik hesab olunur. Sıranın tipik cinsi rizofidiumdur (*Rizophydium*). Onun *Rizophydium pollins* növünə suya düşmüş şam tozcuqları üzərində təsadüf edilir. Parazitin təkqamçılı zoosporu tozcuq üzərində qabıqla örtülərək onun daxilinə nüvəsiz rizomitseli çıxıntıları şəklində daxil olur.

Zoosporlar həmin rizomitsellər vasitəsilə bir neçə müddət qidalanıb inkişaf edərək zoosporangi əmələ gətirir. Onun tərkibində çoxlu miqdarda təkqamçılı zoosporlar əmələ gəlir. Sıranın cinslərindən biri də xitridiumdur (*Chytridium*). Cinsin

xarakterik nişanəsi zoosporangisinin açılan qapağının olmasıdır.



Şəkil 20. *Polyphagus euglenae*. Yuxarıda: 1 – zoospor; 2 – rizomitseli; 3 – əvvəlki zoosporun cismi. Aşağıda – cinsi proses; 1 – 2 erkək və dişi fərdlərin birləşməsi; 3 – ziqota;

4 – 8 ziqotanın cücərməsi və zoosporanginin əmələ gəlməsi.

Xitridilər sırasının geniş yayılmış nümayəndələrindən biri də Polyphagus euglenadır (şəkil 20). O, evqlenalar üzərində parazitlik edir. Göbələk rizomitseli verir və kisəformalı zoosporangi əmələ gətirir. Sıranın ən maraqlı nümayəndələrindən biri də Fizodermadır (Phyzoderma). Bu cinsin nümayəndələrinə su bitkiləri və quruda yaşayan bitkilər üzərində parazit halda rast gəlmək mümkündür. Parazitin zoosporları bitkinin yarpağı üzərinə düşür, qlafla örtülür, rizomitseli əmələ gətirir sonra qametangiyə çevrilir. Qametangidən çıxmış qametlər bir-birilə birləşib planoziqot əmələ gətirir və bu da rizomitseli verir. Beləliklə, göbələk sahib bitkinin toxumasını zədələyir və “toplanan hüceyrələr” əmələ gətirir. Bunlar üzərində çoxnüvəli sista əmələ gətirir ki, bunlar sahib bitkinin toxuması zədələndikdən sonra azad olurlar (şəkil 20).

Onlar inkişaf edib qapağı olan zoosporangi əmələ gətirirlər, odur ki, bunlarda nəsil növbələşməsi müşahidə olunur. Tropik və subtropik vilayətlərdə bu göbələk qarğıdalı bitkisi üzərində parazit yaşayır.

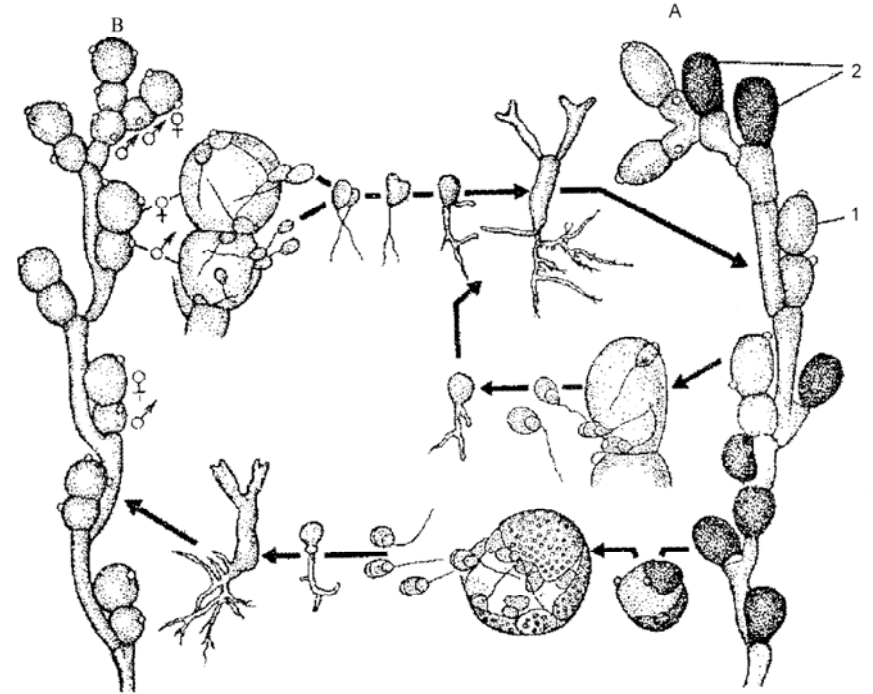
Blastokladilər sırası – Blastocladales

Sıranın nümayəndələri şirin sularda ölmüş həşaratlar və bitki qalıqları üzərində saprofit yaşayırlar, yosunlar və göbələklər üzərində parazit yaşayan nümayəndələri vardır. Bəzilərinə isə rütubətli torpaqda rast gəlmək mümkündür. Tallomları sadə plazmodi formasından inkişaf etmiş mitseliyə kimi müşahidə olunur, hüceyrə qlaflı xitindir. Qeyri-cinsi çoxalmaları təkqamçılı zoosporlarla başa çatır. Bu zoosporlar amöbvari hərəkətlərinə və xüsusi nüvə qapaqlarının olması ilə başqalarından fərqlənir. Cinsi çoxalmaları izoqamiya və heteroqamiya tiplidir. Bir çox nümayəndələrində nəsil növbələşməsi müşahidə olunur.

Diploid saprofit zoospor və sista əmələ gətirir. Zoospor-

dan parazit orqanizm əmələ gəlir. Sista isə inkişaf edib haploid zoosporlar əmələ gətirir ki, bu zoosporlar da qametangili qametofit əmələ gətirirlər ki, bu zoosporlar da qametangili qametofit əmələ gətirir. Qametalar zoosporlara nisbətən kiçikdir. Blastokladilərin bəzilərinə dişi və erkək qametlər eynidir. Başqaları isə hərəkətlərinə və rənglərinə görə fərqlənilirlər. Ziqotdan isə yenidən sporofit nəsil inkişaf edir.

Sıranın geniş yayılmış cinsi Allomitsesdir /Allomyces/. Buna torpaqda, suda və bitki qalıqları üzərində və habelə ölmüş heyvan cəsədləri üzərində rast gəlmək mümkündür (şəkil 21).



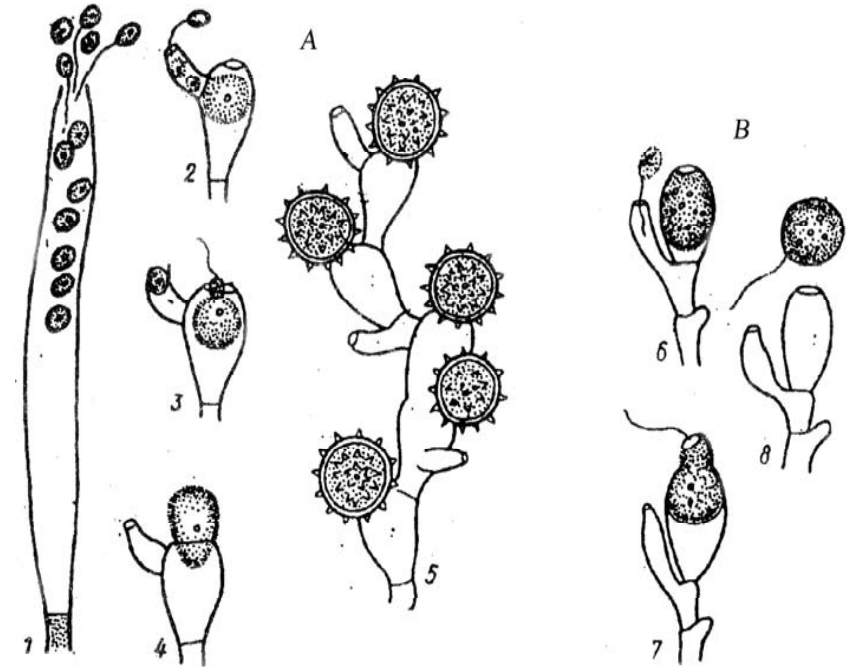
Şəkil 21. *Allomyces arbusculus*-un inkişaf tsikli: A – sporofit: 1 – zoosporangi; 2 – sista; B – qametangili qametofit.

Substrat üzərində inkişaf etmiş mitseli əmələ gətirir. Mitselilərdə yalançı arakəsmələr əmələ gəlir. Sporofit allomit-sesin mitselisinin arakəsməsi olan nahiyyədə zoosporangi və qəhvəyi rəngli sista əmələ gəlir. Qametofit quruluş və inkişafına görə sporofitə bənzəyir. Lakin erkək və dişi qametangilər əmələ gətirməsinə görə ondan fərqlənir. Dişi qametangi iri və rəngsizdir, erkək isə kiçik və çəhrayı rənglidir. Dişi qametlər erkək qametlərdən böyük və az hərəkətsiz olmalarına görə də fərqlənir. Dişi qamet Sirenin adlanan cinsi hormon ifraz edir ki, bu da erkək qametləri özünə cəzb edir. Filogenetik cəhətcə xitridili göbələklərə təkamülün sonrakı nəticəsi kimi baxmaq olar. Bunu tallomun inkişafında izoqamiyadan heteroqamiyaya keçmədə və nəsil növbələşməsində görmək olur.

Monoblefaridlər sırası – Monoblepharidales

Sıranın nümayəndələri saprofit halda şirin durğun sularda, yarpaq, budaq və ölmüş həşərat üzərində yaşayırlar. Bunlara təbiətdə əsasən yazda və payızda daha geniş rast gəlmək olur. Bu göbələklər substrat üzərində boz-qəhvəyi rəngli 1 – 2 mm uzunluğunda zərif yığın əmələ gətirirlər. Mitseliləri çox nazik və arakəsməlidir. Sıranın əsas cinsi Monoblefarisdir. Bu cinsin nümayəndələri suya tökülmüş yarpaq, budaq üzərində hörümçək toruna bənzər ağ örtük əmələ gətirir. Mitseliləri arakəsməsiz, hiflər isə arakəsməlidir, hifin nəhayətində silindr formalı zoosporangilər əmələ gəlir və bundan oval formalı təkqamçılı zoosporlar çıxır. Zoosporlar zəif hərəkət edir. Sonra substrata yapışib zoosporangiyə çevrilir. Qalın qlafla örtülür və hər birtərəfindən rizoid, digər tərəfindən hif əmələ gəlir. Cinsi çoxalma ooqamiya tiplidir. Ooqonidə bir yumurta hüceyrə, anterididə isə 4 – 8 ədəd zoospora bənzər spermatozoid əmələ gəlir. Boylarının kiçik və hərəkətli olmalarına görə zoosporlardan fərqlənir. Spermatozoidlərdən biri suya düşüb fəal hərəkət edib ooqoniyə daxil olub yumurta hüceyrənin biri ilə mayalanır. Başqa nümayəndələrdə ziqot ooqoni daxilində

zoospora çevrilir və sakit dövr keçirdikdən sonra mitseli əmələ gətirir. Tropik ölkə torpaqlarında bu sıranın monobleforella cinsi yaşayır. Onun ooqonisində bir və ya bir neçə yumurta hüceyrə ola bilər. Mayalanmadan sonra ooqonidən çıxıb suya düşür və spermatozoid qamçısı vasitəsilə üzür. Monoblefarellanın ziqotu quru torpaqda öz həyat fəaliyyətini uzun müddət saxlaya bilər (şəkil 22).



Şəkil 22. *Monoblepharis* (A) və *Monoblepharella* (B) 1 – zoosporangi; 2 -5 – ooqoni, anteridi və ziqota (A); 5-8 – ooqoni, anteridi və ziqota (B).

Həyat fəaliyyəti və tallomun inkişaf dərəcəsinə görə bu sıra blastokladialara yaxındır. Lakin monoblefaridlərdə cinsi çoxalma yalnız ooqamiya tiptədir, bu sıranın

nümayəndələrində nəsil növbələşməsi müşahidə olunmur. Bir sözlə, hər iki sıra öz mənşələrini qamçılılardan almışlar.

ZİQOMİSETLƏR ŞÖBƏSİ – ZYGOMYCOTA

Bu şöbənin nümayəndələrində qamçılı mərhələ yoxdur. Mitseliləri yaxşı inkişaf etmişdir. Mitselinin hüceyrə divarında xitin, xitozan, qlükozamin və qlükuron turşusu vardır, arakəsmələr və sellüloza yoxdur. Şöbə 500-dən çox nümayəndələri cəmləyir. Bir neçə nümayəndə müstəsna olmaqla, qalan bütün növlər quru mühit şəraitində yaşamağa uyğunlaşmışlar. Şöbənin əksər nümayəndələri saprofit həyat tərzini keçirirlər. Lakin şöbənin az bir qismi bitkilər, heyvanlar, həşəratlar və insanlarda parazitlik edirlər. Onların mitseliləri arakəsməsiz olmalarına baxmayaraq, çoxnövəli olub, yaxşı inkişaf etmişlər.

Qeyri-cinsi çoxalmaları hərəkətsiz, qlafla örtülmüş endogen və ekzogen sporangiospor və konidilərlədir. Ziqomisətlər quru mühitdə yaşamağa uyğunlaşdıqlarından onlarda zoospor mərhələsi yoxdur.

Şöbənin bütün nümayəndələrində cinsi çoxalma ziqoqamiya tiptədir. Burada xüsusi cinsi hüceyrələr yoxdur. Cinsi çoxalma çoxhüceyrəli və çoxnövəli iki hüceyrə möhtəviyyətinin birləşməsi ilə tamamlanır. Dünyanın bir çox mikoloqları bu cinsi çoxalmaya holoqamiya prosesi kimi baxırlar. Bu mikoloqlar bu tip cinsi çoxalma prosesində qametaların iştirak etmədiyini nəzərə alıb bu fikri söyləyirlər. Bir qrup mikoloqlar bu şöbənin Oomycotadan mənşə aldıklarını söyləyirlər. Nəhayət, bir fikir də odur ki, bu şöbə heç bir şöbə ilə əlaqədə deyildir.

Zygomycota şöbəsinin 2 sinfi vardır: Zygomycetes və Trichomycetes.

Zygomycetes sinfi

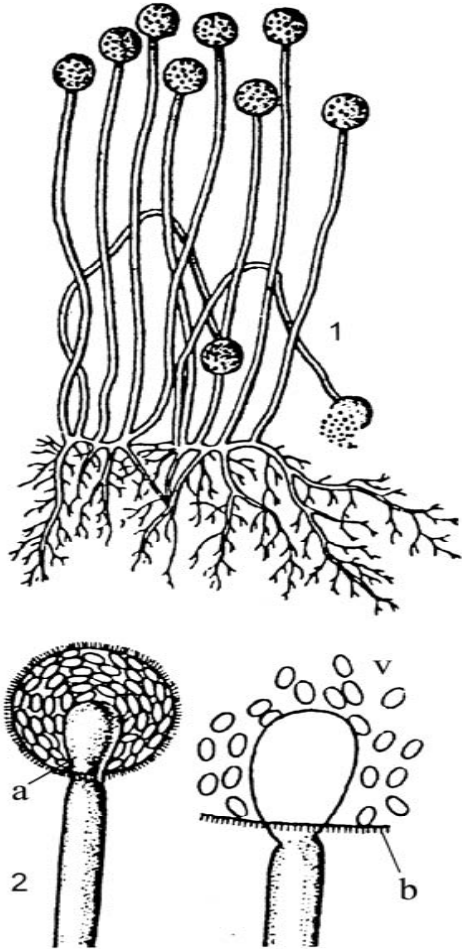
Bu sinif Mucorales, Entomophthorales, Endogonales və Zoopagales sıralarını cəmləyir.

Mukorlar sırası – Mucorales

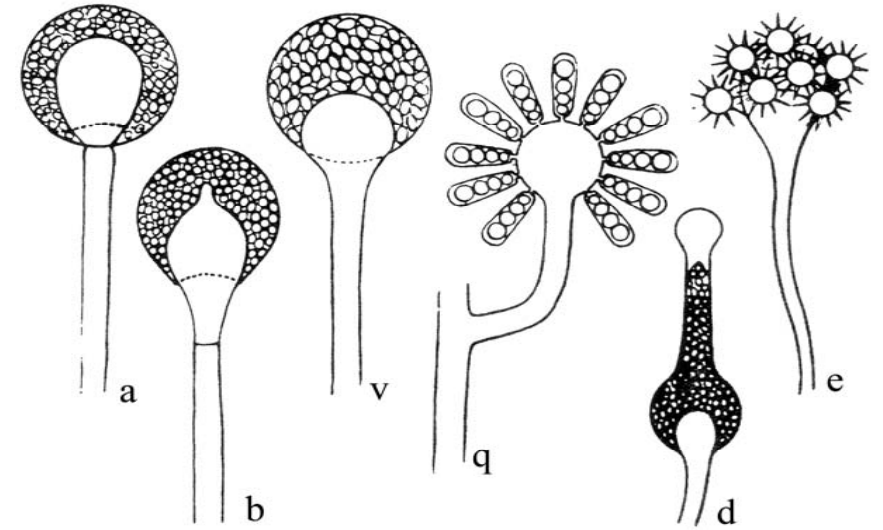
Bu böyük sıra olub 360-dan artıq nümayəndəni özündə cəmləyir. Sıranın geniş yayılmış qruplarından biri kif göbələyidir. Əsasən saprotrof həyat tərzini keçirirlər. Bunlar əsasən torpaqda, ərzaq məhsulları üzərində saprofit yaşayırlar, nadir hallarda isə bunlara papaqlı göbələklər üzərində parazit halda da rast gəlinir.

Pitocephalis və Chaetocladium cinslərinin növləri isə ali çiçəkli bitkilər üzərində parazit həyat tərzini keçirirlər. ***Mukor və Rhizopus*** cinslərinin növləri isə insan və heyvanlarda mikoz və digər xoşagəlməz xəstəliklər törədirlər (məsələn, tənəffüs yollarında). Mukor göbələkləri torpaqda zülal və digər azotlu birləşmələrin bitki və heyvan mənşəli birləşmələrin parçalanmasında yaxından iştirak edirlər. Yuxarıda adları çəkilən birləşmələr parçalandıqdan sonra bitkilər tərəfindən asan mənimsənilə bilən formaya düşür. Sıranın ***Mucor*** cinsinə mənsub olan növlər daha çox yayılmışdır. Onun ***Mucor mucedo*** növü rütubətli şəraitdə adi peyin və digər cisimlər üzərində asanlıqla inkişaf edir: mitseliləri çox budaqlanmış, arakəsməsiz hiflərdən təşkil olunmuşdur, əsasən substrat daxilində inkişaf edir və xaricə doğru çoxlu qalın, uzunsov, budaqlanmayan sporangidaşıyanlar çıxarır. Bunların yığınları substrat üzərində keçəybənzər yumşaq ağ örtük əmələ gətirir. Bunu rütubətli yerdə qalmış çörək parçası üzərində də görmək olur. Sporangidaşıyanın ucunda adi gözlə görünən sarımtıl qonur rəngli, kürəşəkilli sporangi əmələ gəlir (şəkil 23,24,25).

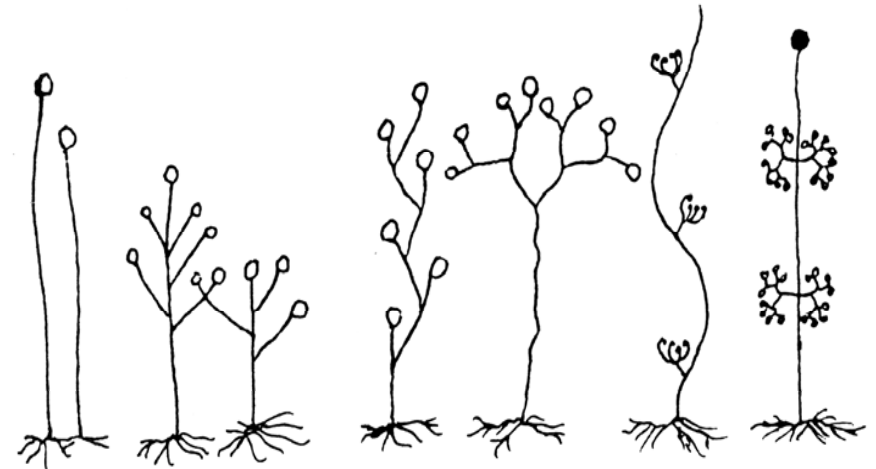
Bunun çoxnövəli protoplastı oval və silindrşəkilli sporangispora əmələ gətirir. Bunlar azad olub, əlverişli şəraitə düşdükdə inkişaf edib yeni mitseli əmələ gətirirlər. Cinsi çoxalma qametangioqamiya tiplidir (şəkil 26).



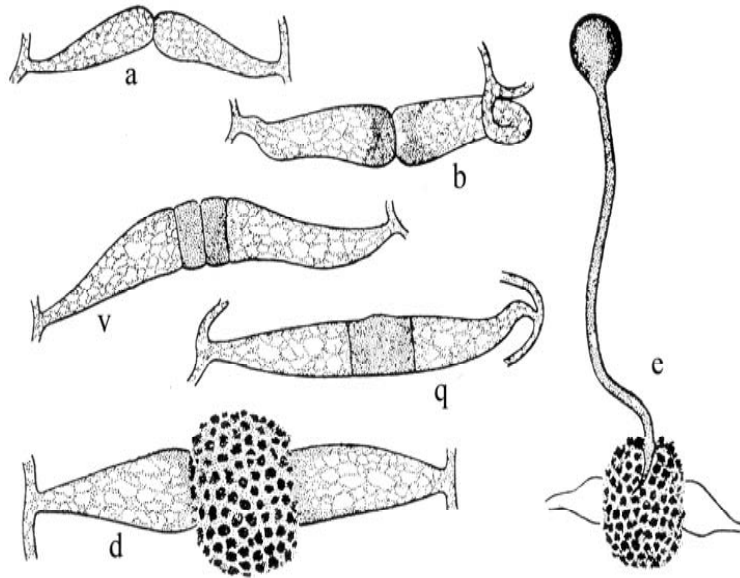
Şəkil 23. Mukor: 1 – sporangidaşıyıcılar sporangialərlə birlikdə;
2 – sporanginin quruluşu; a – sütun; b - yaxalıq .



Şəkil 24. Mukor göbələklərinin qeyri-cinsi çoxalma orqanları.
a – Mucor; b – Absidia; v- Rizopus; q – Saksenaea; d- Syncephallastrum; e – Cunninghamella.



Şəkil 25. Mukor: 1 – sporangidaşıyıcılar sporangialərlə birlikdə.

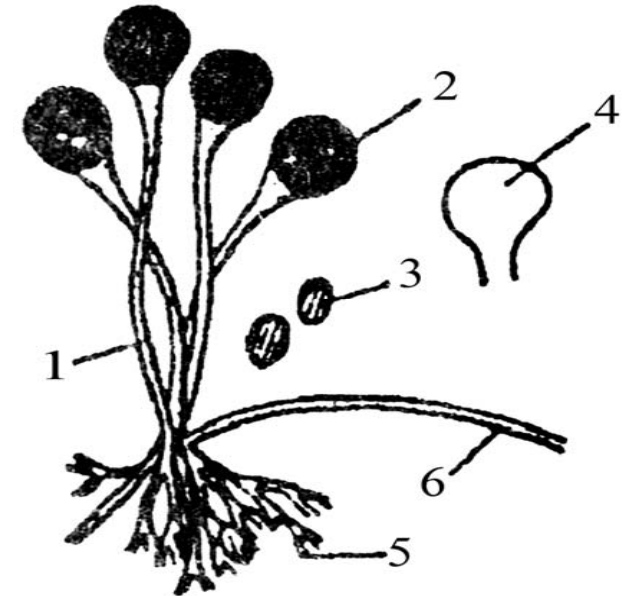


Şəkil 26. Mukor göbələklərində cinsi proses: a – iki mitselinin kopulyasiya qolları; b – qametangilərin formalaşması; v – suspensordan arakəsmə vasitəsilə ayrılmış qametangi; q – qametangilərin kopulyasiyası; d – yetişmiş ziqospor; e – rüştə sporangisində ziqosporun cücərməsi.

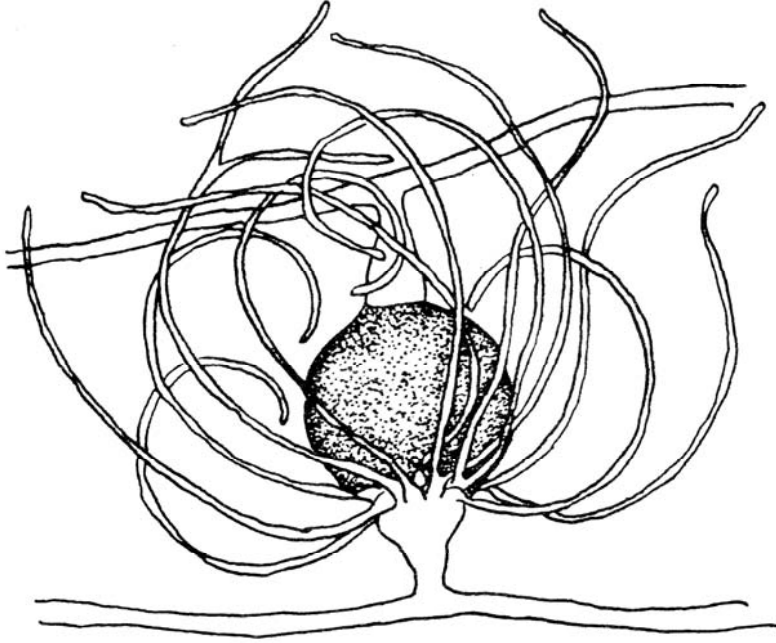
Mucor-da cinsi çoxalma, xarici görünüşü ilə eyni, lakin cinsi əlaməti ilə müxtəlif olan mitseliləri görüşdükdə baş verir. Bu zaman ucları genişlənmiş gödək mitseli budaqları bir-birinə yaxınlaşır, onların təpələrində arakəsmə əmələ gəlir, bu sürətlə ayrılan hüceyrələr bir-birinə toxunanda onların aralarındakı qılaf əriyir və möhtəviyyatları birləşir, birləşmiş kütlənin ətrafı qalın qabıqla örtülür, ziqot əmələ gəlir. Ziqot hər iki tərəfdən, onu əmələ gətirən budaqlara birləşmiş olur, bunlara suspensorlar deyilir. Ziqot sakit dövr keçirdikdən sonra inkişaf edərək mitseli verir və bunun üzərində isə sporangilər əmələ gəlir. Ziqot və ondan əmələ gələn mitseli diploiddir. Bundan reduksion bölünmə ilə əmələ gələn sporelar və inkişaf edən mitseliləri haploiddir. Mukorların təbiətdə və insanın həyatında müəyyən əhəmiyyəti vardır. Bunlar torpaqda külli miqdarda

çoxalaraq, orada üzvi maddələrin dövrəsinə iştirak edirlər. Yuxarıda qeyd edildiyi kimi meyvə-tərəvəz və sairənin üzərində kif əmələ gətirərək onlara böyük ziyan vururlar. Bəziləri isə quşlarda, məməli heyvanlarda və hətta insanların eşitmə orqanlarında və bronxlarında inkişaf edərək ağır xəstəliklər əmələ gətirir.

Dermatomikoz xəstəliyi insanların mərkəzi sinir sistemini zədələyir. Cənub-şərqi Asiyada keyfiyyətli içkilərin istehsalında mukor göbələyindən geniş istifadə olunur. Tərəvəz və meyvələri cürüdən rizopus da (*Rizopus*) mukor cinsinə yaxındır. Rizopusun hava hifləri qalındır. Boz rəngli rizoid əmələ gətirir. Rizoidin bir nahiyyəsindən dəstə halında sporangidaşıyan çıxması ilə xarakterizə olunur. Bu cinsin bəzi növləri pambıq liflərini xarab edir və çürüdür. Bu cinsin növlərindən spirt alınmasında geniş istifadə edilir. Mukorların *Tamnidium* cinsində artıq qeyri-cinsi çoxalma konidilərlədir. Bu hal göbələklərin quru mühitdə yaşamaları ilə bağlıdır (27, 28).



Şəkil 27. Rhizopus: 1 – sporangidaşıyıcılar; 2 – sporangi; 3 – sporelar; 4 – sütun; 5 – rizoidlər; 6 – stolon.



Şəkil 28. *Absidia glauca*: çıxıntılarla əhatə olunmuş ziqospor.

Entomoforlar sırası – Entomophthorales

Sıranın 50-yə yaxın nümayəndəsi vardır. Bu sıraya daxil olan nümayəndələr içərisində həşərat, onurğalı heyvanlar və yosun parazitlər vardır. Bu göbələyin mitselisində artıq arakəsmələr əmələ gəlir. Qeyri-cinsi çoxalması konidilər vasitəsilədir. Cinsi çoxalması ziqoqamiya tiplidir. Sıranın tipik nümayəndəsi Entomofthora (*Entomophthora muscae*) növü payızda ev milçəkləri üzərində xəstəlik törədir (şəkil 29).



Şəkil 29. *Entomophthora muscae*: 1 – tozşəkilli kinidi ilə əhatə olunmuş milçək; 2 – konididaşıyan; 3 – konidinin atılması.

Payızda pəncərə şüşəsi üzərində ölmüş milçək görmək olur. Onun üzəri ağ kül rənglə örtülmüş olur. Belə milçəyə mikroskopla baxdıqda örtüyün mitselisindən, budaqlanmayan konididaşıyanlardan və konididən ibarət olduğunu görürük. Konidilərin forması şarşəkillidir. Bu konidilər inkişaf edib arakəsməli mitseli əmələ gətirir. Yetişmiş konidilər qopub

tullanaraq başqa milçək üzərinə düşür. Sonra həmin milçək ölür və onun üzərində ağ keçəyə bənzər göbələk yığını əmələ gəlir. Bu cinsin bəzi növləri təbiətdə həşəratları kütləvi surətdə məhv edir. Odur ki, göbələklərdən zərərli həşəratlara qarşı bioloji mübarizə kimi də istifadə edilir. Qurbanın və kərtənkələnin tullantılarından bu sıranın bazidiobolus növünə təsadüf edilir. Göbələyin mitseliləri çoxhüceyrəli və təknüvəlidir. Bazidiobolusun konididaşıyanının nəhayəti şişmiş olur və onun da üzərində bir ədəd iri, dəyirmi formalı konidi yerləşir. Mitseli üzərində ziqot əmələ gəlir. Bu hif içərisindəki iki hüceyrə möhtəviyyatının qarışmasının məhsuludur. Konidilər bölünüb 8 ədəd spor əmələ gətirir ki, bu sporlar da bölünmə və tumurcuqlanma ilə çoxalır. Sonra bu hüceyrələr də inkişaf edib mitseli konididaşıyan və konidi əmələ gətirir, yenidən ziqqamiya prosesi gedir. Bu göbələk Afrikada insanların dərisi altında kapsulayabənzər (qranulomitoz) xəstəliyi törədir.

Endoqonales sırası – Endoqonales

Bu sıranın nümayəndələri əsasən torpaqda yaşayırlar. Lakin içərisində mamırlar və bitki qalıqları üzərində yaşayan nümayəndələr vardır. Sıranın nümayəndələri arakəsməsiz mitseli ilə xarakterizə olunurlar. Bunların bəzi nümayəndələri taxıllarda və pambığın kökündə mikorizalar əmələ gətirirlər.

Sıranın bütün nümayəndələrində qeyri-cinsi çoxalma konidilərlədir. Cinsi çoxalma isə iki təknüvəli hüceyrənin birləşməsi ilə tamamlanır. Cinsi prosesdən sonra ziqot əmələ gəlir. Cinsi çoxalmadan sonra ziqot sakitlik dövrü keçirdikdən sonra inkişafa başlayır. Deyilənləri Endoqone lactifluada müşahidə etmək olar.

Zoopaqqlar sırası – Zoopagales

Zoopaqqlar heyvan və göbələklər üzərində parazit yaşayırlar. Bunlara təbiətdə saprofit halda rast gəlinmir. Bu

sıranın nümayəndələrində mitseli və hif nazik qlaflı və zəifdir. Belə mitselilərdə nadir hallarda yalançı arakəsmələr əmələ gəlir. Mitseli və hifin üzəri yapışqanlı olduğuna görə kiçik onurğasız heyvanları tuta bilir. Qeyri-cinsi çoxalmaları konidilərlədir, cinsi çoxalma isə ziqqamiya tiplidir. Bu sıranın ən geniş yayılmış növü Stilopaqa gracilis Azərbaycanda geniş yayılmışdır. Bu növə əsasən amöb üzərində təsadüf edilir.

Trixomisetlər sinfi – Trichomycetes

Trixomisetlər kiçik sinif olub, 140 göbələk növünü cəmləyir. Bu göbələklərə həşəratların bağırsaqlarında rast gəlinir. Bunların mitseliləri təkhüceyrəlidir, lakin qeyri-cinsi çoxalma orqanları əmələ gələrkən bunlarda mitselidə arakəsmələr əmələ gəlir. Bu sinfin nümayəndələrində cinsi çoxalma əmələ gəlmir. Odur ki, bir qrup mikoloqlar iddia edirlər ki, bu sinifə aid nümayəndələr qeyri-müəyyən göbələklər sinfinə aiddir.

Eccrinales sırası

Bu sıraya aid olan nümayəndələr həşəratların həzm sistemində yaşayırlar. Bura aid nümayəndələrin hüceyrə divarında sellüloza aşkar edilib, lakin xitin yoxdur. Bu sıranın ən geniş yayılmış növü Enterobryus borariae-dir. Sıranın nümayəndələrində çoxsporlu sporangilər və qalın qlaflı xlamidosporlar əmələ gəlir.

Amoebidiales sırası

Sıranın nümayəndələrinə həşəratların xitin qatında, bağırsaqlarında və anal dəliklərində rast gəlinir. Sıranın ən geniş yayılmış növü Amoebidium parazitikum-dur. Bu növün tələməsi yaxşı inkişaf etməmişdir. Bu növdə yaxşı inkişaf etmiş sporangiospor vardır ki, bunun da üzərində sporangi əmələ gəlir. Sakitlik dövrünü keçirən sporlar inkişaf edib sporangidaşıyanlar və sporangilər əmələ gətirirlər.

ASKOMİSETLƏR ŞÖBƏSİ – *ASCOMYCOTA*

Kisəli göbələklər və ya başqa sözlə, askomisetlər göbələklərin ən böyük şöbələrindən biridir. Bu şöbə 30000-dən artıq növü birləşdirir ki, bu da bütün məlum göbələk növlərinin 30%-ni təşkil edir. Bu şöbəyə daxil olan göbələklər öz quruluşuna görə həddən artıq müxtəlifdir. Buraya təkhüceyrəli mikroskopik maya göbələyi və boyu bəzən 10 – 20 sm-ə çatan müxtəlif forma və ölçülü növlər daxildir. Ancaq bütün bu müxtəlif çeşidli formalar ümumi bir mənşə ilə bağlıdır və bir sıra ümumi əlamətlərə malikdir – həmin əlamətlər əsasında da onlar birləşərək vahid bir şöbə əmələ gətirirlər.

Askomisetlərin əsas əlaməti cinsi proses nəticəsində kisələrin və ya askların, yəni sabit sayda, adətən 8 ask sporundan təşkil olunmuş təkhüceyrəli strukturun əmələ gəlməsidir. Kisələr ya birbaşa ziqotdan, ya da bu ziqotdan meydana gələn askogen hiqlər əsasında yaranır. Kisədə ziqot nüvələri bir-birilə birləşir, sonra nüvənin meyoza bölünməsi baş verir və haploid ask sporları yaranır. Ən ali askomisetlərdə kisə yalnız ask sporlarının meydana gəlməsi üçün bir yuva rolunu oynayır, həm də özü onların yayılmasında fəal iştirak edir.

Askomisetlərin vegetativ çoxalması çoxnüvəli və ya birnüvəli hüceyrələrdən ibarət şaxələnmiş haploid mitselilərdir. Ziqomisetlərdən fərqli olaraq askomisetlərin mitselisində arakəsmələr (septalar) vardır. Bəzi askomisetlərdə mitseli ayrı-ayrı hüceyrələrə bölünə və ya tumurcuqlana bilər. Maya göbələklərində (Endomycetales sırasına görə) əsil mitseli olur, vegetativ gövdə isə ara-sıra hüceyrələrə bölünən, bəzən psevdomitseli əmələ gətirən tək-tək tumurcuqlarla təmsil olunur. Xitridiomisetlərdə və ziqomisetlərdə olduğu kimi, askomisetlərin də hüceyrə divarının tərkibində xitin olur, lakin onun bu sinifdən olan nümayəndələrində miqdarı 20 – 25%-dən çox olmur (müqayisə üçün: bəzi xitridiomisetlərdə onun miqdarı 60%-ə, ziqomisetlərdə isə 37 – 40%-ə qədərdir). Bəzi

maya göbələklərində (Schizosaccharomyces cinsində) xitinə rast gəlinmir. Askomisetlərin hüceyrə divarı polisaxaridlərinin böyük hissəsini (80 – 90%) qlükanlar təşkil edir. Monomerləri arasındakı əlaqənin xarakterinə görə sellülozadan fərqlənən D-qlükoza polimerləri təşkil edir.

Maya göbələklərində qlükanlardan başqa həm də mannanlar, yəni mannoza polimerləri tapılmışdır. Askomisetlərdə seratosistis cinsinin iki növü istisna olmaqla başqa heç bir növdə sellüloza tapılmamışdır.

Asskomisetlərin inkişaf tsiklində qeyri-cinsi proses böyük rol oynayır, teleomorf kimi təzahür edən kisəli stadiya ilə yanaşı, cinsiyyətə qoxalma və ya anamorf stadiyası da böyük rol oynayır. Qeyri-cinsi qoxalma sporları (konidilər) haploid mitselilərdə müxtəlif quruluşlu konididaşıyanların üzərində əmələ gəlir. Askomisetlərin konididaşıyanlarının morfologiyası olduqca rəngarəngdir. Konididaşıyıcılar haploid mitselilərdə tək-tək yaranır, dəstələr formalaşanda isə koremiya əmələ gələnlərdə olur.

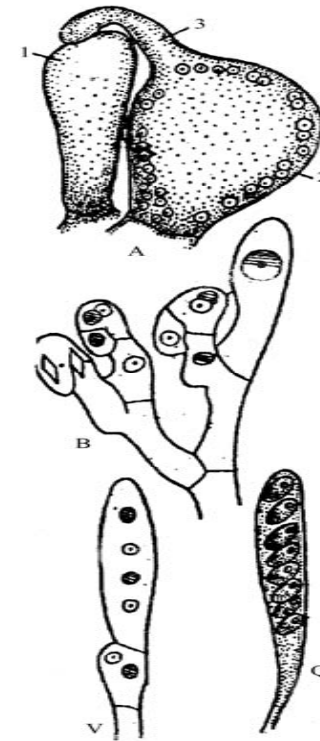
Konidi dövrü kisəli göbələklərin vegetasiya mərhələsində inkişaf edir və onların kütləvi yayılmasına xidmət edir. Bəzi askomisetlərin konidi dövrü məlum deyildir, digərlərində isə bu inkişaf tsikli üstünlük təşkil edir. Həmin sinifdən olan ayrı-ayrı qruplarda cinsi prosesinin reduksiyası müşahidə olunur və kisəli stadiyası nadir hallarda yaranır. Bəzən onu təbiətdə axtarıb tapmaq və süni göbələk yetişdirilməsi zamanı əldə etmək çətin olur. Buna görə də askomisetlərin çoxuna istər təbiətdə, istərsə də süni yetişdirmə kolleksiyalarında əsas etibarilə onların konidial stadiyasında rast gəlirik. Bu onların adlarında da özünü əks etdirir. Bir sıra askomisetlərin konidi stadiyalarının öz müstəqil növ adı vardır və ədəbiyyatda biz onlara kisəli stadiya adları altında deyil, məhz həmin adlar altında rast gəlirik. Məsələn, genetik tədqiqatlarda geniş istifadə edilən *Emericella nidulans* askomiseti daha çox *Aspergillus nidulans* kimi tanınır. Torpaqda və müxtəlif sellüloza tərkibli substrat-

larda yayılmış *Hypocrea rufa* askomisetini adətən konidial stadiyasına əsasən *Trichoderma viride* adlandırırlar. Bu, xüsusən fitopatogen askomisetlərə nisbətə geniş yayılmışdır: *Nectria haematococa* əvəzinə *Fusarium solani*, *Cochliobolus sativus* əvəzinə *Helminthosporium sativum* deyilir və s. bitki adlarının işlədilməsini nizamlayan beynəlxalq botanika nomenklatur kodeksində, hətta askomisetin əsas növ adı ilə yanaşı (onun kisəli stadiyasına əsasən) konidi stadiyasının da adını işlətməyə icazə verən ayrıca bir maddə vardır: bu isə göbələyin məhz həmin stadiyasından danışan zaman mümkün olur.

Təbiətdə göbələklərin böyük bir qrupunda cinsi çoxalma mərhələsi məlum deyildir. Belə göbələkləri Deuteromisetlər (qeyri-müəyyən) şöbəsinə aid edirlər. Askomisetlər üçün tipik olan cinsi çoxalma prosesi qametangioqamiyadır, yəni iki qametin bir-birilə birləşməsidir (assimilyasiya olmasıdır). İbtidai askomisetlərdə (*Hemiascomycetidae*) cinsi çoxalma prosesi ziqomisetlərin ziqoqamiyasına oxşayır. Müxtəlif cinsli qametangilər morfoloji baxımdan bir-birinə oxşayır və ya bir-birindən az fərqlənir, şiş və ya mitseli hiflərində olur. Onlar bir-birinə qovuşandan sonra həmin an karioqamiya baş verir və ziqotadan birbaşa kisə inkişaf etməyə başlayır. Ancaq ziqomisetlərdən fərqli olaraq çoxnüvəli qametangilərdə yalnız iki nüvə qovuşur (karioqamiya yoxdur), ziqota sükunət halına keçmir, həmin an kisə şəklində inkişaf edir. İbtidai askomisetlərin inkişaf tsiklində haploid və diploid stadiyalar vardır.

Ən ali askomisetlər üçün qametangi quruluşunun diferensasiyası və mürəkkəbləşməsi səciyyəvidir. Birhüceyrəli anteridi və adətən trixogenli askoqon yaranmış olur. Mayalanma zamanı anteridinin tərkibi trixogen yolu ilə askoqona keçir. Plazmoqamiyadan sonra müxtəlif cinsli haploid nüvələr bir-biri ilə həmin an birləşmir, birləşəndən sonra isə dikarionlar yaranır. Askoqondan askogen hiflər çıxır ki, bunlara da dikarionlar keçir. Askogen hiflər eninə bölünür və ikinüvəli

hüceyrələr əmələ gəlir. Askogen hifin sonucu hüceyrəsi qarmaq şəklində əyilir, dikarion nüvələri əyilmə yerində yerləşir və eyni vaxtda iki dəfə bölünür və dörd haploid nüvə əmələ gəlir. Müxtəlif cinsli nüvə cütü qarmaq şəkilli əyinti yerində qalır, bir nüvə onun ucuna, digəri isə qaidəsinə keçir. Sonra qarmaqla bir-birindən ayrılan iki arakəsmə yaranır. Qarmağın ikinüvəli orta hüceyrəsi inkişaf edib kisəyə çevrilir. Onun ölçüləri böyüyür, dikarion nüvələri bir-birinə birləşir. Yaranmış diploid nüvə reduksion yolla bölünür, meyoza sonra daha bir mitoz bölünmə baş verir və səkkiz haploid nüvəli ask sporları formalaşır (şəkil 30).



Şəkil 30. Kisəli göbələklərdə cinsi proses və kisənin inkişafı: A – anteridii; 1-2 – askoqon; 3 – trikoqon; B – kisənin

inkişafı; V – meyozdan sonra çıxan kisə; Q – asko- sporları olan yetkin kisə.

Yaranmasına görə askomisetlərin ask sporları ziqomisetlərin sporangisinin sporangiosporundan fərqlənir. Birincilər hüceyrələrin müstəqil yaranması adlandırılan üsulla meydana gəlir–kisə sitoplazmasının bir hissəsi nüvələr ətrafında toplanır və qlaf ilə örtülür, sporangisporun yaranması zamanı isə sporangi sitoplazmasının bölünməsi baş verir. Kisədəki ask sporları onların təşəkkülü prosesində istifadə olunmamış sitoplazma epiplazması ilə əhatə olunur. Ask sporlarının inkişafına qədər epiplazmada qlikogenin şəkərə çevrilməsi baş verir, kisədə turqor təzyiqi yüksəlir, bəzi növlərdə 10-13 atmosfer vahidinə qədər (Игольд, 1959) və ask sporları onlarla santimetr məsafəyə güclü təzyiqlə atılır.

Askogen hiflərin yaranması kisələrin, həm də bir askoqondan yaranan ask sporlarının sayını artırır. Qarmaq üsulu ilə kisələrin yaranması dikarionun bazal hüceyrədə bərpası və qarmaqların təkrar yaranması ilə kisələrin topa halında yerləşməsinə təmin edir, ən vacib də odur ki, bu ask sporlarının fəal ayrılması zamanı baş verir.

Bəzi askomisetlərdə (məs., Eurosi sırasından olan askomisetlərdə) kisələr askogen hiflərdə başqa üsullarla – askogen hiflərin hərəkəti zamanı onların kənar hüceyrələrindən yaranır.

Beləliklə, ən ali askomisetlərin inkişaf tsiklində üç stadiya bir-birini əvəz edir: uzunmüddətli haploid stadiya – bu mərhələdə cinsiyyətsiz çoxalma baş verir; qısamüddətli dikarion stadiya və çox qısa diploid stadiya (diploid nüvəli cavan kisə).

Bir sıra askomisetlər üçün cinsiyyət prosesinin morfoloji reduksiyası səviyyəsidir. Bu şübənin bəzi nümayəndələrində anteridilər ya olmur, ya da fəaliyyətsiz olur. Bu halda onların funksiyasını vegetativ hiflərin konidiləri, çox vaxt isə sperma-

siya adlandırılan kiçik ixtisaslaşdırılmış hüceyrələr yerinə yetirə bilir. Spermasiyalar bəzən askoqondan nəzərəcarparaq dərəcədə uzaqda yerləşir hava, yağış və həşaratlar vasitəsi ilə trixoginə gətirilir. Ayrı-ayrı askomisetlərin trixogini xemotropikdir və bir-birinə uyğun tipli spermasiyalara, yaxud konidilərə (*Ascobolus stercorarius*, *Podospora anselina*, *Neurospora* növləri) əlavə kimi yetişir. Askomisetlərin müxtəlif qruplarında, məsələn, bəzi helosilərdə, *Ascobolus* və *Gelasinospora* cinsinin bəzi növlərində, *Labulbenlər* sırasında və s. spermatizasiya aşkara çıxarılmışdır.

İki qametangidən heç biri olmadıqda dikarion bir və ya bir-birinə uyğun gələn iki mitselinin adi vegetativ hif hüceyrələrinin bir-birinə birləşməsi somatoqamiya nəticəsində (məsələn, *Sclerotinia sclerotiorum*-da) yaranır.

Askomisetlərin homotallik və heterotallik növləri vardır, həm də burada heterotallizm həmişə bipolyardır (ikiiallelli tip).

Askomisetlərin kisəsində adətən 8 ask sporu yaranır. Ancaq bundan çoxsaylı yayınma halları da müşahidə edilir. Məsələn, *Endomyces magnucii*- də yalnız 4 haploid nüvə və müvafiq olaraq 4 ask sporu yaranır, yaxud meydana gəlmiş nüvələrin bir hissəsi degenerasiyaya uğrayır və bunun sayəsində ask sporlarının sayı azalır (məsələn, *Verpa bohemica*-da). Ask sporlarının sayı ya nüvə bölünmələrinin sayı çox olduqda, məsələn, *Podospora*-da 7 nüvə bölünməsi baş verir və kisədə müvafiq olaraq 128 ask sporu meydana gəlir, və ya ask sporlarının kisədə tumurcuqlanması nəticəsində (*Taphrinallarda*), ya da onların hüceyrələrə bölünməsi sayəsində artır (bəzi hipokreynlərdə).

Ask sporlarının forması çox rəngarəngdir – kürəşəkilli və ya ellips formadan sapşəkilli formayadək (*Rhytisma*, *Claviceps*) rast gəlinir. Ask sporları birhüceyrəli ola bilər və ya eninə arakəsmələrə, nadir hallarda eninə və uzununa arakəsmələrə (mural sporlar) malik ola bilər.

Bəzi askomisetlərdə ask sporlarının yayılmasında müəyyən

rol oynayan müxtəlif törəmələrə rast gəlinir. Məsələn, *Podospora* cinsindən olan koprofil göbələklərin ask sporlarında, yaxud *Ceriosporiopsis* halima, *Remispora* maritima və b. Saprofit dəniz askomisetlərinin ask sporlarında selikli törəmələr olduğu məlumdur. Xarici membranın quruluşuna və funksiyalarına görə askomiset kisələri iki böyük qrupa – prototunikatlara və eutunikatlara bölünür: Prototunikatların kisələri zərif qlaflıdır. Belə kisə yalnız sporların təşəkkül tapması üçün bir yuva rolunu oynayır. Eutunikat kisələr isə daha qalın qışaları ilə xarakterizə olunur. Onlar ask sporlarının yayılmasında aktiv rol oynayır. Hüceyrə divarının qalınlığına görə eutunikat kisələrin iki tipi vardır: unitunikat və bitunikat. Unitunikat kisələrdə qlaf nisbətən nazik olur və birtəbəqəli kimi görünür, kisələrin zirvəsində adətən onların açılmasına xidmət edən müxtəlif quruluşlu apikal aparat olur. Bitunikal kisələr isə xarici və elastik daxili təbəqədən ibarət aydın görünən ikiqatlı qlafa malik olur. Ask sporları yetişən zaman qışanın xarici qatı zirvədən başlayaraq dağılır, daxili qatı isə yüksək turqor təzyiqinin təsiri altında dartılıb uzanır və beləliklə, ask sporlarının fəal şəkildə xaric olunması baş verir.

Kisələrin forması girdə və oval (*Hemiaskomisetlərdə* və qapalı meyvə cismi olan askomisetlərdə), yaxud silindrik (ask sporları fəal şəkildə atılan askomisetlərdə) olur.

İbtidai askomisetlərdə kisələr birbaşa mitseli üzərində, ali askomisetlər isə meyvə cismi yaranır. Meyvə cisimlərinin aşağıdakı tipləri mövcuddur: kleystotetsi (tam şəkildə qapalıdır), peritetsi (yarımaçıq şəkildə, adətən zirvəsində dəlik olan meyvə cismi), apotetsi (açıq meyvə cismidir) və psevdotetsi. Kleystotetsilər, peritetsilər və apotetsilər əsil meyvə cisimləridir və onların inkişafı askogimential tipdə baş verir – onların hüceyrə divarının yaranması (peridiya) askogen hif və kisələrin inkişafı ilə eyni vaxta düşür.

Əsil meyvə cismi həm birbaşa mitselilərdən, həm də stromalarda müxtəlif formalı, ölçülü və sıx hif toxumalarından

yarana bilər. Əsil meyvə cismi ilə yanaşı, askomisetlər həm də askostromalar əmələ gətirir ki, bu da askolokulyar tipdə gedir. Əvvəlcə bir-biri ilə birləşən hiflərdən stromanın əsası qoyulur. Burada askoqonlar yaranır və cinsiyyət prosesi baş verir. Askogen hiflər və onlarda meydana gələn kisələr stromanın plektenximasını aralayır və ya dağıdır və beləliklə, onda boşluq, yəni lokul yaranır. Hər bir lokulun bir və ya bir neçə kisəsi olur. Lokulun üzərindəki stromanın toxuması dağılır və burada bir dəlik açılır, buradan ask sporları xaricə çıxır. Zəhri görünüşünə görə askostromalar daha çox əsil peritetsiyə oxşayır, ancaq onlardan öz peridisinin olması ilə fərqlənir – stromanın plektenximası onlarda hüceyrə divarı rolunu oynayır.

Meyvə cisminin olub-olmasına və onların yaranma üsullarına görə Askomisetlər şöbəsi 5 sinifə bölünür.

Askomisetlər təbiətdə, göbələklər üçün yararlı bütün substratlarda geniş yayılmışdır. Onlar torpaqda, meşə torpaqlarında, müxtəlif bitki substratlarında (ağacın qabığı altındakı bərk hissələrdə, məhv olmuş bitkilərdə və s.) yaşayır. Askomisetlərin bəzi qrupları başqa göbələklər üçün əlçatmaz olan özünəxas ekoloji mühitlərdə yaşayır. Bəzi askomisetlər dənizlərdə və ya şirin sulu su hövzələrində suya batırılmış oduncaqlarda yaşayır. Saprofit askomisetlər təbiətdəki üzvi maddələrin minerallaşmasında, xüsusən sellüloza tərkibli bitki qalıqlarının parçalanmasında fəal iştirak edir. Bir çox saprotrof askomisetlər müxtəlif material və məmulatların, eləcə də qida məhsullarının kiflənməsinə və sıradan çıxmasına səbəb olur. Çoxsaylı askomisetlər bitkiləri (göbələkləri, yosunları, şibyələri və ən ali bitkiləri), həmçinin heyvanları və insanları yoluxdururlar.

Bu şöbənin bir sıra nümayəndələri antibiotiklər, alkaloidlər, boy maddələri (hibberellinlərin), vitaminlər (riboflavin və s.), fermentlər, qida zülalının produsenti kimi, həmçinin spirt qıcqırması yaranan bir vasitə kimi böyük iqtisadi əhəmiyyət kəsb edir. Nəhayət, askomisetlərin bir çoxundan

hazırda genetika, biofizika və biokimyanın tədqiqatları obyekti kimi geniş istifadə edilir.

aydınlaşdırılmamışdır.

Çılpaqkisəliklər sinfi –Hemiascomycetetes

Çılpaqkisəliklər sinfi meyvə cismi olmayan və kisələri bir-başə mitseli üzərində tək-tək, yaxud dəstə şəklində inkişaf edən sadə askomisetləri cəmləyir.

Bu yarımsinif 4 sıranı əhatə edir. Bir çox endomiset göbələklərində əsil mitseli olmur, hüceyrələr tumurcuqlama və ya (çox nadir hallarda) bölünmə yolu ilə çoxalır. Bu zaman kisələr özünü tək-tək hüceyrələr şəklində göstərir. Həm tipik (Dipodascaceae, Endomysetaceae fəsilələri, Saccharomycetaceae və Spermophthoraceae fəsilələrindən olan göbələklərin bir hissəsi) haplobiontlar, həm uzunmüddətli diploid stadiyalı növlər (məsələn, *Saccharomyces cerevisiae*, *Spermophthora gossypii* – haplo-diplobiontlar) və həm də inkişaf tsiklində diploid stadiyanın üstünlük təşkil etdiyi bəzi göbələklər – diplobiontlar (məsələn, *Sacharomycodes*) endomisetlərə aid edilir.

Tafrinlər (Taphrinales) sırası formal olaraq, hemiaskomisetlərə aid edilir, çünki bu sıranın nümayəndələrində kisələr meyvə cismində deyil, mitselidə bitkinin kutikulu altında qalın təbəqə şəklində kisələr yaradır. Ancaq tafrinlər digər hemiaskomisetlərdən özünün inkişaf mərhələsində dikariotik fazanın üstünlük təşkil etməsi ilə əsaslı şəkildə fərqlənir. Bundan başqa, tafrinlərdə kisələr başqa hemiaskomisetlərdə olduğu kimi prototunikal deyil, açılan qapağa malik eutunikatdır. Buna görə də bəzi mikoloqlar, məsələn, E.Qoyman (1964), E.Müller (1971) həmin sıranı euaskomisetlərə aid edirlər. Yuxarıda göstərilən iki sıra ilə yanaşı, protomisetlər (Protomycetales) və askosferlər (Ascosphaerales) sıraları hemiaskomisetlərə aid edilir. Bu sıraların kisəli göbələklərin birinci yarımsinifindəki vəziyyəti hələlik

Endomisetlər sırası – Endomycetales

Endomisetlərin əksər nümayəndələri meyvələrin səthində və bitkinin vegetativ orqanlarında ağaclarda, çiçəklərin nektarında saprotrof kimi inkişaf edir və torpaqda da geniş yayılmışlar. Bu göbələklərin bəzi nümayəndələri həşaratlar üzərində də müşahidə olunur. Bu qrupda parazitlər azdır, lakin pambıq qozalarını (*Spermophthora gossypii*) bəzi papaqlı göbələklərdə rast gəlmək mümkündür (*Endomyces decpiens*). Spirt qızcırmasını yaradan maya göbələkləri 1 litr göbələk məhsulunda 6 qrama qədər vitamin sintez etmək qabiliyyətinə malikdir.

Dipodasklar fəsiləsinin 3 cinsi vardır. Həcminə görə o qədər də böyük olmayan dipodasklar fəsiləsinin təbii substratlarda və süni qidalı mühitlərdə yaxşı inkişaf etmiş və şaxələnmiş mitselisi vardır ki, onun da üzərində çoxsporlu silindrik kisələr yetişir.

Bu fəsilənin növləri bitkilərin oduncaqda, torpaqda, həşaratlarda, həlqəvarı qurdlar üzərində yaşayırlar. Amma bu qrup askomisetlərlə onların müasir ziqomisetlərə yaxın əcdadları arasında birləşdirici həlqə rolunu oynadığı güman edilən fakt kimi mühüm nəzəri maraq oyadır. Bu planda dipodaskus (*Dipodascus*) cinsi daha müfəssəl öyrənilmişdir.

Ağımtıl dipodaskus (*Dipodascus albidus*) 1892-ci ildə bromeli fəsiləsindən olan bitkilərin selkli sonluqlarında H.Lageheyim tərəfindən kəşf edilmişdir. Sonralar bu növ Avropanın, Asiya və Amerikanın müxtəlif bölgələrində müxtəlif ağacların (tozağacının, vələsin, fıstığın və s.) kötöklərində tapılmışdır. Bu göbələyin yaxşı inkişaf etmiş mitselisi olub çoxnüvəli və çoxhüceyrəlidir. Onun üzərində əvvəlcə çoxnüvəli artrosporlar, sonra isə ölçüsünə görə fərqlənən çoxnüvəli qametangilər yaranır. Onlar bir-biri ilə birləşəndən sonra ziqot formalaşır ki, ondan da kisələr əmələ gəlir.

Ask sporlarının buxarlanması passiv şəkildə baş verir. Onlar seliklə əhatə olunur, bu an kisə dartılır və yuxarı hissədən

cırılır. Ask sporları kisədən şıxır və onun zirvəsində seliklə yapışaraq, kürrəcik şəklini alır. Onlar 24 – 36 saatdan sonra su damcısında və ya müvafiq substratda böyüyür.

Digər iki növdə – Kanada və ABŞ-da meyvə drozofili dipodaskus (*D.uninucleatus*) və Avropada və Şimali Amerikada qabıqyeyən qurd sürfələrində rast gəlmə dipodaksusda (*D.aggregatus*) mitseli birnövəli hüceyrədən ibarət olur. Burada qametangilər də birnövəlidir.

Beləliklə, dipodakslarda cinsi çoxalma ziqomisetlərdə müşahidə olunan cinsi çoxalmaya çox oxşayır. Ziqomisetlərdə olduğu kimi, burada da təkamül prosesində birnövəli qametangilərlə (*D.uninucleatus*) əvəzlənən çoxnüvəli qametangilərin (*D.albidus*) birləşməsi baş verə bilər. Ancaq çoxnüvəli dipodaskus qametangilərinin bir-biri ilə birləşməsi zamanı karioqamiya (nüvələrin qovuşması) baş vermir, yalnız iki nüvə bir-birinə qarışır. Burada qeyd etmək lazımdır ki, artıq bəzi ziqomisetlərdə (*Endogone* cinsi) qametangioqamiya zamanı cəmi iki nüvə bir-birinə qarışır, çoxnüvəli qametangilərin qalan nüvələri isə degenerasiyaya uğrayır (məhv olur). Askomisetlərin kisəsi ziqomisetlərin sporangisinə rüşeymlə homologiya təşkil edir, vipodasklarda isə onların bənzərliyi həm də bununla artır ki, kisədəki ask sporlarının kəmiyyəti onlarla sayda arta bilər və başqa askomisetlərdə olduğu qədər ciddi təsbit edilmişdir.

Dipodaksların ziqomisetlərdən əsaslı şəkildə fərqləri də vardır. Ziqota cücmə ərəfəsində sükunət halına keçmir, əksinə həmin an kisəyə çevrilir. Ask sporlarının yaranması askomisetlər üçün tipik olan üsulla ("hüceyrələrin müstəqil yaranması" üsulu ilə) baş verir.

Dipodaks fəsiləsinin keçici səciyyəsi müəyyən dərəcədə biokimyəvi tədqiqatlar nəticələri, o cümlədən DNT-nin ilkin strukturunun öyrənilməsi ilə təstiqlənir.

Toplanmış dipodaskuslar bioloji baxımdan maraqlı assosiasiya yaradır (L.R.Batra, 1959). Göbələyin iyi böcəkləri

cəlb edir, ask sporlarının yayılması böcəklər tərəfindən baş verir. Bu növ həm qabıqyeyən qurdların sürfələrində, həm də torpaqda tapılır. Güman edilir ki, göbələyin ask sporları qışlama stadiyasını torpaqda 15 aydan da artıq bir müddətdə qoruyub saxlaya bilər.

Əvvəldəkindən fərqli olaraq, endomisetlər fəsiləsində (Endomycetaceae) kisədəki sporların sayı ciddi şəkildə sabitdir – səkkiz və ya səkkizdən azdır. Bu qrupda şəkəri bol olan substratlardakı saprotroflar üstünlük təşkil edir, ayrı-ayrı növləri göbələklərə və heyvanlara yoluxur. Bəzi endomiset göbələkləri Asiya və Afrika ölkələrində məhsulu qıcqırtmaq üçün işlədilir, amma ümumiyyətlə, bu qrup praktiki əhəmiyyət daşımır.

Göstərilən fəsilənin nümayəndələrində mitseli yaxşı inkişaf etmiş hiflərdən (Eremascus cinsi) əmələ gəlmişdir. Ere-maskus (Eremascus) cinsindən olan göbələklərdə qametangioqamiya dipodasklardakı kimidir. Qametangilər özünü mitseli hüceyrələrinin biri kimi göstərir. Onlar bir-birinə qarışır, ziqota qametangilərdən arakəsmə ilə ayrılır və səkkizsporlu kisəyə çevrilir. Ağacların şirəsində yaşayan maqnus endomisetində də (Endomyces magnusii) kisələrin yaranma tipi bu cürdür, ancaq qametangioqamiası heteroqamdır. Bəzi endomisetlər, məsələn, payız xoruzgöbələyinin alt qırığına yoluxan E.decipiens və ya tozağacı şirəsində, eləcə də torpaqda tez-tez rast gəlinən və becərmədə çoxlu sayda mayayabənzər hüceyrələr yaradan yaz endomikopsisi (Endomycopsis vernalis) apomik yolla kisə yaradır.

Əsasən torpaqda və müxtəlif üzvi substratlarda rast gəlinən Endomyces geotrichum külli miqdarda atrospor (cinsiyyətsiz spordaşıma – Geotrichum candidum) yaradır. Onun kisələrindən birinin tərkibində bir ask sporu olur. Bu göbələk ayrı-ayrı bitkilərin məhsulunu zədələyə bilər, sitrus meyvələrini və pomidoru çürüdə bilər. Onun mitselisi toxumalara intensiv şəkildə nüfuz edir və 5 gündən sonra külli miqdarda atrospor, bəzən isə ask sporlu kisələr yaradır.

Cində yayılmış L indner endomiseti (Endomyces lindneri) saxarozu (bitkilərin tərkibindəki şəkəri) və bir çox monosaxaridləri qıcqırdır, ziqotası heç də həmişə həmin an kisə yaratmır, bəzən isə qısa, hətta şaxələnən hif verir ki, bunun da əsasında kisələr meydana gəlir. Hif öz funksiyasına görə ən yüksək askomisetlərin askogen hiflərini xatırladır, ancaq onlardan fərqli olaraq, dikarionlara deyil, diploid nüvələrə malik olur.

Ziqotdan yaranan kisələrin sayının artması endomisetlərdə başqa yollarla da baş verə bilər. Beləliklə, endomisetlər fəsiləsi özünü bir tərəfdən dipodakslardan ən yüksək askomisetlərə keçid qrupu kimi, digər tərəfdən tək-tək vegetativ hüceyrələrdən ibarət ayrıca bir göbələklər qrupuna (kisəli mayalara) keçid qrupu kimi göstərir.

Saxaromisetlər fəsiləsi – Saccharomycetaceae

Saxaromisetlər fəsiləsinin nümayəndələri tipik mitseli yaratmır, onların vegetativ hüceyrələri ya tumurcuqlanır, ya da bölünür. Bu cür orqanizmləri xüsusi maya göbələkləri qrupuna aid edirlər.

Bütün həyat tsikli ərzində və ya bu tsiklin böyük bir müddətində bir-birindən ayrı tək-tək hüceyrələr şəklində yaşayan göbələklərə maya göbələkləri deyilir. Mayalar göbələk orqanizmlərinə xas bütün əsas əlamət və keyfiyyətlərə malik olur, ancaq onların birhüceyrəli quruluşu bir sıra nəticələrə gətirib çıxarır. Birhüceyrəli orqanizmlər öz səthlərinin tutduqları həcmə münasibətinin daha mühüm əhəmiyyət kəsb etməsi sayəsində, mitselili göbələklərdən daha yüksək maddələr mübadiləsi sürətinə malikdir.

Mayalar böyük sürətlə cücərir və çoxalır, bu zaman ətraf mühitdə nəzərə cəpəcaq dəyişikliklərin meydana gəlməsinə səbəb olur. Mayalar üçün ən məşhur olan spirtqıcqırtma prosesi onların qədim zamanlardan bəri geniş praktiki istifadə

edilməsinə səbəb olmuşdur. Məhz bu keyfiyyət ona gətirib çıxarmışdır ki, tarixən mayalar həmişə başqa göbələklərdən ayrılmaqla nəzərdən keçirilmişdir. Mayalar qrupunun avtonomluğu elmi baxımdan həm də bununla əsaslandırılır ki, onların öyrənilməsi metodları mikoloji metodlardan daha çox bakteriooloji metodlara bənzəyir. Ancaq mayalar müasir dövrə qədər başqa göbələklər arasında ümumbioloji prinsipdən daha çox, yəqin ki, yalnız ənənəyə əsasən öz müstəqilliyini saxlamaqdadır. Mitselial göbələklər və mayalar arasında keçici və aralıq formaların olması onların müəyyənləşdirilməsini daha da çətinləşdirir.

Həm kisəli, həm də bazidili göbələklərin mayaları arasında filogenetik əlaqələr müşahidə olunur. Mayaların müxtəlif göbələk (askomisetlər və ya bazidiomisetlər) siniflərində yerləşdirilməsi əsas etibarilə cinsi çoxalmaya əsaslanır. Cinsi çoxalma müşahidə olunmadığı mayalar müvəqqəti olaraq qeyri-mükəmməl (natamam) göbələklər və ya deuteromisetlər şöbəsinə aid edilir.

Beləliklə, “mayalar” termini nomenklatur əhəmiyyət daşımır və botaniki taksonomiyada qəbul edilməmişdir. Müxtəlif dillərdə mayaları adlandırmaq üçün işlədilən terminlər bu və ya digər dərəcədə qıvcırtmanı müşayiət edən hadisə və ya proseslərlə əlaqələndirilir. Fransızca levure termini latınca qalxma, yəni mayenin karbon qazı ayrılması hesabına qıvcırtması prosesində köpüklənməsi mənasını verən levere sözündən götürülmüşdür. Almanca Hefe termini qaldırmaq mənasını verən heben feli əsasında yaranmışdır. İngiliscə yeast və hollandca gist terminlərinin əsası isə yunanca zestos “qaynama, köpük” sözünə gedib çıxır. Rus dilində drojji termini drojğ “titrəmə, əsmə”, drojatğ “titrəmək, əsmək” sözləri ilə eyni kökə malikdir ki, sonuncu sözlərdən həm də mayenin qaynayarkən köpüklənməsini təsvir edərkən istifadə olunur.

Maya orqanizmlərinin funksiyalarını və qıvcırtma prosesini əks etdirən həmin terminlərin ümumi mənşəyə malik

olması göstərir ki, insanlar onları bir-biri ilə əlaqələndirirlər. Görünür, qıvcırtma prosesi insanın mikroskopik varlıqların fəaliyyətindən istifadə etməsi yolunda ilk addımlardan biri olmuşdur. Belə hesab etmək olar ki, mayalar insanların becərdiyi ən qədim mikroorqanizmlərdir.

Meyvə və giləmeyvə şirələrindən, taxılların toxumlarından (onların şəkərləşdirilməsindən sonra) spirtli içkilərin hazırlanması üçün mayalardan istifadə edilməsi tarixin dərin qatlarına gedir çıxır. Misirdə və İraqda aparılmış arxeoloji qazıntıları eramızdan 2000, hətta 6000 il əvvəl tikilmiş pivəbişirmə sexlərinin və təndirxanaların yaxşı vəziyyətdə qalmış xarabalıqlarını üzə çıxarmışdır. Məlumdur ki, Babilistanda maya hazırlanması texnikası və pivəbişirmə güclü inkişaf etmişdi, Assuriyalılar hələ eradan 3500 il əvvəl şərab hazırlamağı bacarırdılar.

Qıvcırtma mayalar arasında əlaqəni ilk dəfə mikrobiologiyanın banisi L. Paster kəşf etmiş və öz fikir və müşahidələrini 1876-cı ildə nəşr etdirdiyi məşhur “Etudes sur labiere” (“Pivə haqqında etüdlər”) kitabında ümumiləşdirmişdir. O müəyyən etmişdir ki, energetik proses olmaq etibarilə, qıvcırtma anaerob şəraitdə yaşayan orqanizmlərin tənəffüsünü əvəz edir: “La fermentation est vie sans air” (Qıvcırtma havasız yaşamaq deməkdir) bundan 10 il əvvəl (1866-cı ildə) Paster “Şərab, onun xəstəlikləri və bu xəstəlikləri yaradan səbəblər haqqında tədqiqat. Şərabın saxlanması və ömrünün uzadılmasının yeni üsulları” əsərini çap etdirmişdir. 1960-cı ildə həmin əsər ilk dəfə olaraq rus dilində ikicildlik halında SSRİ Elmlər Akademiyası tərəfindən tam şəkildə nəşr edilmişdir. (Lui Paster. İzbrannie trudi). Burada maya hüceyrələrinin təsvir olunduğu illüstrasiyalar, həmçinin şərabın steriləşdirilməsi üçün gərəkli üsullar və aparatların təsviri verilmişdir. Şərabın 50-60°C temperaturda qızdırılması yolu ilə saxlanması üçün Pasterin təklif etdiyi sterilizasiya metodu onun adı ilə pasterizasiya adlandırılmışdır. Bu üsul hazırda da müxtəlif yeyinti sənayesi

sahələrində geniş tətbiq olunur.

Mayalar canlı varlıq kimi Pasterin kəşfindən çox-çox əvvəllərdə təsvir edilmişdir. Onları ilk dəfə hollandiyalı Antoni Van Levenhuq müşahidə etmişdir. O, özünün maya hüceyrələri rəsmlərini izahatla birlikdə 1680-ci ildə Londondakı Kral Cəmiyyətinə göndərmişdir. Bu mikroorqanizmlər dünyasının kəşfi tarixi sayılır.

Levenhuk mayaları kəşf etməsi faktının əhəmiyyəti nə öz dövrünün müasirlərinə, nə də sonrakı 150 il ərzində xələflərinə aydın olmamışdır. Mayaların, onların quruluşunun və çoxalmasının elmi-botaniki təsviri yalnız XIX əsrin 30-cu illərində Fransada K.Latur (1838) və T.Şvann (1837, 1839), Almaniya da isə F.Kütsinq (1837) tərəfindən, demək olar ki, eyni vaxtda həyata keçirilmişdir. Bu işlərin nəticəsində mayalar göbələklərə aid edilmişdir. Mayaların artıq ilk tədqiqatçıların onların spor kimi müəyyənləşdirdikləri strukturları müşahidə etmələrinə baxmayaraq, sporların çoxalmadakı roluna ilk dəfə bir neçə onillik keçdikdən sonra D.Senez (1868) və Riss (1869-1870) diqqəti cəlb etmişlər.

Riss spor yaradan mayaları “şəkərli göbələklər” (*Saccharomyces*) adlandırılmışdır. Əvvəl Meyyen (1837) tərəfindən tumurcuqlayan mayalar üçün işlədilmiş bu ad “becərilən mayalar” (şərab mayaları, pivə mayaları, çörək mayaları) adlandırılan mayaların aid edildiyi ən məhşur və yaxşı öyrənilmiş maya orqanizmləri cinslərindən birinə münasibətdə bu gün də işlədilməkdədir.

Mayaların morfoloji-sistematik tədqiqi, təbii məbələrdən alınmış yeni növlərin təsviri və ilk təsnifat sxemlərinin işlənilib hazırlanması XIX əsrin son 30 ili XX əsrin əvvəllərində çalışmış danimarkalı botanik E.H.Hansenin adı ilə bağlıdır. Hansenin tədqiqatları təkcə mayaların biologiyasında tamamilə yeni bir eranın əsasını qoymamış, bu tədqiqatlar həm də qıcqırtma texnologiyasında əsaslı dəyişikliklərin həyata keçirilməsinə səbəb olmuşdur. Onun sələflərindən heç kim, o cümlədən Pas-

ter də təmiz becərmə üzərində işləməmişdir.

Hansen bir hüceyrədən təmiz becərmə məhsulunun alınmasının metodunu işləyib hazırlamış və bununla göstərmişdir ki, ayrı-ayrı ştamlar öz fizioloji keyfiyyətinə görə bir-birindən fərqlənir. Yalnız təmiz becərmə məhsulunun tətbiqi səbatlı keyfiyyətə malik pivə hazırlanmasına imkan vermiş, pivəbişirmə isə bundan sonra geniş sənaye sahəsi kimi inkişaf etməyə başlamışdır. Mayaların sistematikasını üzrə tədqiqatlar seriyası Holland mikrobiologiya məktəbi tərəfindən həyata keçirilmişdir. Bu məktəbin nümayəndələri maya orqanizmlərinin müəyyənləşdiriciləri barədə bir neçə kitab nəşr etdirmişlər.

1954-cü ildə V.İ.Kudryavtsevin rus dilində (həm də alman dilində tərcümədə) mütəxəssislərə yaxşı məlum olan “mayaların sistematikasını” monoqrafiyası işıq üzünə görünür.

60-cı illərin sonu 70-ci illərin əvvəllərində bəzi ölkələrin mikoloq mütəxəssisləri maya göbələkləri haqqında biliklərini həyata keçirtmək üçün öz qüvvələrini birləşdirdilər. Bu işlər N.Kreger van Rayn redaktəsi altında 1984-cü ildə nəşr edildi. Sonrakı kitabın yazılmasında isə artıq 16 müəllif iştirak etmişdir. Həmin kitabda mayaların 60 cinsi və 500-ə qədər növü təsvir olunmuşdur.

XX əsrin əvvəllərində fransız alimi A.Giyermon tərəfindən başlanmış mayaların geniş sitoloji tədqiqi, bir qədər sonra keçmiş Sovet İttifaqında Q.A.Nadson və onun şagirdləri tərəfindən fəal şəkildə inkişaf etdirilmişdir. Sitoloji tədqiqatların yeni sahəsi M.N.Meysel tərəfindən lüminessent mikroskopu metodlarının işlənməsi və tətbiqi sayəsində kəşf edilmişdir.

Əgər mayaların öyrənilməsində fizioloji istiqamətin əsası L.Paster tərəfindən qoyulmuşdursa, biokimyəvi tədqiqatlar üçün əsas 1897-ci ildə Büxner qardaşlarının tərəfindən qoyulmuşdur. Onlar pivə mayalarından tibbi məqsədlər üçün ekstrakt hazırlanmasına cəhd etmişlər. Hüceyrəsiz şirəyə konservant

qismində şəkər əlavə edən alimlər təəccüblə müşahidə etmişlər ki, bu zaman şirə qıcırmağa başlayır. Hüceyrəsiz qıcırmaya səbəb olan amil zimaz adlandırılmışdır. Hazırda məlum olmuşdur ki, o enzimlər qatışığından ibarətdir. “Enzim” sözü yunan mənşəli olub, “mayalarda olan” deməkdir. Zimaz kompleksinin kəşfi biokimyayın inkişafında ilkin mərhələ sayılır. Spirt qıcırması mexanizminin aşkar edilməsi göstərmişdir ki, analogi qlikoliz reaksiyaları hər hansı bir canlı orqanizmin şəkərdən həyat üçün enerji aldığı prosesin əsasında durur.

Mayaların biologiya elminin inkişafında rolu böyükdür. Mayalar bir çox proses və hadisələrin öyrənilməsi üçün gözəl bir modeldir. Maya obyektləri əsasında radiobiologiya üzrə ilk tədqiqatlar (Q.A.Nadson və Q.S.Fillipov) aparılmışdır, ümumbioloji əhəmiyyət daşıyan sitoloji və genetik kəşflər (sitoplazmatik varislik, mitoxondrilərin genetik müstəqilliyi və s.) həyata keçirilmişdir.

Mayaların sənayedə istifadə edilməsi hər şeydən qabaq onların şəkəri spirtə və karbon qazına çevirməsi qabiliyyətinə, eləcə də onların taxılların və süd məhsullarına təsir edə bilməsinə əsaslanır. Pivə, şərab, spirt (alma şərabı) istehsalında; distillə yolu ilə spirtli içkilərin (araq, viski, brendi, konyak, likörlər və s.) istehsalında; çörəkbişirmə sənayesində mayalar əsas rol oynayır. Son illər köhnə texnoloji proseslərə yeniləri: kağız-sellüloz sənayesinin tullantılarının istehsalı və ya melasslar; yem və ya qida məhsullarına əlavə kimi işlədilən maya biokütlələrinin və ya maya ekstraktlarının hazırlanması; (B qrupundan olan vitaminləri çox olduğu üçün) müalicə məqsədi ilə əcazılıq məhsullarında mayaların işlədilməsi; mayalardan və ya onların vasitəsi ilə, məsələn, erqosterin (D vitamini), lipidlər, nuklein turşuları, fermentlər və kofermentlər, üzvi turşular kimi bir sıra müxtəlif qiymətli biokimikatlardan alınması əlavə edilmişdir.

Mayaların sənaye istehsalının və işlədilməsinin miqyası haqqında təsəvvür əldə etmək üçün bunu göstərmək olar ki, hər

il dünyada milyonlarla ton çörək mayaları hazırlanır, yalnız keçmiş SSRİ-də quru yem mayaları on milyonlarla ton hasil olunurdu. Bu məhsullara tələbat daim artır. Gələcəkdə mayaların istehsalı tullantısız texnologiyayı təmin edən yeni-yeni xammal mənbələrindən istifadə edilməsi hesabına genişləndiriləcəkdir.

Beləliklə, mayalar tarixən insana xidmət etmişdir və bu gün də etməkdədir. Gələcəkdə onlardan daha çox istifadə ediləcəkdir.

Bərk qidalı mühitdə maya göbələkləri müxtəlif rəngli koloniyalar əmələ gətirir, maye məhsullarla qidalanma mühitində isə onlar pərdəvarı yığınlar və çöküntü əmələ gətirir. İlk baxışda maya koloniyaları bakterial koloniyalardan az fərqlənir: onlar aktinomisetlər və göbələklərdə olduğu kimi hava mitselisi əmələ gətirmirlər. Maya göbələkləri ağ, tünd-göy rəngli, qəhvəyi (sporyaranma zamanı) və ya sarı-narıncı-qırmızı rəng tonlarına bürünmüş parlaq rəngdə olurlar.

Maya göbələkləri bir hüceyrə ilə təmsil olunur. Ayrı-ayrı hüceyrələrin diametri 1-10 mkm, daha çox isə 3 – 7 mkm ölçüsündə olur. Maya hüceyrəsi göbələklərə xas olan bütün əsas strukturlara malikdir, nüvəsi adətən bir ədəd olur. Hüceyrənin divarı möhkəm, köhnə hüceyrələrdə hətta qalın və çoxqatlıdır, xaricdən çox vaxt selikli kapsul maddə ilə örtülür. Hüceyrə divarının ultrastruktur quruluşuna görə ask sporlu mayalar (elektron mikroskopu ilə onların arasında parlaq və tünd təbəqələrin bir-birini izləməsi müşahidə olunur) və bazidiomiset maya göbələkləri bir-birindən fərqlənilirlər.

Maya hüceyrələri formaca rəngarəngdir: onlar girdə və oval, oxşəkilli çıxıntısı olan və silindrik, limonşəkilli və armudşəkilli və çoxbucalıqlı olurlar. Maya göbələklərinin vegetativ çoxalması tumurcuqlanma yolu ilə baş verir. Belə çoxalma hüceyrənin səthində kiçik çıxıntının meydana gəlməsi ilə başlanır, çıxıntı ölçüsünə görə böyüyür və sanki ana hüceyrələrdən öz düyününü açır, orada çapıq və ya tumurcuq

yarıqı əmələ gətirir. Bəzi mayalarda tumurcuqlar bir-birinin ardınca, hər dəfə başqa bir yerdə yaranır və köhnə hüceyrələr yarıqlara bürünür və sonda məhv olur. Digər mayalarda tumurcuqlar eyni vaxtda meydana gəlir (buna çoxsaylı tumurcuqlanma deyilir) və ya hər dəfə eyni yerdə, bir qayda olaraq, qütblər üzrə yaranır. Sonuncu halda tumurcuqlanma lumuşəkilli (apikulyat) hüceyrələrin yaranmasına səbəb olur. Bəzən tumurcuq o qədər böyük olur ki, onun ana hüceyrədən ayrılması zamanı arakəsmə – septa yaranır. Bu üsul tumurcuqlanma yolu ilə çoxalma adlanır.

Maya göbələklərində (*Schizosacharomyces*) bölünmə ilə çoxalmaya çox nadir halda rast gəlinir. Çoxalma əsasən tumurcuqlanma üsulu ilə gedir. Tumurcuqlanmadan sonra hüceyrələr bir-birindən ayrılmadıqda mitselini xatırladan, əsil mitselidən fərqlənən yalançı mitseli və ya psevdomitseli əmələ gəlir.

Maya göbələkləri həyat tsiklinə görə haploid və diploid fazada yaşayırlar. Maya göbələklərinin 50%-dən çoxu kisəli göbələklərə aiddir. Askomisetlərə aid maya göbələklərində plazmoqamiyadan və karioqamiyadan sonra kopulyasiya prosesi gedir. Ziqot kisəyə çevrilir və burada diploid nüvə meyozdakı birinci bölünmədən sonra reduksiyaya uğrayır. Meydana gələn ask sporları həmişə haploid olur.

Haploid və diploid maya göbələkləri yaşama müddətindən asılı olaraq, bir-birindən fərqlənir. Diplofazada uzun müddət ərzində vegetativ üsulla çoxalan diploid maya göbələklərinə Lüdviq saxaromikodları (*Sacharomycodes ludwigii*), apikulyat hanseniaspor (*Hanseniaspora apikulata*) və xəmir mayalarını (*Sacharomyces cerevisiae*) misal göstərilə bilər. Onların cinsiyyət tsiklindəki fərqlər haploid sporların yaranmasından sonra diplofazanın müxtəlif bərpa üsullarında özünü göstərir. Cinsiyyət prosesi nəticəsində yaranan ask sporları formalarına görə bir-birindən fərqlənir və kisələrdə 1-dən 30-dək spor olur. Elektron mikroskopunda sporların səthində ziyil-şış müşahidə edilir. Mayaların pektin, nişasta, qoxulu maddələr tipindən olan

mürəkkəb təbii və süni birləşmələri dağıtmasının təbiətdəki üzvi birləşmə çevrilmələri ilə əlaqəsi vardır. Bu proseslər həm də axar suların sənaye tullantılarından təmizlənməsi problemini ilə bağlı böyük əhəmiyyət kəsb edir.

Bir sıra hallarda mayaların ən qiymətli xüsusiyyəti, bir tərəfdən onların vitamin tələb etməsi, digər tərəfdən isə onlardan bəzisinin fəvqəlsintez bacarığına malik olmasıdır. Mayalar özlərinin vitaminə olan tələbatına görə olduqca fərqlənir. Mayalar üçün artım faktoru B qrupundan olan vitaminlərdir. Bir və ya iki vitaminə mütləq tələbatı ilə səciyyələnən şamlar həmin vitaminlərin substratda mövcud olmasının indikatoru kimi və onların kəmiyyətinin müəyyənləşdirilməsi üçün istifadə edilə bilər. Rusiyada Y.N.Odinsova tərəfindən B qrupundan altı vitamin – biotin, tiamin, inozit, piridoksin, pantoten və nikotin turşuları üçün obyekt mayaların tətbiqi metodları işlənib hazırlanmışdır.

Fəvqəlsintetik mayalar bəzi vitaminlərin sənayedə hazırlanmasında istifadə olunur. Həmçinin xüsusi maya irqlərinin köməyi ilə bir sıra qida məhsullarının vitaminlərlə və mikroelementlərlə zənginləşdirilməsi işi də həyata keçirilir.

Spesifik təbii ocaqlarda yaşayan mayalar öz inkişafı üçün qeyri-adi tələbatı ilə fərqlənir. Buraya, məsələn, istiqanlı heyvanların bağırsağında yaşayan mayalar aid edilir. Onlardan bəziləri vitaminlərə və amin turşularına böyük tələbat hiss edir. Bu cür mayaları yetişdirmək üçün hər şeydən əvvəl onların təbii yerlərdə yaşayış şəraitini öyrənmək lazım gəlir. Məsələn, ev dovşanının bağırsağında həmişə *Cyniclomyces guttulatus* mayası olmuş, ancaq bərk mühitdə onlar 100 ildən artıq bir müddətdə qalmışdır. Məlum olmuşdur ki, onların normal inkişafı yalnız turşulu mühitdə 2,0 – 5,6 pH şəraitində tərkibində 2% oksigen və 10 – 15% karbon olan xüsusi qaz atmosferində, 30 – 40°C hərarət diapazonunda baş verə bilər. Aşağı temperaturlu yerlərdə yaşayan və ya ilin soyuq fəsillərində inkişaf edən mayalar isə, əksinə, 23°C-dən yüksək olmayan temperaturda

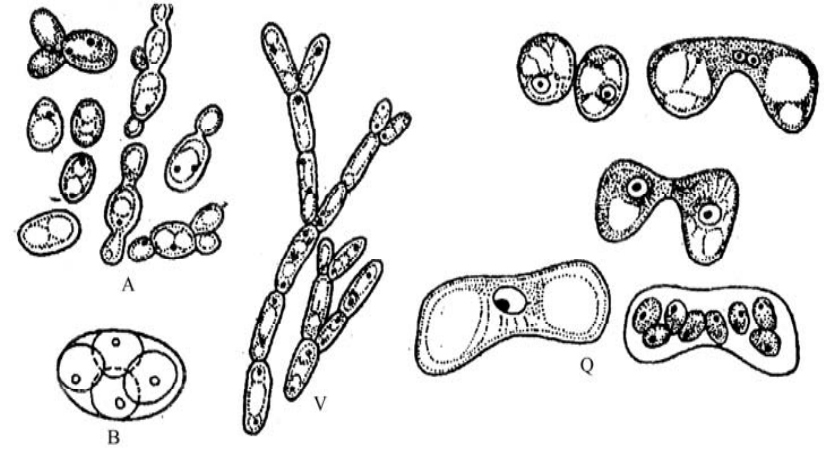
yaşaya bilirlər.

Şizosaxaromisetlər güclü şəkildə spirt qıcırması yaradırlar. “Pombe” Afrika pivəsinin və bir sıra tropik ölkələrdə xüsusi pivə və tünd spirtli içki növlərinin (romun, arağın) hazırlanmasında işlədilir. Bu mayaların isti iqlimli ölkələrdə yayılması onunla izah edilir ki, həmin göbələklər yalnız yüksək hərarət şəraitində (30 – 42°C) yaxşı yetişir.

Saxaromisetlər (*Sacharomyces*) cinsinin həm təbii növləri, həm də qıcqırtma sənayesinin tarixi ilə sıx bağlı olan becərilən (istehsal edilən) növləri özündə birləşdirir. Bu cinsə daxil olan bütün mayalar üçün ən ümumi əlamət onların başqa mayalara nisbətən daha çox spirt (10%-dən 19%-dək) alınmasına imkan verən fəal şəkərqıcqırtma qabiliyyətidir. Buraya pivə, şərab və çörək mayaları daxildir.

Morfoloji baxımdan bu cinsin bütün növləri kifayət qədər bir-birinə oxşayır: onların hamısı tumurcuqlama yolu ilə vegetativ çoxalan sferik və oval hüceyrələrə malik olur, ya birbaşa haploid hüceyrələrin kopulyasiyasından sonra, ya da kopulyasiya olmadan diploid hüceyrələrdən yaranan kisələrdə oval və kürəşəkilli ask sporları meydana gətirir. Bir qayda olaraq, kisələrdəki sporların sayı 4-dən çox olmur. Ədəbiyyatda 200-dən artıq saxaromiset növü təsvir edilmişdir, ancaq hazırda onlardan cəmi 20 fərqləndirilir. İnsan üçün *S.cerevisiae* daha böyük əhəmiyyət daşıyır. İstehsalat mayaları yüksək şərab, çörək, spirt və pivə dərəcələrə bölünür. Maya göbələyi vasitəsilə şərabı üzüm və giləmeyvə şirələrindən alırlar. Şərablar turş, şirin və tündləşdirilmiş olur (şəkil 31).

Turş şərabda şəkər tam qıcqırdılır, şirin şərabda axıradək qıcqırdılmır, tündləşdirilmiş şərabə isə spirt əlavə edilir. Şampan şərablarının istehsalında qıcqırtma germetik bağlanmış şüşələrdə yekunlaşır ki, burada da karbon qazı toplanır. Keyfiyyətli şərabların alınması texnologiyası ilkin xammaldan və tətbiq edilən maya göbələklərinin növündən asılı olur.



Şəkil 31. Maya göbələkləri: A – tumurcuqlanan hüceyrələr; B – *Saccharomyces cerevisiae* kisəsi; V – psevdomitseli; Q – *S. octosporada* cinsi proses.

Maya biokütləsi insan orqanizmi tərəfindən də yaxşı həzm olunur. Buna görə də mayalardan həm də məxsusi olaraq müalicə məqsədi ilə istifadə olunur. Onları maye halında və həb şəklində qəbul edirlər. 500 q quru maya 1 kq təzə ətdə, 33 toyuq yumurtasında və ya 4,2 litr inək südündə olan zülalı əvəz edir. Vitamin preparatları kimi, bir sutka ərzində 25 q quru mayadakı və ya 100 q preslənmiş mayadakı doza kifayət edir. İstifadə etməzdən qabaq onları qızdırmaqla tələf etmək (suda çalmaq və üzərinə qaynar su əlavə etmək) və müxtəlif xörəklərə onları əlavə etmək lazımdır.

Çörək mayalarından (*S.cerevisiae*) çörəkbişirmə və qənnadı sənayesində istifadə edilir. Bu məqsədlə XIX əsrin sonlarından çörəkbişirmədə tətbiq olunan xüsusi preslənmiş mayalar hazırlanır. Mayalar yüksək aerasiya şəraitində çoxaldılır. Mayaların təsiri altında xalis spirtqıcqırtma buğda xəmirində baş verir. Bu zaman qıcqırtma prosesində yaranan

karbon qazı xəmirin köpməsinə səbəb olur. Çovdar xəmirində qarışıq qıcqırma gedir: əvvəlcə qıcqırma nəticəsində südturşusu əmələ gəlir, sonra isə spirt qıcqırması baş verir. Birinci mərhələdə süd turşusunun əmələ gəlməsi səbəbindən çovdar çörəyi turş dadır.

Saxaromisetlərin əsasən tərkibində şəkər olan substratlarda yayılmış təbii nüvləri də vardır: onlar meyvələrin və giləmeyvələrin üzərində, çiçəklərin nektarında, ağacların şirəsi yerlərində yaşayır. Bəzi növləri həşaratlarla assosiasiya yaradır və onların yaşadıkları yerlərdə təsadüf edir. Osmofil adlanan mayalar arı pətəklərində yaşayır, qlükozadan daha çox fruktozadan (bal şəkərindən) istifadə edir. Bu cür haplobiont saxaromisetləri ayrıca bir ziqosaxaromisetlər cinsinə aid edirlər. Osmofil mayalar tez-tez balın, mürəbbələrin, cəmlərin xarab olmasına, eləcə də şərabın turşumasına səbəb olur.

“Süd” mayaları adlanan fəal spirtqıcqırdıcılar saxaromisetlər cinsinə yaxındır. Ayrı-ayrı tədqiqatçılar onları ya klüyveromisetlər (*Kluyveromyces*), ya da ziqofabosporlar (*Zyqofabospora*) cinsinə aid edirlər. Bu mayalar süd şəkərini – laktozanı qıcqırdır və mühüm yeyinti və təbii əhəmiyyət daşıyır, çünki onlar süd turşusu məhsullarının alınmasında iştirak edir və ya süd zərdabından yem zülalının alınmasında işlədilir. Onların ən geniş yayılmış növü *Kluyveromyces marxianus* sayılır. Bu növ kisələrdə birbaşa kopulyasiya edən hüceyrələrdən və ya diploid vegetativ hüceyrələrdən inkişaf edən paxlaşəkili sporlar əmələ gətirir.

Bir-birinə yaxın olan pixiya (*Pichia*) və hansenula (*Hansenula*) maya cinsləri əsasən nitratlara münasibətinə görə, yəni assimilyasiya prosesində nitratları bərpa etmək qabiliyyətinə görə bir-birindən fərqlənir. Birinci cins mənfi nitratlı, ikinci isə müsbət nitratlı mayalara aid edilir. Bu və ya digər qruplar arasında dəqiq hədd qoymaq heç də həmişə asan olmur. Həmin cinslər arasında həm haploid, həm də diploid növlər, homotalliklər və heterotalliklər vardır. Onların hər ikisinin

sporları çox vaxt qütbə doğru yerdəyişməsi nəticəsində papaqşəkili görkəm alır. Əksər növlərdə sporlar yetişəndən sonra kisələrdən asanlıqla ayrılır. Pseudomitseli əmələ gətirən haploid şamlar asparogen pixiya və hansenula analoqlarının daxil olduğu kandida (*Candida*) cinsinin nümayəndələri kimi də qəbul oluna bilər. Təsvir edilən cinslərin fizioloji növləri zəif qıcqırtma mayaları qrupuna daxildir, bəziləri isə (xüsusən pixiya cinsindən olanlar), ümumiyyətlə, qıcqırtma törətmir. Maye qida məhsullarının və ya şərabın səthində bu mayalar nazik pərdə əmələ gətirir və buna görə də şərabçılıqda onları obliqat pərdə mayaları qrupuna daxil edirlər, məsələn, *Pichia membranaefaciens*.

Xüsusən yaxşı aerasiya şəraitində olan az spirtli şərablar pərdə mayalarına yoluxur. Mayalar spirtin və şərabın qalıq şəkərini turşudur, nəticədə üzvi turşular, aldehidlər və efirlər toplanır. Beləliklə, pixiya və hansenula cinslərindən olan pərdə mayaları zərərli qıcqırtma mikroflorasının nümayəndələridir. Onlardan qorunma və onlarla mübarizə tədbirləri istehsalat cəlb edilən xammalın qıcqırdılmasına xüsusi hazırlıq rejiminin tətbiq olunmasını nəzərdə tutur. Burada güclü (fəal qıcqırdıcı) becərmə mayalarının xalis irqlərinin qıcqırtma prosesi üçün seçilməsi həlledici əhəmiyyət daşıyır.

Bəzi pixiyalar və hansenulalar müstəqil yaşayan, digərləri həşaratlarla, xüsusən iynəyarpaqlı ağacların qabığını yeyən böcəklərlə ağcaqanadlarla drozofil ilə assosiasiya yaradan mayalardır. Pixiya mayalarına həşaratların yaşayıb artdığı yerlərdə – Avstraliyanın, Amerikanın, Afrikanın səhra rayonlarındakı opunsiya və sereus cinsindən olan kaktusların zədələnmiş nekrotik toxuma ocaqlarında iynəyarpaqlı və yarpaqlı ağacların ekssudatlarında və buna bənzər yerlərdə geniş rast gəlinir. Mayalar həşaratlara tam həyat tsiklini yaşamaq üçün zəruridir.

Tannofil *paxisolen* (*Pachysolen tannophilus*) bir sıra əlamətlərinə görə pixiya-hansenula mayalarına bənzəyir. O, oturacağında darhəlqəli yarımşferiksporlar yaradır və bu sporlar

yetişəndən sonra asklardan sürətlə ayrılır. Həmin cinsin ən səciyyəvi əlaməti vegetativ hüceyrələrdən onların bir tərəfinin dartılıb uzanması və hüceyrə divarının nəzərəcarpacaq dərəcədə qalınlaşması yolu ilə meydana gələn qeyri-adi askların olmasıdır. Bu növ aşıləyıcı mayədə tapılmışdır. O, ksilozdan etil spirti alınması kimi nadir bir qabiliyyətə malikdir və stebelk pixiya (*Pichia stipitis*) növü ilə birlikdə liqnosellüloz materiallardan spirt alınması üçün işlədilir.

Saturnşəkilli sporlar yaradan mayalar mikoloq Villin şərəfinə adlandırılmış villiopsis (*Williopsis*) cinsinə aid edilir. Saturnşəkilli (*W. saturnus*), qoxulu (*W. Suaveolens*) və çəmənlə (*W. pratensis*) villiopsis növləri çox vaxt torpaqda, xüsusən çəmənləkdə və bataqlıqda rast gəlir.

Görkəmli botanik A.de Barinin adı ilə adlandırılan debariomisetlər (*Debarymices*) cinsi səciyyəvi cinsiyyət prosesinə malik mayaları əhatə edir: onlarda kisənin yaranması ərəfəsində ana hüceyrənin tumurcuq hüceyrəsi ilə kopulyasiyası baş verir. Beləliklə, bu mayalar təbiətdə haploiddir. Adətən hər kisədə bir spor olur və bu sporlar ziyilşəkilli və ya düzgün şişli səthə malik olur. Debariomiset mayaların hüceyrələri çox vaxt girdə, bəzən isə yumurtəşəkilli və oval olur. Sferik hüceyrəli növlər çoxsaylı tumurcuqlama yolu ilə vegetativ çoxalırlar. Debariomisetlər arasında şəkəri zəif qıcqırdan mayalar vardır və yalnız iki-üç növdən olan mayalar müxtəlif karbohidratları fəal qıcqırır.

Debariomisetlər başqa mayalardan bununla fərqlənir ki, onların çoxu züləlli mühitdə və yüksək duz konsentrasiyası şəraitində yaxşı inkişaf edir. Hansen debariomiseti (*D.hansenii*) daha çox dəniz suyunda tapılır. Debariomisetlərə daim hisə verilmiş kolbasa, pendir, sosiska məhsullarının səthində rast gəlmək olur. Bu turşuya qoyulmuş kələm və xiyar şorabasının səthində əmələ gələn ağ quru ərp və ya ağ nazik pərdədir. Debariomisetlər tez-tez insanın və heyvanın dərisinin mikoz xəstəliyi zamanı tapılır, ancaq onların patogenliyi sübut

edilməmişdir.

Kantarelli debariomiseti (*D.cantarellii*) və qarışqa debariomiseti (*D.formicarius*) adlı iki növ formikaruf (*Formicaria* L.) qrupundan kürən rəngli meşə qarışqaları ilə əlaqədardır. Onlar həmin qarışqaların yuvalarında hər 1 q substratda, hətta 10 mln. hüceyrədən də artıq inkişaf edir.

İnkişaf tsiklinə görə şvanniomisetlər (T.Şvannın adına əsasən *Schwanniomyces*) debariomisetlərə oxşayır. Onların sporları, debariomisetlərdə olduğu kimi, ziyilşəkilli səthə malik olur, ancaq ekvatorundan, hətta optik mikroskopda belə yaxşı müşahidə edilən şişmiş həlqə keçir, buna görə də onların sporları qoza oxşayır. Bu cinsdən olan mayalar adətən torpaqda, əsas etibarilə çəmənləkdə və qaratorpaqda tapılır. Qərb şvanniomisetinin (*Schwanniomyces occidentalis*) ştamlları arasında amilolitik fermentlərin sənaye istehsalına tövsiyə edilmiş fəal produsentləri tapılmışdır.

Tumurcuqlanan ask sporlu mayalar arasında yağ mayaları – lipomisetlər (*Lipomyces*) xüsusi yer tutur. Şvanniomisetlər kimi lipomisetlər də yalnız torpaqda yayılmışdır. Bu mayaları mayalı torpaq florasının tipik nümayəndələri hesab etmək olar. Həmin mayaları hüceyrələri iri (9 – 10 mkm diametrə qədər), çox vaxt sferik, bəzən bir qədər oval olur. Lipomisetlər çoxtərəfli tumurcuqlama yolu ilə artır, həm də bəzən tumurcuqlar geniş oturaq hissədə yerləşir. Onların hüceyrələrində çoxlu yağ olur (cinsin adı da buradan götürülmüşdür) və selikli polisaxarid kapsulla əhatə olunur. Sporların yaranması tipinə görə bütün lipomisetlər iki qrupa bölünür: dördsporlu və çoxsporlu. Bunlardan hər ikisinin sporarı öz səthinin strukturuna görə bir-birindən fərqlənir: dördsporlularda tilli səth, çoxsporlularda isə qatlı və ya hamar səth olur.

Lipomisetlərin kisələri “fəal tumurcuq” adlanan tumurcuqların iştirakı ilə xüsusi bir üsulla yaranır. İki tumurcuq bir ana tumurcuqla kopulyasiya etdikdə ziqotdan törəyən kisə sanki ikiayaqlı oturaqğa malik olur və *Dipodascus* göbələklərinin

kisəsinə oxşayır. Kisədəki sporların sayı çoxsporlu lipomiset növlərində sabit deyildir və bəzən 30-dan artıq ola bilər. Bir ana hüceyrədə 1-dən 7-dək kisə yaranır.

Lipomisetlərin heç bir növü qıcqırtmada iştirak etmir və onların hamısı oliqonitrofillərə, yəni cüzi azot kəmiyyəti şəraitində normal inkişaf edən mikroorqanizmlər (daha çox torpaq) qrupuna aid edilir. Karbon mənbəyi olmaq etibarilə onlar bir çox şəkərli, o cümlədən pentozları, eləcə də çoxatomlu spirtləri turşutmaq qabiliyyətinə malikdir.

Lipomisetlərin xarici mühitə buraxdığı polisaxaridlər torpağın strukturuna təsir göstərir, həmçinin bu karbon materialı ilə qidalanıb onu azota çevirən bakteriyaları özünə cəlb edir. Lipomisetlər lipid və amilolitik fermentlərin prodüsentləri kimi prespektivlidir.

Vaxtilə keçmiş Sovet İttifaqı ərazisində lipomisetlər tayqanın şimalındakı kəltorpaq zonalardan başlayaraq quru çöl zonalarının şabalıdı torpaqlarına qədər olan yerlərdə tapılmışdı. Onlara həm də Krımın, Qafqazın və Tyan-Şanın bəzi yerlərində rast gəlmək olur.

Bəzi lipomiset növlərinin coğrafi yayılma arealı məhduddur. Məsələn: Kononenko lipomiseti (*Lipomyces kononenkoae*) yalnız rütubətli subtropik və tropik rayonlarda, yağ lipomiseti (*L.lipofer*) mülayim iqlimli ölkələrdə (daha çox çəmənlik və bataqlıqlarda) dördsporlu lipomiset (*L.tetrasporus*) isə əsasən qara torpaqda və şabalıdı torpaqlı çöllərdə, isti iqlimli dağətəyi vilayətlərdə rast gəlinir.

Tumuruqlama yolu ilə çoxalan ask sporlu mayalar 4 cinsə ayrılır: nadsoniya (*Nadsonia*), saxaromikodlar (*Saccharomyces*), hanseniaspor (*Hanseniaspora*) və vikerhamiya (*Wickerhamia*). Bu mayalar limonşəkilli hüceyrələrə malikdir: hanseniasporda kiçik ölçülü, bütün qalanlarında isə çox böyük (məsələn, saxaromikodlarda 34 mkm uzunluğa qədər) ölçülü olur. Həmin cinsi təmsil edən mayalar sporların formasına, kisələrin diploid yaranmasına, təbii yaşayış yerlərinə görə bir-

birindən fərqlənir. Lüdviq saxaromikodlarının (*Saccharomyces ludwigii*) sporları darpipikli və nadir ziyilli girdə şəklindədir. Adətən kisədə 4 spor olur, onlar bir-birinə sıx, cüt-cüt şəklində yerləşir. Cücərmə zamanı həmin sporlar hələ kisədə olarkən cütlər şəklində konyugrasiya gedir və diploid hüceyrələr yaradır. Bu mayalar daha çox palıdın selikli hissələrində, həmçinin meyvələrin üzərində və qıcqırmış giləmeyvə şirələrində rast gəlinir. Şərabçılıqda bu növü qıcqırtmanın alaqqotu hesab edirlər.

Lüdviq saxaromikodları “çay kvası”nda tapılır ki, onlar burada sirkə turşulu bakteriyalarla simbiotik yaşayırlar.

Bu turşmazə içki İndoneziyada geniş yayılmışdır. Onun hazırlanması üçün 10% şəkər əlavə edilmiş çay cövhərindən istifadə edirlər. Mayenin səthində “çay göbələyi” möhkəm selikli pərdə əmələ gətirir. Mayalar şəkəri qıcqırdaraq müəyyən qədər spirtin və karbon qazının yaranmasına səbəb olur.

Şərabçılıq sənayesində xüsusi ədəbiyyatda apikulyatuslar adı ilə tanınan hanseniaspor mayaları ciddi ziyanverici hesab edilir. Onlar üzümün dənələrində, meyvələrin lətində geniş yayılmışdır. Hanseniaspor mayaları fəal qıcqırtma törədir, bu isə şərab mayalarının inkişafını gecikdirir. Apikulyatualarla mübarizənin əsas metodu meyvə-giləmeyvə şirələrinin sulfidləşdirilməsidir. Hanseniasporların klöker (*Kloeckera*) cinsinin növləri kimi təsvir edilən asparogen analogları məlumdur. Onlar daha çox şimal ölkələrdə şərabçılıqda istifadə edilir.

Nadson mayaları (*Nadsonia*) ilk dəfə Q.A.Nadson tərəfindən 1911-ci ildə (A.Q.Konokotina ilə birlikdə) aşkar edilmiş və təsvir olunmuşdur. Növlərdən biri sarı sarı nadsonia (*N.fulvescens*) adlandırılmışdır, çünki yantar rəngli və optik mikroskop altında tikanlı səthi yaxşı müşahidə edilən çoxsaylı sporların meydana gəlməsi səbəbindən onun becərilmə məhsulu, zaman keçdikcə tünd-qəhvəyi rəngə çatanadək sarılır. Bu haploid mayadır. Diploidə qədər çox səciyyəvi vəziyyət yaranır. Triadanın hüceyrələrindən biri kisəyə çevrilir. Bu ma-

yalar zəif qıcqırdıcıdır. Təbiətdə onlara həmişə mülayim iqlim zonalarda yetişən ağacların yaz ekssudatlarında təsadüf olunur. Bu həmin mayaların aşağı temperatur optimumu ilə izah edilir: onlar 25° C-dən yuxarı temperaturda yaşaya bilmirlər.

Dəyişdirilmiş nadsonia (*N.commutata*) təbiətdə gec – birinci növün kəşfindən, demək olar ki, 60 il sonra tapılmışdır. Bu növə bir dəfə cənub yarımkürəsində, ikinci dəfə isə şimal yarımkürəsində çəmənli dağ torpağında rast gəlinmişdir. Bu növ qıcqırma vermir və sporəmələgəlmə zamanı triada strukturu yaratmır. Sporlarının səthi dəlik-dəlik qat quruluşuna malikdir.

Bu qrupdan olan sonuncu cins vikerhamiya (*Wickerhamia*) flüoressent vikerhamiya adlanan yalnız bir növə malikdir ki, bu növün də adı ondan alınan flüoressent pigmentə – riboflavinə əsasında verilmişdir. Göstərilən mayalar çox vaxt hər kisədə bir ədəd olmaqla, səciyyəvi günlüklü kepkaçəkilli sporlar yaradır. Onlar hələlik yalnız Yaponiyada yabanı zülal peyində tapılmışdır.

Tumurcuqlayan hüceyrələrdən əlavə əsil septlənmiş mitseli də yaradan ask sporlu mayaların böyük bir qrupu da vardır. Bu mayaların septlərində məsamələr müxtəlif quruluşa malik olur. Ambrozi mayalarda (*Ambrosiozyma*), hətta işıq mikroskopu altında qara nöqtə şəklində yaxşı müşahidə edilir. Bu askomiset mayalar içərisində bazidiomisetlərin sept məsamələrinə bənzər doliməsamələri olan yeganə cinsdir. Hiflərində blastosporlar və 1-4 papaqşəkilli ask sporları olan asklar yetişir. Bütün məlum ambrozi mayaları meşə ağaclarının gövdəsinin ziyanvericisi olan böcək yuvalarında yaşayır. Böcək yuvalarının divarlarını bürüyən bu mayalar çox güclü xoş qoxu buraxır və bu göbək mitselisi ilə qidalanan həşərat sürfələrini cəlb edir.

Ağacları zədələyən həşəratlarla sıx əlaqə digər mitselial mayalarda da müşahidə edilir. Saxaromikopsis (*Saccharomycopsis*) cinsindən olan bəzi növlər, məsələn, kapsullu saxar-

omikopsis (*S.capsularis*) və sinand ağacının saxaromikopsisi (*S.synnaedra*) qabıqyeyən böcəklərlə assosiasiyada olur. Onlar müxtəlif formalı (girdə, ellipsoid papaqşəkilli və ya saturnşəkilli), yetişdikcə asanlıqla ayrılabilən sporlara malik kisələr yaradır. Bu cinsdən olan toqqaı saxaromikopsis (*S.fibuligera*) növündən biotexnologiya sənayesində nişastanı parçalayan fəal fermentlər produsenti kimi istifadə olunur. Saxaromikopsisin mitseli septləri də plazmodesmalara malik olur.

Palıdın selik novlarında zəif qıcqırdıcı aysporlu gillermöndel adlı mayalara rast gəlinir. Bu növün askları həm müstəqil hüceyrələrdən, həm də mitselidən yaranır. Onlardan hər birində 4 oraşəkilli spor olur. Septləri, yuxarıda göstərilmiş saxaromikopsis cinsinin növlərində olduğu kimi plazmodesmalara malikdir.

Palıdın şirə novunda, həmçinin *Arthroascus* şön (*Arthroascus schoenii*) yaşayır. Onun mitselisi apikulyat hüceyrələrə bölünür və bu hüceyrələr, başqa apikulyat mayalarda olduğu kimi geniş tumurcuqlar yaradır. Mitseli hüceyrələri kisələrə çevrilir, onlarda 8-ə qədər hamar səthli və ya cavan arthroaskusunda (*A.javanensis*) 1-2, bəzən 4-ə qədər dəbilqəşəkilli sporlar yaranır. Elektron mikroskopda sonuncu növün sporlarında ziyilli səth müşahidə olunur.

Mitselili mayalar qrupunun növlərindən biri – lipolitik yaroviya (*Yarrowia lipolytica*) yağları və zülalları parçalayan fermentlərin produsenti kimi geniş tanınmışdır. Bu anamorf (bitməmiş stadiyası) *Candida* cinsində təsvir edilən heterotallik mayalardır. Askaların yaranmasından qabaq müxtəlif cinsli hüceyrələrin qovuşması baş verir. Mitselinin kənar hiflərin qurtaracağında sferik və ya ovalşəkilli kisələr formalaşır. Onlarda 1-dən 4-ə qədər müxtəlif formalı – hamar və ya kələ-kötür səthə malik sferik, dar papaqşəkilli (protuberans) uzun və qısa şişə malik sporlar vardır. Bu mayalar zeytundan və yüksək yağ faizi olan qida məhsullarından alınır. Bundan başqa, onlar açıq zəncirli karbohidrogenlərdə – neftdən alınan normal asl-

kanlarda yaxşı yetişir, buna görə də onlardan neftayırma zamanı xammaldan müxtəlif məhsullar əldə etmək üçün istifadə olunur.

*Spermoftorlular fəsiləsi – **Spermophthoraceae***

Spermoftorlular fəsiləsi əsil mitseli əmələ gətirən cinsləri (Nemato- spora, Eremothecium, Spermophthora) və tumurcuqlanan hüceyrə cinslərini (Metschnikowia) özündə birləşdirir. Bu fəsilə üçün kisələrdə yaranan 1-dən 32-yə qədər uzunsov, milşəkilli, çox vaxt iti uclu ask sporlarının olması səciyyəvidir. Bu qrupdan olan göbələklər əsas etibarilə bitki parazitləri, stiqmatomikoz törədiciləridir. İnfeksiya həşəratlar tərəfindən yayılır və göbələklər onların bitkidə açdığı dəlikdən daxil olur.

Bu qrupdan olan növlərin əksəriyyəti isti iqlimli rayonlarda, daha çox subtropik ərazilərdə yaşayır. Onlardan bəziləri mədəni bitkilərdə xəstəliklərin törədicisi kimi praktik əhəmiyyət daşıyır (məsələn, meşələrdəki fındıq ağacının çürüməsinə səbəb olur). V2 vitaminin (riboflavinin) fəvqəlsintetik Eşbi eremotesium həmin vitaminin sənayedə alınması üçün istifadə edilir.

Bu göbələk pambıq qozalarında parazitlik edir. Spermophthora gossipi haploid və diploid nəsilər verir. Bu göbələklərdə inkişaf tsiklində az məlum olan nəsil növbələşməsi gedir. Bu nəsil növbələşməsinə bütün ali göbələklərdə (askomisetlərdə və bazidiomisetlərdə) rast gəlinmir və bu yalnız xitridilər sırasından xitridiomisetlərdə (Physoderma) və blastikladilər sırasında (Blastocladiella və Allomyces) məlumdur.

Göbələyin haploid mitselisində arakəsmələr yoxdur və ya azsaylı arakəsmələr onu iri çoxnüvəli hüceyrələrə ayırır. Bu mitseli tumurcuqlanan hüceyrələr yarada bilir. Onun üzərində interkalyar tərzdə çoxsaylı (40-a qədər) milşəkilli sporlardan ibarət uzunsov sporangilər yaranır. Həmin sporlar yeni haploid mitselilərə çevrilə bilir, yəni cinsiyyətsiz artan sporlar kimi fəaliyyət göstərməyə başlayır, ancaq çox vaxt cüt-cüt birləşən ziqota əmələ gətirən qametlər kimi təzahür edir. Ziqotadan birnüvəli hüceyrələrdən ibarət şaxələnmiş diploid mitseli mey-

dana gəlir. Onun hiflərinin uclarının hər birində 8 haploid ask sporu yerləşən kürəşəkilli kisələr yaranır. Ask sporları inkişaf edərək yenidən hüceyrəsiz haploid mitselinin başlanğıcını əmələ gətirir.

Eşbi eremotesium (*Eromothecium ashbyi*) da, həmçinin pambıq qozalarının parazitini kimi çoxnüvəli hüceyrələrdən ibarət dixotomik şəkildə şaxələnən açıq-sarı rəngli mitseli əmələ gətirir. Bu mitselinin rəngi göbələkdə riboflavinin olması ilə şərtlənir; riboflavin o qədər çox olur ki, vakuollarda kristal şəklində ayrılıb tökülür. Mitselidə milşəkilli sporları olan uzunsov çoxsporlu sporangilər yaranır. Sporanginin qışası yetişəndən sonra partlayır, sporlar dağılır və əvvəlki növdən fərqli olaraq, bir-birilə birləşirlər. Meydana gələn cücərtildə 4-dən 32-ə qədər ask sporu olan kisələr yetişir.

Göbələk qida mühitində yaxşı inkişaf edir və mikrobioloji sənayedə riboflavinin alınması üçün istifadə edilir. Vitamin istehsalında eremotesiumu üzvi azot mənbələri, vitaminlər və karbohidratlar mühitində yaxşı aerasiya şəraitində 28-30° C temperaturda dərin becərmə yolu ilə yetişdirirlər. Belə şəraitdə göbələyin mitselisi mühitə yayılan böyük kəmiyyətdə riboflavini sintez edir. Onun sıxışı 1 litr mühitdə 1 – 2 q, bəzi hesablamalara görə isə, 6 q qədər təmiz maddə əmələ gəlir.

Heyvandarlıqda riboflavin konservantlarından və ya onların yemə əlavə edilməsindən istifadə olunur. Bunları almaq üçün produsenti taxılda və ya müxtəlif qida sənayesi tullantılarında yetişdirirlər. Üzərində göbələk yetişdirilən substrat öz keyfiyyətlərini saxlayır və tərkibi 1 kq xammalda 2 – 3 qrama çatan vitaminlə zənginləşdirilir.

Nematospor (*Nematospora*) cinsi üçün səkkiz sporlu kisələr və bir ucunda uzun törəməsi olan milşəkilli ikihüceyrəli ask sporları səciyyəvidir. Bu cinsdən olan növlərin mitselisi tumurcuqlana bilər.

Nematospor cinsinin növləri müxtəlif bitkilərə yoluxaraq, onların toxumunu və meyvələrinin lətli hissələrini çürüdür.

Fındıq nematosporu (*M.coryli*) meşə fındıqlarının çürüməsinə səbəb olur, son illər isə bir sıra Şimali Afrika və Asiya ölkələrində onun püstələrə böyük ziyan vurduğu aşkar edilmişdir. 1967 – 1970-ci illərdə Orta Asiya respublikalarında bu göbələyin püstə məhsulunun 30%-ni sıradan çıxardığı müəyyənləşdirilmişdir (N.V.Kutlunina). Göbələk toxuma yoluxur, bu zaman toxum tündləşir, sonra isə ask sporları və tumurcuqlanan göbələk hüceyrələri ilə örtülərək çürüyür. Meyvəyanlığı bu xəstəliyə yoluxmur və buna görə də fındıq zahirən sağlam görünür. Fındığı yalnız sındıranda xəstələndiyini müəyyənləşdirmək mümkün olur.

Becərmə zamanı bu növ yaxşı inkişaf etmiş mitseli və tumurcuqlayan hüceyrələr əmələ gətirir. Diploidizasiya mitseli hüceyrələrinin və ya ask sporlarının bir-birinə qovuşması nəticəsində baş verir, ziqot isə dərhal kisəyə çevrilir, yaxud əvvəlcə onda hiflər yetişir və onların üzərində kisələr yaranır. Nəsl növbələşməsi müşahidə olunmur.

Başqa bitkilərə yoluxan nematosporlar da məlumdur. Afrika, Asiya, Şimali və Mərkəzi Amerikanın bəzi rayonlarında pambıq bitkisiində pambıq nematosporu, lobyada və başqa bitkilərdə loby nematosporu (*N. phaseoli*), pomidorda isə tomat nematosporu (*N. lycopersici*) rast gəlinir.

Spermofitorlular fəsiləsinin ən çox öyrənilmiş cinsi Meçnikov mayaları və ya meçnikovi (*Metschnikowia*) sayılır. O, məskunlaşmasına əsasən iki qrupa – su və quru qruplarına görə bir neçə növə bölünür. Bu cinsdən olan mayaları ilk dəfə Paris nəbatət bağının hövzəsində olan dafnidə İ.İ.Meçnikov (1884) aşkara çıxarmışdır.

Dafnilər su ilə birlikdə sporlu maya kisələrini udur. Mədə şirəsinin təsiri altında kisələrin qışası ərileyir, iynəşəkilli sporlar isə bağırsaq divarlarını deşir və gövdə boşluğuna çıxır, burada cücərir və tumurcuqlama yolu ilə artır. Bu zaman ara-sıra heyvan ölür, mayalar spor vəziyyətinə keçir və yenidən ətraf mühitə düşür, orada isə yenidən yoluxur. 80 ildən artıq bir

müddətdə bu mayalar haqqında əlavə heç bir bilgi əldə edilməmişdir. Yalnız keçən əsrin 60-cı illərində okeanın mikrobioloji öyrənilməsi genişləndirildiyi bir vaxtda ayrı-ayrı onurğasız dəniz faunasının orqanizmində analogi mayalar tapılmış və bunlar rus mikrobioloqu A.Y. Krissin şərəfinə yeni Kriss meçnikovisi (M.krissi) və amerikalı su mikrobioloqu K.Zobellin şərəfinə Zobell meçnikovisi (M.zobellii) növü kimi təsvir edilmişdir.

Sonralar soyuq antarktika sularında Avstraliya meçnikovisi (M.australis) xırda dəniz xərçəngi üçün patogen olan Artemiya salina tapılmışdır. Bu mayaların iynəşəkilli sporları yetişmə prosesində sancaq şəkilli kisələrin zirvə hissəsindəki dəşikdən sürətlə atılır. Bu cür yayılma üsulu sayəsində sporlar heyvanların bədən boşluğuna asanlıqla daxil olur.

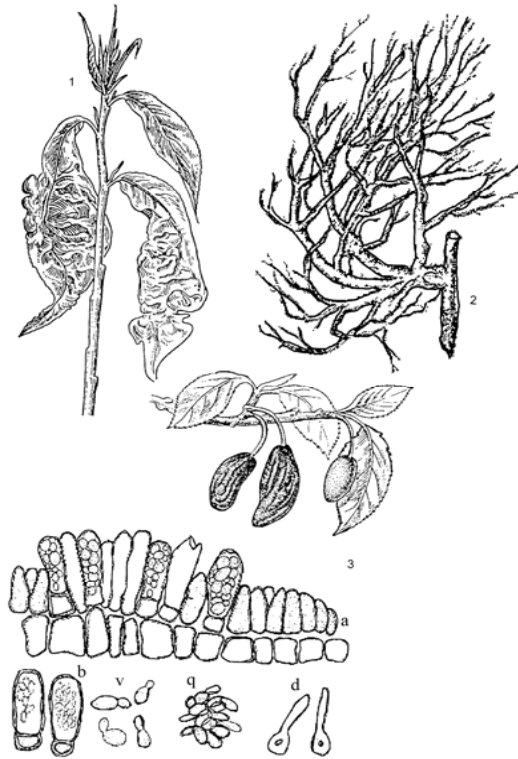
Bu cinsin quru nümayəndələri arasında 3 meçnikovi növü məlumdur: ən gözəl (M. pulcherrima), Reykauf (M. reukaufii) və Oraşşəkilli (M. lunata). Onlara çiçəklərin nektarında (daha çox Reykauf meçnikovisinə) və ya yarpaqların və meyvələrin səthində (ən gözəl meçnikoviyə) rast gəlinir. Ola bilsin ki, onları bir yerdən başqa bir yerə tozlandırıcı həşəratlar daşıyır. Bu mayaların təbiətdə həyat tsikli hələ tam şəkildə öyrənilməsə də suda məskunlaşan mayalarla analogiya əsasında guman etmək olar ki, bu tsiklin (ehtimal ki, sporların yaranması ilə bağlı) bir hissəsi daşıyıcı həşəratların orqanizmində baş verir. Ən gözəl meçnikovi başqa mayalardan buna görə asanlıqla fərqləndirilir ki, o, ətraf mühiti (dəmir olan mühiti) qırmızı-kərpici rəngə boyayan hüceyrədən kənar pulxerrimin pigmenti əmələ gətirir.

Spermoftorlular askomisetlərin ibtidai bir qrupunu təşkil edir. Bu qrup onların əcdadlarının primitiv əlamətlərini (hüceyrədənənar haploid mitselini, sporangilərin yaranmasını, inkişaf tsiklində nəsl dəyişmələrini) inkişaf etmiş askomiset əlamətləri (hüceyrə mitselisi, təsbit edilmiş sayda ask sporları olan kisələrin yaranması) ilə birləşdirir. İnkişaf tsiklində diploid fazanın

sürətliliyinin artmasına görə spermoftorlular saxoromisetlər fəsiləsinin bəzi nümayəndələrinə oxşayır.

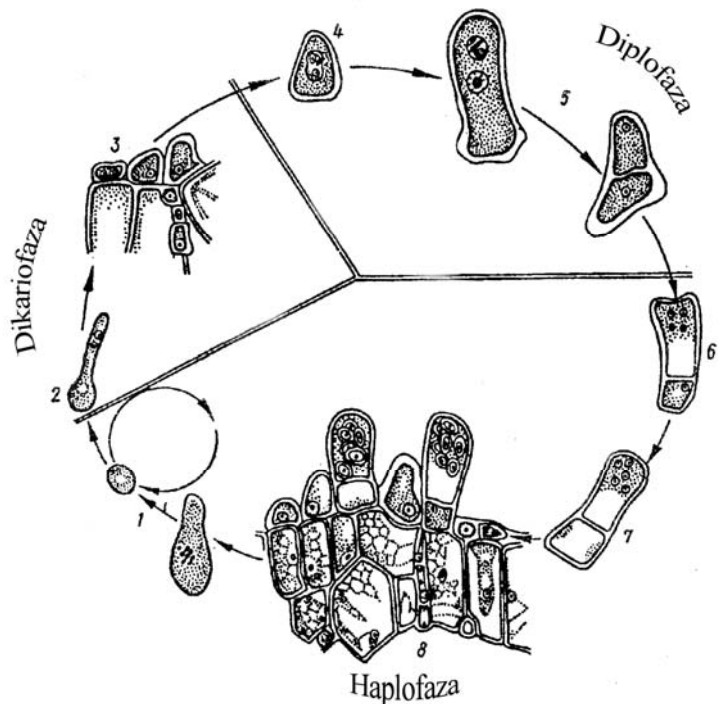
Tafrinalar sırası – Taphrinales

Bu göbələklər yalnız bircə Tafrina (Taphrina) cinsi ilə təmsil olunan yeganə fəsilədir və ən ixtisaslaşdırılmış kisəli göbələk şöbəsinin bir cinsidir. Bu cins təxminən 100 növü əhatə edir ki, onlardan da 40-ı keçmiş SSRİ ərazisində qeydə alınmışdır. Onların hamısı ali bitkilərin parazitidir. Tafrinalar ən çox ayıdöşəyinə Rosaceae, Betulaceae, Fagaceae, Ulmaceae, Aceraceae fəsiləsindən olan bitkilərə daha çox yoluxur (şəkil 32).



Şəkil 32. *Taphrina* göbələkləri: 1 – *Taphrina deformans* – şaftalı yarpaqlarının qıvrılması; 2 – *T.cerasi* – albalı bitkisi; 3 – *T.pruni* – yoluxmuş gavalı meyvələri: a – yoluxmuş meyvə kəsiyi; b – kisə, ask; v,q,d – askosporlar.

Göbələk yoluxduğu bitkilərdə qıvrılma, burulma və müxtəlif şişlər əmələ gətirir. Bu göbələklərdə meyvə cismi yoxdur. Mitselisi gövdədə, küləşlərdə, tumurcuqlarda, yaxud qabığın çatlarında qışlayır. Yazda qışdan çıxmış sporlarla infeksiyanı yayır. Tafrina göbələklərin inkişaf tsiklini şaftalı bitkisinin yarpaqlarında burulma xəstəliyini törədən (*Taphrina deformans*) təmsilində izləmək olar. Yoluxma haploid ask sporları vasitəsilə həyata keçirilir. Epidermis və kutikula hüceyrələri arasında cücərən hiflər ikinüvəli hüceyrələrə bölünür, onların nüvələri arasında karioqamiya baş verir və nəticədə diploid nüvə yaranır. Hüceyrələrin yuxarı hissəsində hif cücərtisi əmələ gəlir, həmin diploid nüvə də buraya daxil olur. Göstərilən cücərti tədricən kutikulaya nüfuz edir və yoluxduğu orqanın (yarpağın) səthində yerləşən kisəyə çevrilir. Kisələr 30 – 45 mkm hündürlüyündə və 8 – 12 mkm enində silindrik və ya sancaşəkilli formada olur. Kisələrin oturacağında adətən askogen hüceyrələrin bölünməsi nəticəsində yaranan və kisənin hiflərlə əlaqəsini saxlayan, protoplastlardan xali olan bazal hüceyrələr yerləşir. Təşəkkül tapan kisələr bir-birinə sıxılmaqla ən yüksək (ali) kisəli göbələklərin himenisinə bənzər düzgün bir qat əmələ gətirir. Lakin sonuncudan fərqli olaraq, tafrina göbələklərin himenisi xüsusi bir meyvə cismi əmələ gətirmirlər. Kisələrin həmin qatı adətən yoluxduğu orqanizmə qeyri-adi rəng verən sarı, qırmızı və ya çəhrayı çalarlarda olur. Diploid nüvə kisənin yaranmasından sonra 3 dəfə bölünür. Belə bölünmə nəticəsində 8 haploid nüvə yaranır və bunlar kisədə 8 ask sporunun yaranmasının əsasını qoyur. Ask sporları əsas etibarilə kürəşəkilli, xırda 4-8 mkm diametrlidir. Bir sıra növlərdə bu ask sporları bilavasitə kisənin içərisində tumurcuqlana bilər, bu isə o deməkdir ki, burada ask sporlarının sayı kifayət qədər çox (64 və daha artıq) ola bilər (şəkil 33).



Şəkil 33. *Taphrina*. İnkişaf tsikli: 1 – askosporun tumurcuqlanması; 2 – dikarionlaşma; 3 – dikariotik mitseli; 4 – dikarion nüvənin qovuşması; 5 – diploid nüvənin bölünməsi; 6,7 – kissənin inkişafı; 8 – kissənin qatı.

Tafrina göbələklərin morfoloji əlamətləri kasaddır. Onların sistematikasını üçün kisələrin, bazal hüceyrələrin ask sporlarının ölçüsü, sonuncuların kisədəki sayı, kisələrin və bazal hüceyrələrin forması əsas götürülür. Tafrina göbələklərin ən səciyyəvi növ əlamətləri onların bitkilərdə yaratdığı simptomlar sayılır. Belə yoluxmalar kifayət qədər dərin ola bilər ki, bu da orqanizmlərin normal inkişafının pozulmasına və bitkilərdə müxtəlif eybəcərliklərin meydana gəlməsinə gətirib çıxarır.

Müəyyənləşdirilmişdir ki, yoluxmuş bitkilərdə deformasiyaların meydana gəlməsi tafrina göbələklərin hormonal aktiv maddələr, həmçinin bitkilərin özləri tərəfindən fitohormonların sintezinin gücləndirilməsinə səbəb olan maddələrin buraxılması ilə bağlıdır. Tafrina göbələkləri fitohormonlar β -indoli sirkə turşusu sintez edir.

Protomisetales* sırası – *Protomycetales

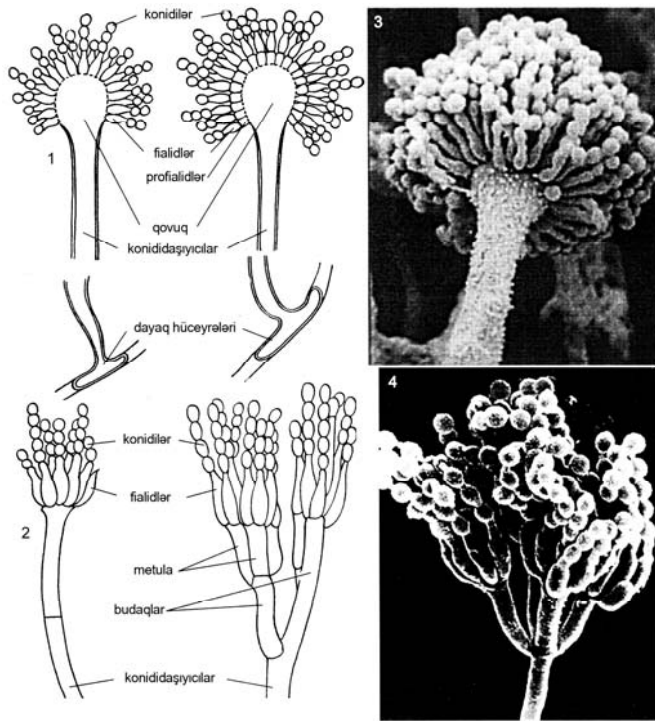
Bu sıranın hara aid olması bu gün də mübahisəli qalır. Bir qrup mikoloqlar bu sıranı Zygomycetlərə, başqa qrup mikoloqlar isə kisəli göbələklərə aid edirlər. Bu sıranın nümayəndələri çiçəkli bitkilər üzərində parazit yaşayan 20 növü cəmləyir. Mitseliləri çoxhüceyrəli və çoxnüvəlidir. Sıranın bütün nümayəndələrində çoxnüvəli xlamidosporlar mövcuddur.

Bu sıranın ən geniş yayılmış cinsi Protomycesdir. Bu cins 15 növü cəmləyir. *P. macrosporium* növü yarpaqlar üzərində şişlər əmələ gətirirlər. Bu cinsin *P. pachydermus* növü bitkilərin gövdə və budaqlarında parazit həyat keçirir. Bu növün xlamidosporları başqa növlərdən fərqli olaraq sakitlik dövrü keçirmədən inkişaf edirlər. Bu göbələyin sporları inkişaf edib gödək mitselilər əmələ gətirirlər. Mitselilərin nəhayətindəki hüceyrələr bir-birilə birləşir və sonra bitkilərə keçib onları bu xəstəliklərə yoluxdurur. Bir sözlə, xəstəlik mitselilər vasitəsi ilə yayılır.

Plektomisetlər* sinfi – *Plectomycetes

Bu sinfə aid olan göbələklər kleystotetsi tipli meyvə cismi ilə seçilir.

Sıra Eurotiales (Plectascales, Aspergillales). Sıranın sprotrof nümayəndələri bitki qalıqları üzərində saprotrof həyat tərzini keçirirlər. Lakin bu sırada bitkilər, həşəratlar və heyvanlar üzərində parazit həyat tərzini keçirən nümayəndələr çoxluq təşkil edirlər.



Şəkil 34. *Aspergillus* (1,3); *Penicillium* (2,4) – konididaşıyıcıların quruluşu.

Sıranın nümayəndələrində qeyri-cinsi çoxalma konidilərlə gedir. Cinsi çoxalmaları olmayan belə nümayəndələr qeyrimüəyyən göbələklər şöbəsinə aid edilir. Belə cinslərə *Penicillium* və *Aspergillus* misal göstərmək olar (şəkil 34).

***Gymnoascaceae* fəsiləsi**

Bu kiçik fəsilə olub, nümayəndələri torpaqda, bitki qa-

bıqları üzərində və ölmüş heyvan qalıqları üzərində saprofit həyat tərzini keçirirlər. Bu fəsilənin ən geniş yayılmış cinsi *Gymnoascus*dir. Bu cinsin nümayəndələri torpaqda və peyində yaşayırlar. Bu cinsin ən geniş yayılan növü *G.reessii*dir. Yaxşı inkişaf etmiş mitselisi və meyvə cismi vardır.

İkinci geniş yayılmış cins *Myxotrichum*dir. Bu cinsin nümayəndələri torpaqda və kağızda həyat keçirirlər. Kleystotetsiləri xırda və içərisində kisələr nizamsız yerləşirlər. *Myxotrichum* cinsinin nümayəndələrində kleystotetsi çox xırda olur. Bu fəsilənin geniş yayılmış cinslərindən biri də *Aspergillus*dir. Bu cinsin nümayəndələrində konididaşıyanlar budaqlanır. Onun uc hissəsi şişir və qovuq əmələ gətirir. Qovuq üzərindəki steriqmalar üzərində bazipetal konidi zənciri əmələ gəlir. Konidilər yaşıl rəngdədir. *Penicillium* cinsinin nümayəndələrində konididaşıyanlar çoxhüceyrəli olub, uc hissəsi 2-3 dəfə budaqlanır və əl ayasını xatırladır. Budaqların uc hüceyrələri steriqmalar əmələ gətirir. Onların üzərində isə bazipetal konidi zənciri əmələ gəlir. 1 qram torpaqda 1000-dən çox *Penicillium* və *Aspergillus* növləri yaşayırlar. Bu göbələk növləri üzvi qalıqların parçalanmasını sürətləndirir. Bəzi növlər heyvanların tənəffüs yollarında xoşagəlməz xəstəliklər törədir.

Onigenales* sırası – *Onygenales

Bu sıra saprotrof göbələkləri cəmləyir. Əsasən suda həll olmayan zülallar üzərində, heyvani mənşəli üzvi qalıqlar üzərində yaşayırlar. Sıranın nümayəndələrində iri buynuzlu heyvanların dərisi üzərində və buynuzlarında rast gəlinir. Bu sıranın nümayəndələrində kleystotetsi ölçülərinə görə iri olurlar. Bu sıranın ən geniş yayılmış cinsi *Onygena*dir. Ən geniş yayılmış növü *O.equinadır*. Bu növ heyvanların buynuzlarında yaşayır, çoxsaylı iri kleystotetsi əmələ gətirmələri ilə seçilir. Quşların lələklərində bu cinsin *O.corvina* növü yaşayır. Amerika və Yaponiyada qurumuş ağac gövdələri üzərində isə *Trichocoma paradoxa* növü yaşayır. Bu növün kleystotetsisi

piyaləni xatırladır və daxilində çoxsaylı sporlar olur. Bu növün ən başlıca nişanələrindən biri də odur ki, meyvə cismi içərisində kisələrin əmələ gəlməsinə uzun sürən vaxt tələb olunur. Bu növün konidial dövrü *Penicillium*dur. *Penicillium* cinsinin növlərinə *Deuteromycota* şöbəsinin birinci sinifində də rast gəlinir. Burada onlar mitseli üzərində koremiya əmələ gətirirlər. *Penicillium*un bütün növləri saprotrof yaşayırlar.

Erisifales sırası – Erysiphales

Kisələr meyvə cismi içərisində paralel və qrup halında düzülürlər. Bunlar meyvə cisminin dibi ilə birləşirlər. Bütövlükdə sıranın nümayəndələri biotrof yaşayırlar. Sıranın geniş yayılmış nümayəndələrindən biri *Sphaerotheca morsdur*. Bu göbələk növü qarağat bitkisinin biotrof yaşayır. Bu növ qarağat bitkisinin vegetativ orqanları üzərində ağıntılı mitseli yığını əmələ gətirir. Onlardan sahib bitkinin hüceyrəsinə daxil olan əmzik və ya haustorilər uzanır. Haustorilər nazik çıxıntı şəklində inkişaf edərkən epidermis hüceyrələrini yumşaldır. Hüceyrə divarını deşərək onun daxilinə keçən əmzicklərin ucu şar şəklini alır. Onlar göbələyin qidalanma orqanı sayılır. Mitselilər üzərində şauquli istiqamətdə uzanan konididaşıyıcılar, onların uclarında isə bazipetal, rəngsiz, ovalşəkilli konidi zəncirləri inkişaf edir. Konidilər bitki üzərində kül örtüyünə bənzər ləkələr əmələ gətirdiyi üçün bu xəstəliyə kəlləmə, xəstəliyi törədən göbələklərə isə külləmə göbələkləri deyilir. Yeni bitki üzərinə köçürülmüş konidilər müxtəlif yollarla inkişaf edir, yuxarıda qeyd olunan qayda üzrə mitseli və konidi əmələ gətirirlər. Beləliklə, göbələk yay mövsümündə sürətlə çoxalır. Payıza doğru getdikdə mitselilər üzərində kleystotetsilər inkişaf edir. Onlar yetişərkən eyni mitseli üzərində qısa çıxıntı şəklində cinsiyyət orqanları formalaşır. Bir ədəd təknüvəli askoqondan ibarət diş cinsiyyət orqanı yerləşir. Onun yuxarı hissəsi anteridi funksiyasını daşıyır, möhtəviyyatı isə mayalanma zamanı yaranmış məsamədən askoqona boşalır.

Lakin cinsi nüvələr birləşmir. Mayalanmış askoqon çoxnüvəli torba şəklində inkişaf etdikdən sonra hüceyrələrə bölünür. Hüceyrələrdən biri ikinüvəli /dikarion/ olur və inkişaf edərək kisə əmələ gətirir. Bu zaman nüvələr birləşir, reduksion bölünmə gedir. Cinsiyyət orqanları və kisə ilə yanaşı, onları əhatə edən mitseli hiqləri də inkişaf edərək kutinləşmiş hüceyrələrdən ibarət tünd rəngli psevdoparenximatik örtük əmələ gətirir. Örtüyün bəzi hüceyrələrindən tünd qonur rəngli əlavə çıxıntılar uzanır və başqa mitselilərlə birləşərək bitki üzərində kleystotetsilərdən ibarət qonur örtük törədir.

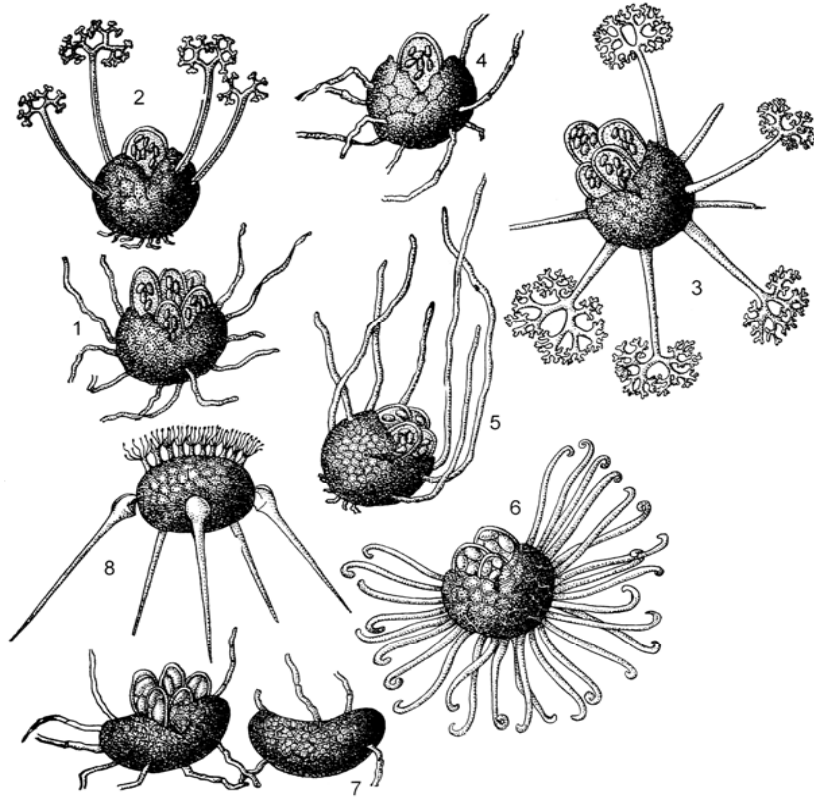
Kleystotetsi yarandıqda göbələk mitseliləri qonur rəng alır və zədələnmiş hissədə keçəybənzər örtük əmələ gətirir. Kleystotetsi göbələyin qışlama orqanı funksiyasını yerinə yetirir, ikinci ilin yazında inkişaf edir. Bu dövrdə onun daxilində təzyiqin artması nəticəsində kleystotetsi örtüyü çatlayır, kisə sporları xaricə çıxır və inkişaf edərək yenidən mitseli verir (şəkil 35).

Külləmə göbələklərinin digər nümayəndələri də yuxarıda qeyd olunan kimi inkişaf edir. Yalnız *Fillaktiniya* cinsində epidermis üzərində mitseli və haustoriyə təsadüf edilmir. Göbələk bitki ağızcığından onun daxilinə keçərək hüceyrəarası məsamələrdə haustorilər əmələ gətirir.

Külləmə göbələklərinin konidilərlə çoxalması bütün növlərdə yuxarıda göstərilən qaydada gedir bə *Oidium* (*Oidium*) adlanır. Onların kleystotetsiləri isə bir-birindən fərqlənir. Əksər nümayəndələrdə kisələr çoxlu miqdarda olur. Kleystotetsilər əsasən əlavə çıxıntılarının quruluşuna görə bir-birindən fərqlənir. Məsələn, *Erizife* (*Erisiphe*) və *Sferotekada* (*Sphaerotheca*) bu çıxıntılar adı mitselilərə daha çox oxşayır. Lakin nümayəndələr də xüsusi quruluşa malikdirlər. Məsələn, *Unsinulada* (*Uncinula*) onların ucu qarmaqvarı burulur, mikrosferada (*Microsphaera*) yaba kimi budaqlanaraq maral buynuzuna bənzər şəkil alır. *Fillaktiniya* (*Phyllactinia*) iki növ əlavə çıxıntılar mövcuddur: birincisi – nazik budaqlanan sap şəklində

olub kleystotetsinin t p sində yerl ş r k qaid si geni l nmi  iti uclu  ıxıntı  m l  g tirir.

G b l kl rd ki  lav   ıxıntılar m xt lif bioloji  h miyy t  malikdir. Sferoteka v  erizife cinsl rində onlar mitselil r  ili  r k kleystotetsini yeti  n  q d r substrat  z rində saxlayır.  ıxıntılar Unsinula cinsində d  eyni funksiyanı da ıyır. G b l k  ıxıntılarının ucundan ifraz olunan selik vasit sil  substrata yapı araq yeti  n  kimi orada qalır. Eyni zamanda kleystotetsilər bir-birin  ili  r k k l k vasit sil  asanlıqla yayılır (  kil 36).



  kil 35. Erysiphales sırası: 1 – *Erysiphe*; 2 – *Podosphaera*; 3 – *Microsphaera*; 4 – *Sphaerotheca*; 5 – *Trichocladia*; 6 – *Uncinula*; 7 – *Leveillula*; 8 – *Phyllactinia*.



  kil 36. K ll m  g b l kl ri: 1 – almanın k ll m  x st liyi (*Podosphaera leucotricha*); 2 – Palıdın k ll m  x st liyi (*Microsphaera alphitoides*); 3 – floksov k ll m  x st liyi (*Erysiphe cichoracearum*).

Fillaktinia cinsində kleystotetsinin qur ağında yerl   n qaid si geni l nmi   lav   ıxıntılarının nazik hiss si quraqlıq d vr nd  v  kleystotetsini yuxarıya qaldırır. O, bel  v ziyy td 

külək vasitəsilə asanlıqla yayılır. Yeni substrat üzərinə düşən kleystotetsi nazik sapşəkilli əlavə çıxıntılardan ifraz olunan selikli substrata yapışır.

Külləmə göbələkləri monofaq olub parazit halda yaşamaq qabiliyyətinə malikdirlər. Dar ixtisaslaşmış formalarda biotiplər və irqlər nəzərə çarpır. Müəyyən bir göbələyə ancaq bir növ, hətta sort üzərində də təsadüf edilir. Bu göbələklər isti və quraqlıq keçən yay mövsümündə daha geniş yayılır. Aparılan tədqiqatlar göstərir ki, quru və güclü işıq düşən yerlərdə göbələyin konidiləri yaxşı yetişir və inkişaf edir. Onlar təbii şəraitdə mülayim iqlimli ölkələrin quraqlıq keçən rayonlarında, xüsusilə aran və dağ zonalarında geniş yayılaraq bir çox yabanı və mədəni bitkilər üzərində parazitlik edirlər. Məsələn: qızılgüldə, xiyar və qovunda, üzümdə, fındıqda, taxıl bitkilərində parazit halda yaşayırlar.

Pirenomisetlər sinfi – Pyrenomyces

Bu sinif peritetsi tipli meyvə cismi olan göbələkləri cəmləyir. Bu sinfin 12000-dən artıq nümayəndələri vardır. Meyvə cisminin forması armudu xatırladır və üzərində zərif tükcüklər vardır. Mitseli üzərində peritetsilər tək-tək, nadir hallarda qrup halında toplanır. Bunlar yaşadıkları substraktı partladırırlar. Maraqlıdır ki, adi gözlə belə görünürlər.

Pirenomisetlər əsasən saprotrof həyat tərzini keçirirlər. Lakin bunlar içərisində bitkilər, heyvanlar və göbələklər üzərində parazit yaşayan nümayəndələr çoxdur.

Microascales sırası

Bu sıra xırda sıra olub, nümayəndələri azdır. Sıra xırda peritetsisi ilə xarakterizə olunur. Meyvə cismi və kisələr selikli dirlər. Kisələrdə çox sayda kisə sporları vardır. Bunların bitkilər üzərində parazit yaşayan nümayəndələri ən təhlükəli göbələklərdir. Bu sıra Microascaceae və Ophiostomataceae

fəsilələrini cəmləyir. Microascaceae fəsiləsinin nümayəndələrində, peritetsidə çıxıntılar gödək olurlar. Peritetsilər armudu xatırladır. Bu nümayəndələrin əksəriyyətində konidi dövrü məlumdur. Bu fəsilənin ən geniş yayılmış cinslərindən biri Microascus cinsidir. Bu cinsin nümayəndələri bitkilər üzərində parazit yaşayırlar. Lakin bunların torpaqda bitki və heyvan qalıqları üzərində yaşayan nümayəndələri vardır.

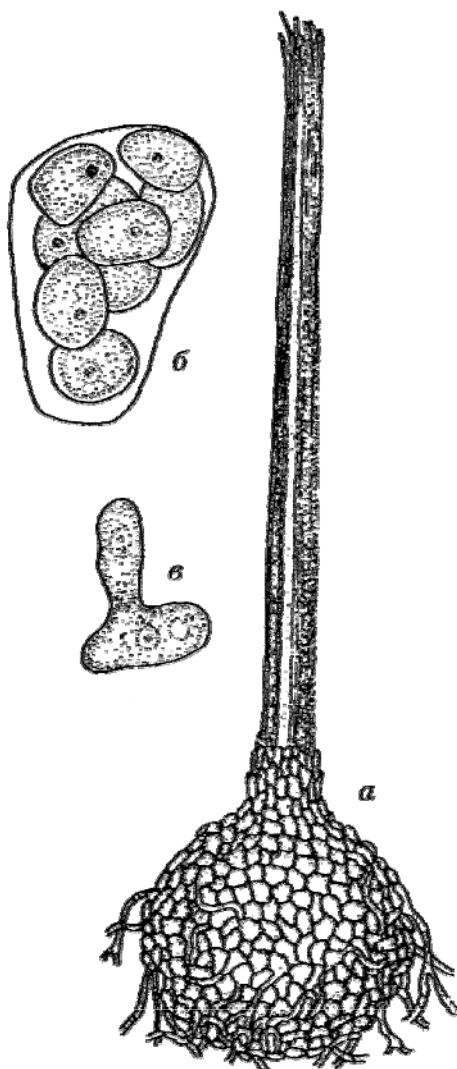
Ophiostomataceae fəsiləsinə bəzi mikoloqlar sıra kimi baxırlar bu fəsilənin nümayəndələrində meyvə cisminin (peritetsinin) boğazı uzun olur (şəkil 37). Peritetsilər mitseli üzərində qrup halında otururlar. Fəsilənin ən geniş yayılmış cinsi Ceratocystisdir. Bu cinsin nümayəndələri saprotrof və parazit yaşayırlar. Ən geniş yayılmış növü C. ulmidir. Bu növ hollad xəstəliyini törədir. Əsasən Avropa və Amerikada geniş yayılıb. Xəstəlik təsirindən yarpaqlar saralır və bitki üzərində uzun müddət qala bilər. Bu göbələk növünə bitkinin yarpaqlarından başqa kökündə də rast gəlmək olur. Bu cinsin konidi dövrü də məlumdur və Graphiumdur. Konidilər kök üzərində geniş yayılmışdır. Vegetasiya dövrünün sonunda isə peritetsi əmələ gəlir. Bu cinsin C. fagacearum növü isə palıd bitkisi üzərində parazit yaşayır. Bu göbələk təsirindən palıd bitkisi məhv ola bilər. Cinsin konidi dövrü Chalara quercinadır.

Sferialar sırası – Sphaeriales

Sferialar sırasının xarakterik xüsusiyyəti qədəhvəri peritetsinin olmasıdır. Peritetsi pərdə və dəri şəkilli, bərk örtüyə malikdir. Peritetsidə sancaqvari və ya silindrik kisələr vardır. Meyvə cismi tək halda mitseli üzərində və ya stromada əmələ gəlir. Kisəli göbələklərə xas olan qametangioqamiya tipli cinsin çoxalması bu sırada da aydın təzahür edir.

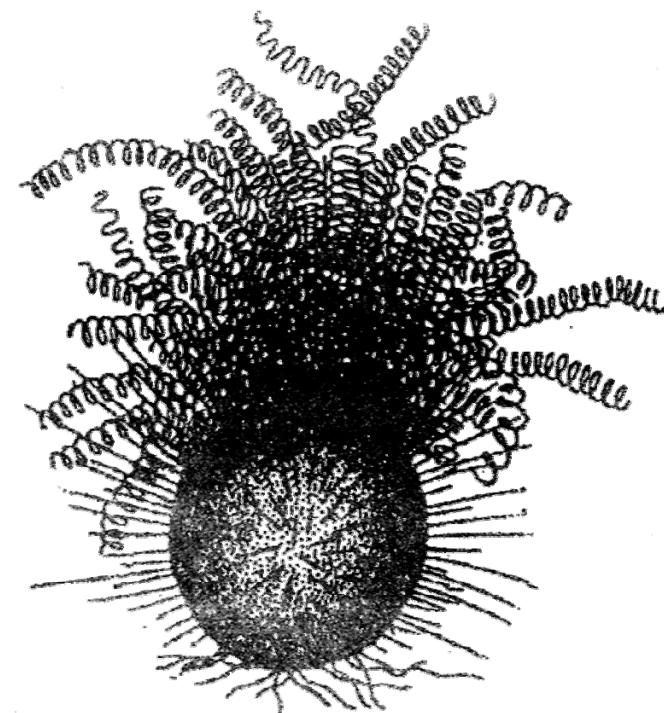
Sıranın əksər nümayəndələrində kisə sporları fəal xaric olunur. Onlar meyvə cisminin dar məsaməsi vasitəsilə xaricə çıxırlar. Xetomium (Chaetomium) sıranın ən sadə cinsi sayılır

(şəkil 38).



Şəkil 37. *Ophiostoma ulmi*: *a* – peritetsi; *b* – askosporlar;

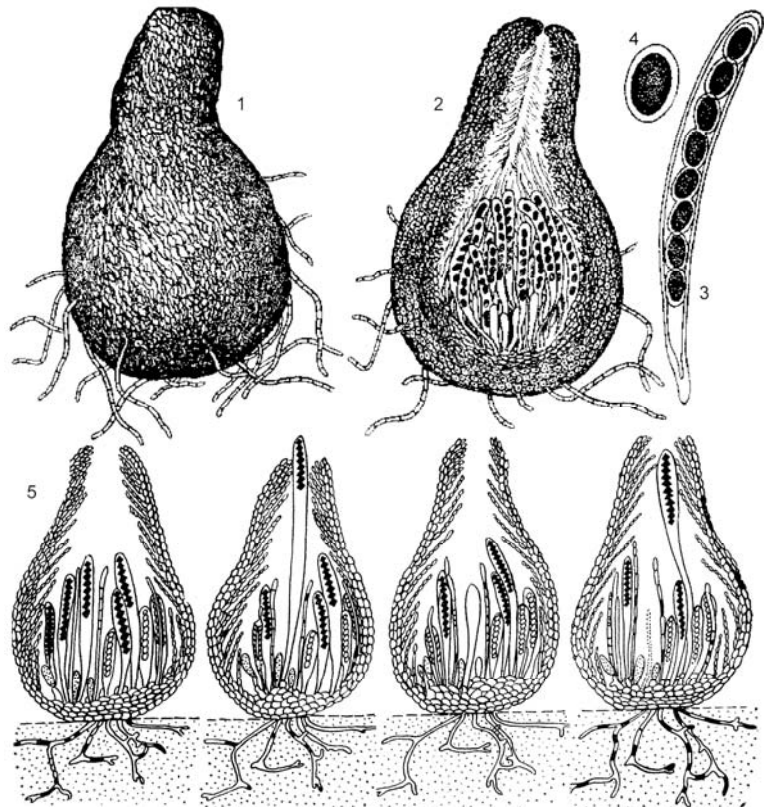
v – cücərən askospor.



Şəkil 38. *Chaetomium*: peritetsilər.

Cinsin nümayəndələrinə torpaqda, bitki qalıqları, habelə tərkibində sellüloza olan materiallar üzərində təsadüf olunur. Cinsin bütün nümayəndələrinin sellülozanı parçalamaq qabiliyyəti vardır, peritetsiləri tükcüklərlə örtülmüşdür. Kisələrinin qılağı tez əriyir, yetişmiş peritetsi içərisində seliklə örtülü külli miqdarda kisə sporları yerləşir. Odur ki, kisə sporları peritetsilərdən selikli sapcıqların köməyiylə xaric olunur.

Sıranın növbəti cinsi Sordariyadır /*Sordaria*/ (şəkil 39).



Şəkil 39. *Sordaria fumicola*: 1 – peritetsinin ümumi görünüşü; 2 – peritetsinin boylama kəsiyi; 3 – askosporları olan kisə; 4 – qalın selikli pərdəsi olan spora; 5 – peritetsidən askosporların xaric olunması.

O, nazik pərdə şəklində örtüklə əhatə olunmuşdur, mitseli üzərində qonur rəngli yığın əmələ gətirir. Sordariyanın tünd rəngli kisə sporları seliklə örtülmüşdür. Cinsin ən geniş yayılmış növü *S.fumicola*dır. Bu növdə çoxalma konidilərlə deyil, yalnız kisə sporları vasitəsilə gedir. Kisə sporları selikli olduqlarına görə ot bitkilərinə yapışır, heyvanların həzm sisteminə düşür və peyin üzərində inkişaf etməyə başlayır.

Çovdar mahnızı və ya klavisepslər sırası – Clavicipitales

Sıranın nümayəndələrində peritetsi normal inkişaf etmiş stromada əmələ gəlir. Stroma isə yalnız göbələk hiqlərindən yaranır, açıq və ya tünd rənglidir. Yastıqcıq, sancaq, başcıq və s. şəklində olur. Peritetsi sahib bitkinin xəstə orqanı üzərində əmələ gəlir.

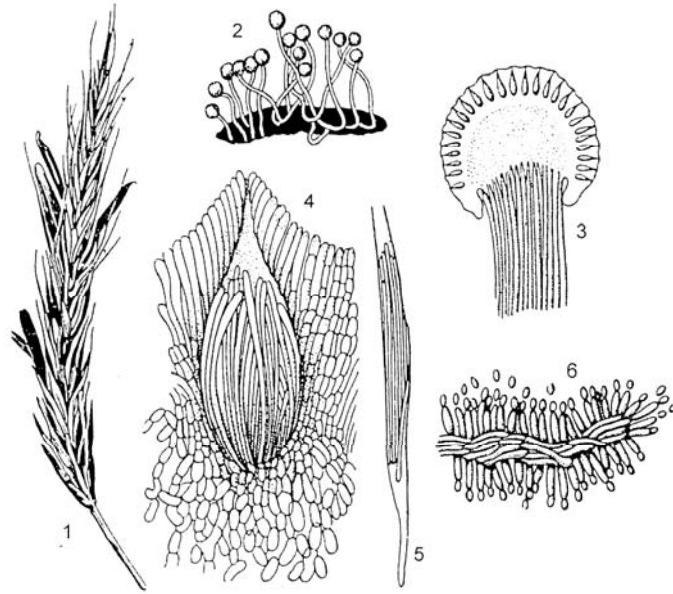
Peritetsi nazik və ətlidir, onda parafizlər əvvəlcə inkişaf edir, sonra isə yox olur. Ağ və ya açıq, bəzən də tünd rəngli olur. Klavisepslər kisə və sporlarının quruluşuna görə hipokrealardan fərqlənir. Yuxarı hissəsi nisbətən qalın olan uzun silindrik kisələri vardır.

Askosporlar həmişə sapşəkilli olub çoxlu miqdarda eninə arakəsmələrə malikdir. Bir sıra nümayəndələrdə askosporlar kisədən xaric olunduqdan sonra hər biri müstəqil inkişaf edən hüceyrələrə bölünür.

Sıranın nümayəndələrində cinsi çoxalma məlumdur. Onların hamısı homotallikdir. Askoqonları çoxnüvəli və trixogensizdir. Askoqon əmələ gələn hiq üzərində qonşuluqda çoxnüvəli anteridi formalaşır. Plazmoqamiya prosesindən sonra askogen hiqlər və onların üzərində də içərisində 8 ədəd askospor yerləşən kisə əmələ gəlir. Eyni zamanda nazik peridi yaranır ki, bu da peritetsini stroma toxumasından ayırır. Klavisepslərin inkişaf tsiklində konidilərlə çoxalma da müşahidə olunur.

Çovdar mahnızı sırasının mühüm praktiki əhəmiyyət kəsb edən nümayəndələrindən biri də çovdar mahnızı (*Claviceps purpurea*) göbələyidir. O, müxtəlif taxıl bitkiləri, xüsusən çovdar sünbüllərində parazit həyat tərzini keçirir, bitkinin çiçək yatağında inkişaf edərək mitseli, konididaşıyıcılar və şəffaf təkhüceyrəli konidilər əmələ gətirir. Onun bu dövrü sfaseliya adlanır. Bitkinin yoluxmuş hissəsindən həşəratları özünə cəlb edən şirin şirə ifraz olunur ki, nəticədə konidilər həşərat vasitəsilə sağlam bitkilərə keçərək xəstəliyi yayır. Konidilər inkişaf edən zaman mitseli yığılaraq yumurtalıqın alt

hissəsində tünd-bənövşəyi rəngli mahmıza bənzər sklerotsilər əmələ gəlir. Onlar yetişdikcə torpağa tökülüb orada qışlayır və ikinci ilin yazında inkişaf edərək iki hissədən: 20 – 30 ədəd uzun ayaqcıq və yumru qırmızımtıl başdan ibarət stromalar əmələ gətirir. Başın səthində kiçik məsaməli, ellipsvari boşluğa malik çoxlu sayda peritetsi yerləşir. Onun 8 ədəd təşəkilli askosporu olan uzunsov kisələri vardır. Parafizlər yoxdur. Kisələr yetişdikdə məsamədən xaricə çıxır, sporlar külək vasitəsilə çiçəkləyən taxıl bitkilərinə gətirilir və yenidən burada inkişaf edirlər. Çovdar mahmızının böyük təcrübi əhəmiyyəti vardır. O, bir tərəfdən taxıl bitkilərində parazitlik edərək məhsuldarlığı azaldır, digər tərəfdən isə tərkibindəki zəhərli maddələrdən tibdə geniş istifadə olunur. Onların təsirindən əzələlər büzüşür, qanaxma dayanır. Həmin maddələr şiddətli zəhərlənmələr verir. Buğdaya qarışmış sklerotsilər unun tərkibinə keçdikdə güclü zəhərlənmə baş verir (şəkil 40).



Şəkil 40. *Claviceps purpurea*: 1 – çovdar sünbülü üzərində sklerotsilər; 2 – sklerotsi; 3 – peritetsinin boylama kəsiyi; 4 –

stromada olan peritetsilər; 5 – kisə, as; 6 – konidial mərhələ.

Sıranın böyük bir qrupu buğumayaqlılar (həşəratlar və hörümçəklər) üzərində parazit halda yaşayır. Ən geniş yayılmış cinsi kordisepsdir. Cinsin növləri stroma sıx birləşmiş mitseli kütləsindən ibarətdir. Stroma müxtəlif ölçü və quruluşda olur.

Hipokrealar sırası – Hipocreales

Hipokrealar sırasının 100-dən artıq növü vardır. Bu sıra üçün xarakterik xüsusiyyət yumşaq ətli peritetsinin olmasıdır. Hipokreaların peritetslərinin peridiləri yaxşı inkişaf etmişdir və onlarda parafizlər əmələ gəlir. Əsil parafizləri yoxdur. Peritetsidə əsil parafizi əvəz edən apikal parafiz hifə oxşayır. Silindrik və ya sancaqvari kisələr peritetsinin dibindən xaric olunur. Peritetsilər substrat üzərində tək və ya qrup halında əmələ gəlir. Sıranın nümayəndələri bitkilər, göbələklər və həşəratlar üzərində saprofit halda yaşayırlar.

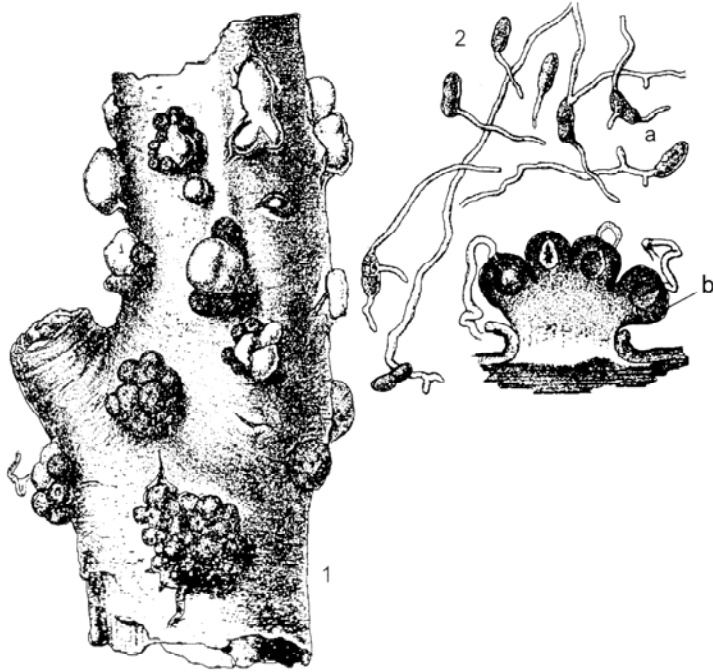
Hipokreaların halonektriya cinsinin növlərinə yosunlar və su bitkilərinin gövdəsi üzərində də rast gəlinir.

Sıranın bəzi nümayəndələri selikli göbələklər və şibyələr üzərində parazitlik edir. Onlardan ağac bitkilərində xəstəlik törədən *Nectria* və taxıllarda parazitlik edən *Gibberella* ən təhlükəli cinslər sayılır.

Nektriya cinsinin peritetsiləri substrat üzərində ayrı-ayrı və ya qrup halında əmələ gəlir. Cinsin ən geniş yayılmış nümayəndəsi *N.ginnbarinadır*. O, qurumuş kol və ağac bitkilərinin budaqları üzərində saprofit, bəzən də parazit halında yaşayır. Göbələk mitseliləri sahib bitkinin qabığına daxil olur və oduncaq üzərində qışlayır. Yazda göbələk konidi əmələ gətirir, bu dövr tuberkullariya (*Tubercularia vulqaris*) adlanır. Zəif budaqlanmış konididaşıyıcılar üzərində çəhrayı rəngli kiçik yastıqcıqlar inkişaf edir. Bitkinin vegetasiya dövründə göbələk konidilərlə çoxalıb bir damla su vasitəsilə yayılır.

Yayın sonu və payızın əvvəlində stromanın kənarında 30-

a qədər tünd-qırmızı rəngli göbələk peritetsisi əmələ gəlir. Bu göbələk cavan budaqları məhv edir. Kisə sporları peritetsidən erkən yazda xaric olunur. Sıranın mühüm növlərindən meyvə ağaclarında xərcəng xəstəliyi *N.galligena*-ni misal göstərmək olar (şəkil 41).

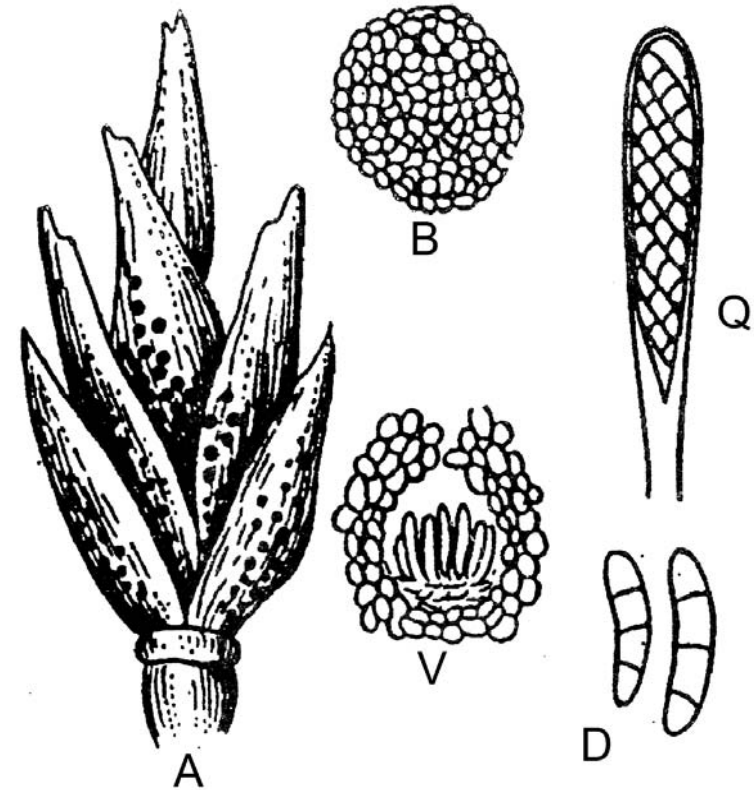


Şəkil 41. *Nectria galligena*: 1 – stromanın xarici görünüşü; 2 – stromanın kəsiyi: a – konidial spordaşıma; b – peritetsi

Göbələk budaqlarda iri yaralar əmələ gətirir ki, burada onun şar formalı peritetsilərindən ibarət qırmızı yastıqciqları toplanır. Stroması olmadığına görə əvvəlki növdən fərqlənir. Xəstə bitkinin qabığı altında mitseli, peritetsi və askospor halında qışlayır.

Sıranın ikinci əhəmiyyətli cinsi giberelladır (*Gibberella*)

(şəkil 42).



Şəkil 42. *Gibberella*. A – buğda sünbülündə peritetsilər; B – peritetsinin xarici görünüşü; V – peritetsinin boylama kəsiyi; Q – kisə, ask; D – askosporlar.

Dəriyə oxşar qara və ya tünd-çəhrayı rəngli yumşaq peritetsinin olması ilə xarakterizə edilir. Onun ən geniş yayılmış nümayəndəsi *G.fucikurondur*. Göbələk isti və rütubətli rayonlarda daha geniş yayılmışdır, torpaqda habelə bitkilərin kökü, gövdəsi və toxumu üzərində parazitlik edir. Bu göbələyin

konidi dövrü *Fusarium moniliform* (*Fusarium moniliform*) adlanır. Göbələyin aypara şəkilli mikro- və makrokonidiləri substrat üzərində toz yığını əmələ gətirir. Makrokonidilərdə 7-yə qədər arakəsmə olur. Peritetsilər qurumuş budaqlar üzərində əmələ gəlir. Giberellalar əsasən, taxıllar fəsiləsinə aid bitkilər üzərində parazit halda yaşayır. Onlar Asiya ölkələrində taxılların ən təhlükəli xəstəliktörədiciyi sayılır. Bəzən göbələk yarpaq üzərində sürətlə yayılıb bitkini tamamilə məhv edir. *Gibberella*, buğda toxumasına daxil olur və zəhərlənmə verir, odur ki, onu “sərxoş çörək” də adlandırırlar. Buğda sünbülü üzərində göbələyin bu dövrünə *F. graminearum* deyilir. Taxıl yığıldıqdan sonra stroma üzərində göyümtül-qara rəngli peritetsi əmələ gəlir.

Sıranın geniş yayılmış cinslərindən biri də hipokreadır (*Hipocrea*). O, qurumuş bitkilərin gövdəsi üzərində yaşayır. Ətli stromaları yastıqvarı və ya yarımdairəvidir. Peritetsilər stromanın periferiyasında tək halda yerləşir. Bu göbələyin konidi dövrü *Trichoderma* adlanır. *Trixoderma* əsasən torpaqda və bitki qalıqları üzərində yaşayır.

Sıranın əksər nümayəndələri çiçəkli bitkilər, göbələklər və buğumayaqlılar üzərində parazitlik edir, az bir qismi isə torpaqda və ağac gövdələri üzərində saprofit halda yaşayır.

Çoxillik taxıl bitkilərində geniş yayılmış xəstəliklərdən biri də *Epithloe* göbələyinin törətdiyi tiflozdur (örtük – üskük). Göbələk gövdə üzərində özünəməxsus örtük əmələ gətirir. Örtük üzərində təkhüceyrəli kiçik konidilər inkişaf edir. İyul-avqust aylarında konidilər çoxalaraq qalınlaşır və narıncı rəng alır. Daha sonra çoxlu sayda peritetsilər əmələ gəlir. Parazit mitselisi sahib bitkinin hüceyrələri arasında diffuz vəziyyətdə yayılırlar.

Diaporales sırası

Bu sırada da meyvə cismi peritetsidir. Peritetsi sahib bitkinin toxumaları arasında incə kanallar əmələ gətirir. Peritetsi

qonur, əksərən qara rəngdədir. Kisələrin ön hissəsi qalınlaşmış və qaralmış olur. Sıranın ən geniş yayılmış fəsilələri *Gnomoniaceae*, *Diaporthaceae* və *Valsaceae*dir.

Gnomoniaceae fəsiləsinin nümayəndələri gilə, gilənar və ərik bitkiləri üzərində antraknoz xəstəliyini törədirlər. Bu xəstəlik bitkilərin vegetativ orqanları üzərində sarı rəngli iri ləkələr əmələ gətirir. Xəstə yarpaqlar qonurlaşır, burulur, quruyur və tökülür. Göbələyin bu inkişaf dövrü konidilərlə keçir. Vegetasiyanın sonunda piknidi əmələ gəlir. Bu dövr *Septoriya*dır. Bu göbələk növündə peritetsi payızın sonunda əmələ gəlir.

Diaporthaceae fəsiləsinin peritetsisi diatripoid tiplidir. Fəsilənin əsas cinsi *Diaporthe* cinsidir. Bu cinsin konidi dövrü *Phomopsis*dir. Cinsin *D. perficiosa* növü meyvə bitkilərinin budaqlarını qurudur. *Valsaceae* fəsiləsinin ən geniş yayılmış cinsi *Valsadır*. Bu cinsin 400-dən çox nümayəndələri vardır. Bunlar ərik, gavalı, gilə və gilənar bitkilərini qurudurlar.

Diskomisetlər sinfi – Discomycetes

Meyvə cismi apotetsi tiplidir. Askosporlar fəal xaric olunurlar. Bu cəhətdən yalnız donbalan göbələkləri müstəsna olaraq təşkil edir, onlarda askosporlar meyvə cisminin peridisi parçalandıqdan sonra xaricə çıxır.

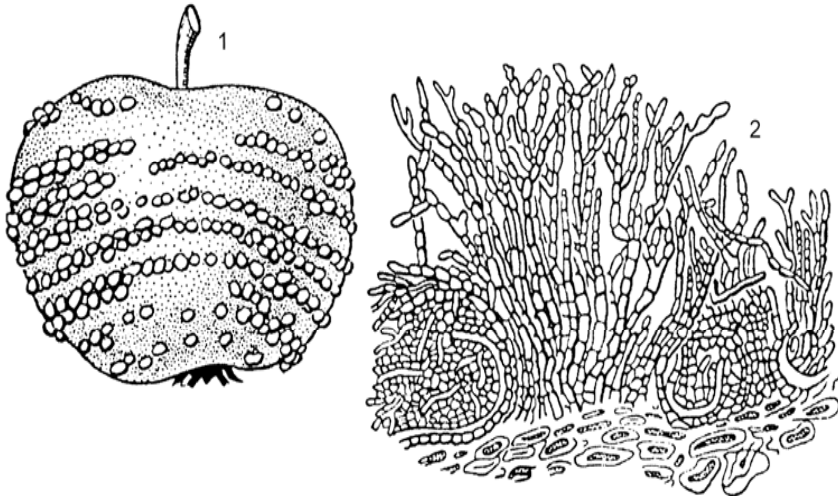
Helotialar sırası – Helotiales

Sıranın xarakter xüsusiyyəti askosporların dar çatdan və ya iri məsamələrdən xaric olunmasıdır. Meyvə cisimləri kiçik apotetsi tipli, bəzən də sancaq şəklində olur.

Helotialar təbiətdə saprofit və parazit halda rast gəlinir. Saprofit nümayəndələr bitki qalıqlarının parçalanmasında fəal iştirak edirlər. Ən geniş yayılmış parazit nümayəndələrindən alma və armudun meyvə cürüməsi (meyvə moniliniyası),

bitkilərin ağ çürüməsi (sklerotinia sklerotsiarum) və boz çürüməsini (botriotinia fukeliana) misal göstərmək olar.

Monilinia fructigena əsasən yetişən meyvələri yoluxdurur. Xəstəlik həşəratlar vasitəsilə yayılır. Müxtəlif səbəblər nəticəsində qabığı zədələnmiş meyvələr daha tez yoluxur. Zədələnmiş hissə üzərinə düşən konidilər inkişaf edərək meyvənin ətli hissəsinə daxil olur. Parazitin təsirindən meyvə yumşalır və qonur rəng alır. Göbələyin konidiləri xəstə meyvələr üzərində inkişaf edir. Bu halda sıx dairələr şəklində düzülmüş boz yastıqcıqlar əmələ gəlir. Xəstəliyə tutulmuş meyvələr çox vaxt tökülür, bəzi hallarda isə ağacda qalır. Meyvə monilinası zamanı qısa konididaşıyıcıları və ovalşəkilli konidilər zəncirindən ibarət yastıciq əmələ gəlir. Xəstəliyin konidilərlə çoxalma dövrü monilia adlanır. Göbələk tökülmüş meyvələr üzərində inkişafını davam etdirir. Yayın sonunda xəstə meyvələrin səthi sklerotsilərin inkişafı nəticəsində göyümtül-qara rəng alır. Onlara mumlaşmış meyvələr də deyilir. Sklerotsilər qışlayaraq yazda inkişaf edib konidi yastıqcıqlarını əmələ gətirir. Bu növdə apotetsiyə çox nadir hallarda rast gəlinir. Göbələyin apotetsi yaranma dövrü Monilia adlanır (şəkil 43)



Şəkil 43. *Monilia fructigena*: 1 – yoluxmuş alma meyvəsi; 2 – konidial mərhələ; 3 – apotetsidə sklerotsinin cücərməsi.

Azərbaycanın Şəki, Zakatala, Quba, Ordubad və digər rayonlarında moniliya geniş yayılmışdır və məhsula böyük ziyan vurur.

Helotialar sırasının ikinci geniş yayılmış cinsi sklerotiniyadır. Ona müxtəlif meyvə və tərəvəz bitkilərində təsadüf olunur. Göbələk bitkilərin vegetativ orqanları və anbarda saxlanılan meyvə-tərəvəz üzərində yerləşərək ağ mitseli yığını əmələ gətirir ki, burada sklerotsi inkişaf edir. Konidilərlə çoxalma məlum deyildir. Yazda sklerotsidən apotetsi formalaşır. Göbələk təsirindən toxuma yumşalır və dağılır. Belə meyvə-tərəvəz istifadə üçün yararsızdır.

Botryotinia fuckeliana bitkilər, habelə anbarda saxlanılan meyvə-tərəvəz üzərində boz yığın əmələ gətirir ki, bu da göbələyin konidi (*Botrytis*) dövrü adlanır. Sklerotsilər mitseli üzərində yetişir.

Fatsidilər sırası – Phacidiales

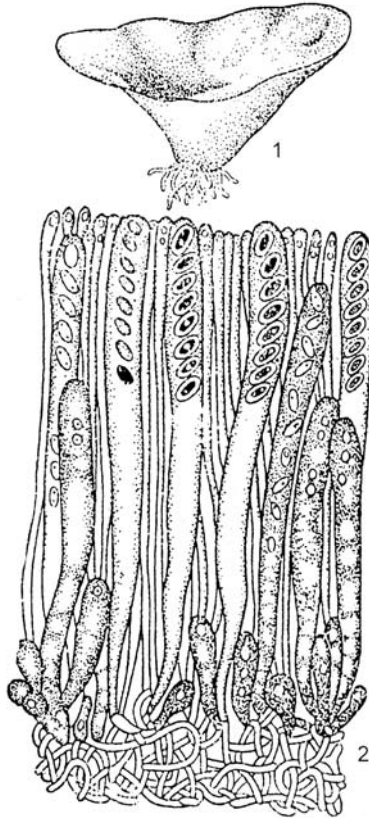
Fatsidilərdə apotetsi substrat üzərində və ya stromada əmələ gələrək uzun müddət mitseli yığını ilə örtülür. Apotetsilər kürəvi və ya xətvəri quruluşa malikdir, yetişdikdən sonra tamamilə açılır. Sıranın nümayəndələrinə bitki qalıqları üzərində saprofit və ali bitkilər üzərində parazit halında rast gəlinir.

Sıranın təcrübi əhəmiyyətli nümayəndələrindən olan Ritizma ağcaqayının müxtəlif növlərinin yarpağı üzərində parlaq qara ləkə əmələ gətirir. Bu ləkə göbələyin sklerotsili stromasından ibarətdir. Yarpaqlar töküldükdən sonra stromada radial düzülmüş xətvəri apotetsi yaranır. Onun açılan yarıq hissəsindən sap şəkilli kisə sporları xaricə çıxır. Bitkilər bu spollar vasitəsilə xəstəliyə yoluxurlar.

Pezizalar sırası – Pezizales

Bu sıranın xarakter əlaməti aperkulyat kisənin olması və onun xüsusi qapaqla açılmasıdır. Pezizaların meyvə cismi ölçüsü 1mm-dən 10 sm-ə qədər olan apotetsi tiplidir. Bəzən hündürlüyü 10 – 12 sm və daha çox olan apotetsilərə də rast gəlinir. Onlar ətli, bəzən isə dəri şəklində, çəhrayı, narıncı, qırmızı və ya qara rəngli olurlar. Pezizaların heminisində həmişə parafizlər yerləşir. Parafizlər və kisələr eyni uzunluğa malikdir. Lakin bəzi pezizaların kisələri yetişən vaxt uzanır.

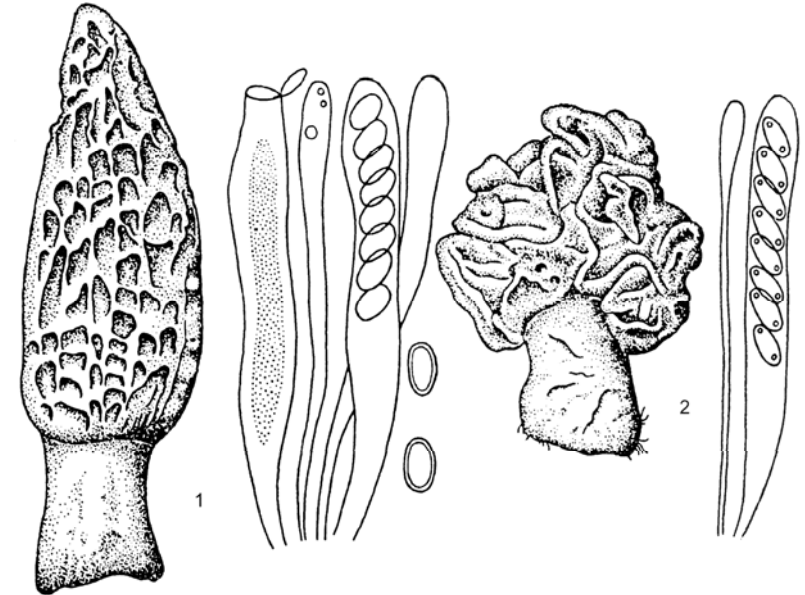
Bu göbələklərin əksəriyyətində yalnız kisə dövrü məlumdur, bəzi nümayəndələrində konidilərlə çoxalmaya da təsadüf edilir (şəkil 44).



Şəkil 44. *Peziza badia*: 1 – apotetsi, 2 – himeninin uzununa en kəsiyi (askosporları və parafizləri olan kisə).

Pezizalar əksərən saprofitdirlər, lakin bitkilər üzərində parazit yaşayan nümayəndələrinə rast gəlinir. Pezizalar əsasən humuslu torpaqlarda, ağac kütükləri və ya peyində yaşayırlar. Rütubətsevən orqanizmlər olduqlarına görə yazda və payızda daha çox inkişaf edirlər.

Sıranın geniş cinslərindən biri adi quzuqarnı göbələyidir. Böyükdür, 6 – 10 sm hündürlüyə malikdir. Ətlidir, ayaqcıq və papaqcıq bir birindən seçilir. Papaqcıq oval şəkilli olub, quzu qarnının qatlarını xatırladır. Göbələyin adı buradan götürülmüşdür. Papağın kənarı ayaqcığa birləşir. Kisə sporları papaqdan tədricən xaric olunur. Quzuqarnı göbələyinin yeməli nümayəndələrinə *M.esculentanı* misal göstərmək olar. Bu göbələk yazda və payızda isti yağışlardan sonra meşələrdə küllü miqdarda yayılır (şəkil 45).



Şəkil 45. Morxella göbələkləri: 1 – *Morxella conica* – konusvarı quzuqarnı; 2 – *Giromitra esculenta*.

M.conica isə aprelin ortalarında şam meşələrində inkişaf edir. Papağı dairəvi və uzunsovdur, kənarı vasitəsilə ayaqcığa birləşir, bəzən boz qonur rəngdə olur. Bu göbələklərin hamısı yeməlidir. Yazda papaqlı göbələklərdən əvvəl əmələ gəldikləri üçün qiymətli sayılırlar.

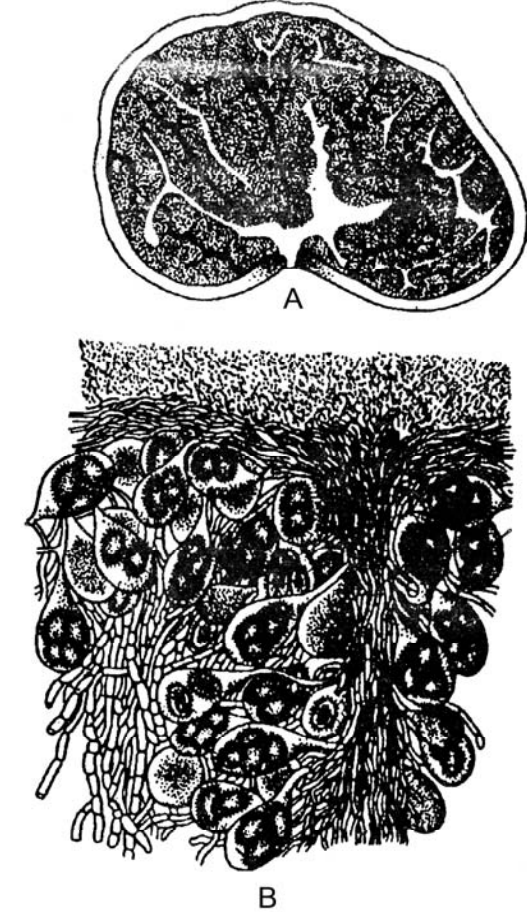
Sıranın ikinci böyük cinsi quzu göbələyi sayılır (*Gyromitra*). Böyük apotetsinin olması ilə xarakterizə edilir. Ayaqcığı böyükdür. Boz və ya tünd-boz rənglidir. Torpaqda saprofit halda yaşayır, inkişaf edir. Bu cinsin *G.esculenta* növü şam meşələrində yaşayır. Şərti yeməli göbələk sayılır. Bəziləri zəhərli olduğuna görə yeyilmir.

Donbalan göbələklər sırası – Tuberales

Bu göbələklər sırasına meyvə cismləri torpaqda əmələ gələn növlər daxildir. Sıra 100-dən çox növü əhatə edir. Meyvə cismləri müxtəlif ölçülü yumrular şəklində olur. Ölçüləri 1 – 10 sm və daha böyük ola bilər. Mikroskop altında xaricdən tünd rəngli qabıqla örtüldüyü görünür. Peridilər sıxdır. Daxili toxuma zolaq əmələ gətirərək mərmər səthinə oxşayır. Sıx zolaqlar daxili, yumşaq zolaqlar isə xarici damarlar adlanır. Meyvə cismi erkən inkişafa başlayarkən açıq apotetsi formasında olur, üzərində himeni qatı inkişaf edir. Sonralar meyvə cismi eninə və uzununa böyüyərək daxili və xarici damarları əmələ gətirir. Damarlar arasında dairəvi kisələr yerləşir və himeni təbəqəsini əmələ gətirir.

Bu göbələklərin əksəriyyəti meşələrdə yayılmışdır. Mikoriza əmələ gətirən göbələklər sayılır, ona görə də onları laboratoriya şəraitində təmiz kulturaya çıxarmaq mümkün

deyil. Donbalan göbələkləri yüksək qidalı göbələklərdəndir. Xüsusilə qara fransız donbalan göbələyi (*T.melanosporum*) daha çox qidalıdır. Cənubi Fransada geniş yayılmışdır. Rusiyada donbalana (*T.aestrum*) çox təsadüf edilir. Onun meyvə cismi daha böyük olub üzəri qarayabənzer rənglidir, lakin keyfiyyətinə görə fransız donbalanından geridə qalır (şəkil 46).

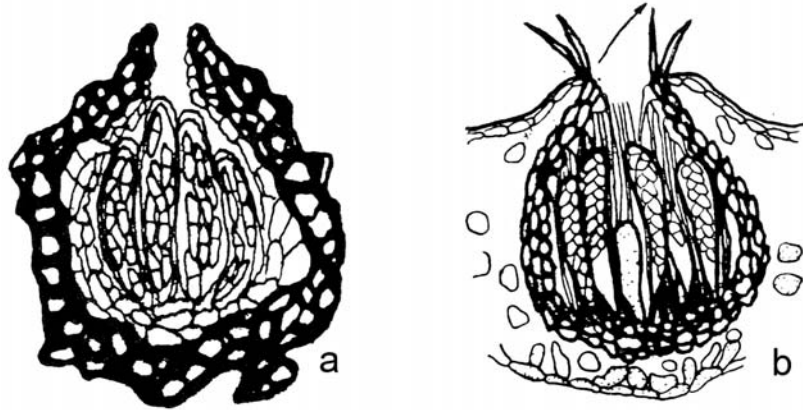


Şəkil 46. Donbalan göbələyi: A – meyvə cisminin kəsiyi; B – kəsiyin böyüdülmüş forması.

Azərbaycanda (Qarabağ, Cəbrayıl, Qubadlı və Abşeronda) yayılmış donbalan göbələyi yalançı donbalan adlanır, meyvə cismi torpaqda yaşayır. Xarici görünüşünə görə əsil donbalana oxşayır, meyvə cisimləri və kisələrinin düzülüşü ilə ondan fərqlənir. Məsələn, yalançı Zaqafqaziya donbalanının (*Terfesia transcaucasica*) meyvə cismi iri yumurta ölçüsündə olur, tərkibi zülalla zəngin olduğu üçün daha yeməlidir.

Lokuloaskomisetlər sinfi – Lokuloascomycetes

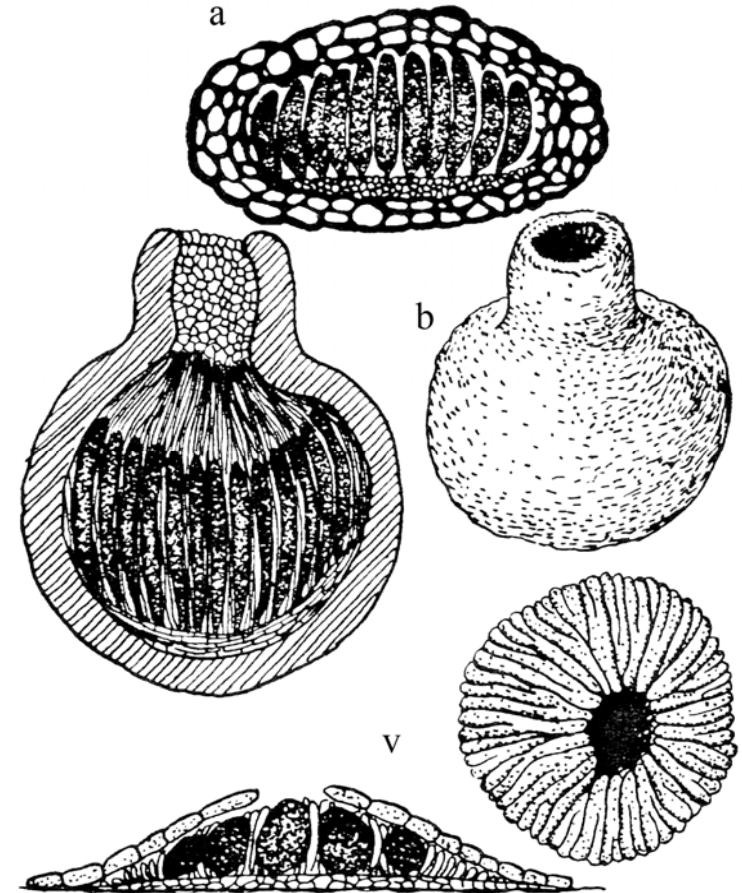
Kisələri əsil meyvə cismində deyil, askolokulalar tipli askostromada inkişaf etdiyi üçün bu yarımsinfin nümayəndələri euaskomisetlərdən fərqlənir. Kisələr stroma toxumasının çoxalma və sıxılma nəticəsində onun boşluğunda əmələ gəlir (şəkil 47,48).



Şəkil 47. Psevdotetsilər: a – *Mycospharella*; b – *Venturia*.

Adi halda hər kisə sərbəst boşluqda yerləşir və kisələr-arası toxuma ilə başqa kisələrdən ayrılır. Hər boşluqda bir neçə kisə yerləşdikdə interaskulyar toxuma tamamilə dağılır. Bəzən interaskulyar toxuma kisələr arasındakı sapa oxşayır və

psevdoparafiz adlanır. Lokulomisetlərdən fərqlənir. Lokulomisetlərin kisələri ikiqat qılafıdır. Kisənin xarici qatı bərk, daxili qatı isə əksinə yumşaqdır. Kisə sporları arakəsməyə malikdir.



Şəkil 48. Psevdotetsilər: a – *Guignardia*, *Dothiorales*; b – *Dothideales*; v – *Asterina*, *Copnodiales*.

Lokuloaskomisetlərdə dörd tiptə askostromaya təsadüf edilir. Onlar sinfin sıralara bölünməsində əsas rol oynayır:

1. “Elsin” tipli – askostromanın hər boşluğunda yalnız bir kisə yerləşir.

2. “Pseudosfer” tipli askostromada bir və ya bir neçə boşluq olur.

Toxumada tək-tək əmələgələn kisələr askostroma mərkəzini yaradır. İnteraskulyar toxuma qalıqlarından isə psevdoparafiz inkişaf edir. Bəzən bu qalıqlar tamamilə dağılır və psevdoparafizlər əmələ gəlmir.

3. “Dotideya” tipli askostroma bir və ya bir neçə boşluğa malikdir.

Kisələr qrup halında stromanın bazal hissəsindən inkişaf edirlər, nəticədə askostromanın mərkəz toxuması tamamilə dağılır.

4. “Pleospora” tipli askostromada bir və ya bir neçə boşluq vardır ki, burada onun bazal hissəsindən çıxan hiflər əmələ gəlir. Bu hiflər lokulanın yuxarısına kimi inkişaf edə bilər. Lokulada kisələr hiflər arasında yerləşir. Lokulomisetlər 5 sraya bölünür. Bunlardan üçü ilə tanış olacağıq.

Miriangialar sırası

Askostroma “elsin” tipində inkişaf edir. Askostromada yastıqcıq vardır, lokulalar nizamsız və ya bir sırada yerləşir. Hər lokulada yalnız bir kisə olur.

Dotidalar sırası

Askostroma “pseudosfer” və ya “dotideya” tipində inkişaf edir, bir və ya bir neçə lokulası vardır.

Pleosporlar sırası

Askostroma “pleospora” tipində inkişaf edir, bir və ya bir neçə lokulası vardır.

Miriangialar sırası – Myriangiales

Sıranın nümayəndələrində nizamsız düzülmüş külli

miqdarda lokulalar vardır, hər birində bir ədəd kisə yerləşir. Askostroma “elsin” tipində inkişaf edir. Sıranın nümayəndələri bitkilər, həşəratlar və göbələklər üzərində parazit halda yaşayır.

Sıranın bitkilər üzərində parazitlik edən cinslərindən biri elsidir. Onun *E. veneta* növü moruqla antraknoz xəstəliyi törədir. Cavan budaq və yarpaqlar üzərində boz ləkələr əmələ gəlir. Bitkinin vegetasiya dövrü ərzində göbələk konidilərlə çoxalır. Askostrom ləkələr üzərində inkişaf edir. Göbələk mitselilər vasitəsilə qışlayır.

Dotideyalar sırası

Askostroma “pseudosfer” və ya “dotideya” tipində inkişaf edir. Onlarda bir və ya bir neçə lokulo inkişaf edir ki, onlarda da dəstə halında kisələr yerləşir. Kisələr arasında psevdoparafizlər (interaskulyar toxumanın sapvarı qalıqları) yerləşir.

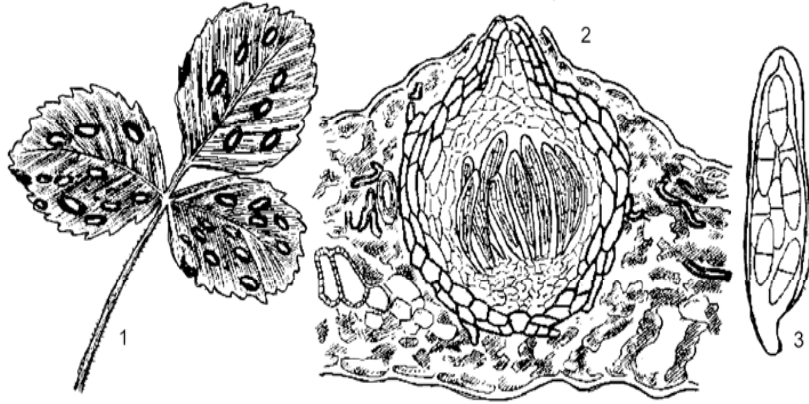
Sıranın əksər nümayəndələri qurumuş budaq və yarpaqlar üzərində yaşayırlar. Parazit nümayəndələrinə *Mycospherella tulipiferanı* misal göstərmək olar. Bu göbələk lələ bitkisi üzərində xəstəlik törədir, peritetsiyəbənzər tünd rəngli ləkələr əmələ gətirir. Epidermisin altında inkişaf edən göbələk qışlamaya xidmət edir. Göbələk öz inkişafı dövründə mikrokonidi əmələ gətirir. Spermasiyanı piknididə əmələ gəlir, askostromada isə trixogenli keçir. Mayalanmadan sonra askogen hiflər yaranır ki, onun üzərində dəstə halında kisələr yerləşir. Dotidiaların bəzi nümayəndələrində askogen hiflər olmur.

Sıranın bir sıra nümayəndələri kənd təsərrüfatı bitkilərinə böyük ziyan vurur. Onlara çiylək üzərində parazit halda yaşayan *M. fragariaeni* misal göstərmək olar. Bu göbələk çiylək yarpağı üzərində ağ ləkələr əmələ gətirir. Yayda ləkələr üzərində konidilər inkişaf edir (şəkil 49).

Pleosporlar sırası – Pleosporales

“Pleospora” tipli askostroma inkişaf edir. Sıranın bir çox

nümayəndələrində psevdotetsi dairəvi və ya yandan nisbətən basıq olub, qara rənglidir. Bəzilərinə çoxlu sayda askostromalar tək halda yerləşir və lokulanın peritetsilərinə oxşayır. Onların lokulalarında psevdoparafizlər uzun müddət qalır.



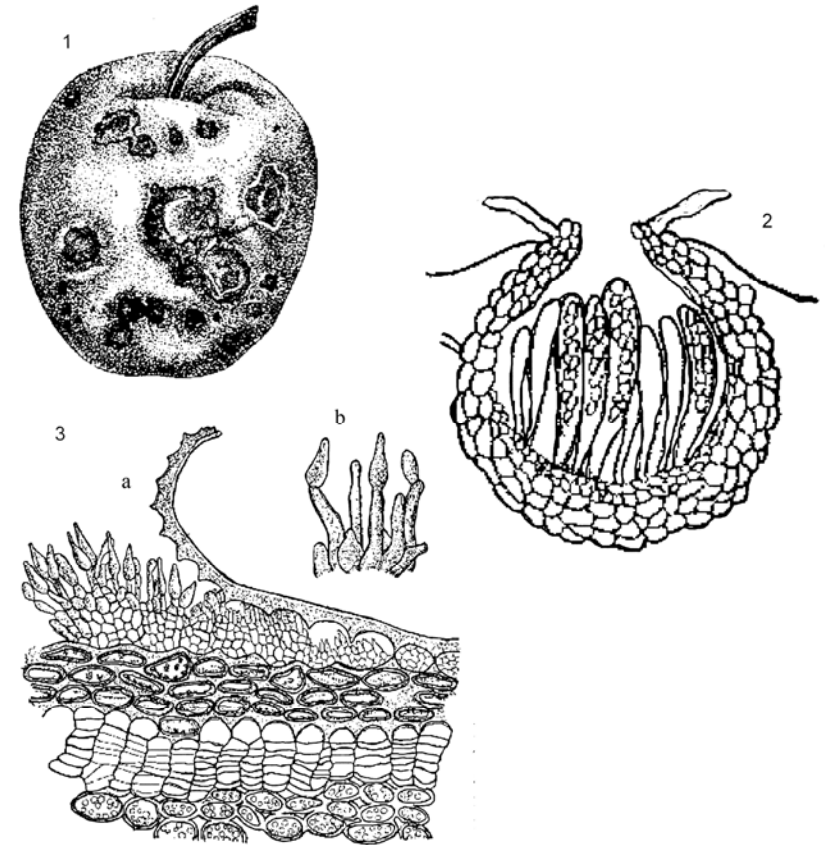
Şəkil 49. *Mycosphaerella fragariae*: 1 – çiyələyin yoluxmuş yarpaqları; 2 – psevdotetsi; 3 – askosporları olan kisə.

Askosporlar eninə, bəzən də uzununa arakəsmələrə malikdir. Pleosporanın ot bitkiləri üzərində saprofit halda yaşayan nümayəndələrinə pleosporanı misal göstərmək olar. Ağac bitkiləri üzərində parazit həyat tərzini keçirən nümayəndələri də vardır. Praktiki əhəmiyyəti olan parazit nümayəndələrdən biri venturiadır (*Venturia*). Onun əsasən iki növü meyvə bitkilərində: *V. inaequalis*, *V. pizina* isə armudda dəmçil xəstəliyini törədir, bitki yarpağında zeytun rəngində məxməri ləkələr əmələ gətirir. Göbələk yığını parazitin konidisi və konididaşıyıcılarından ibarətdir ki, bu dövr fuzikladium (*fusicladium*) adlanır.

Bir vegetasiya dövründə göbələk 3-10 dəfə konidi nəslini əmələ gətirir. Konidilər yetişdikdə yarpağın kutikulasını partladır və xaricə çıxır və sağlam yarpaqların üzərinə düşür.

Venturia cinsinin qara rəngli psevdotetsisi şar şəkildədir. Sancaqvarı kisəsinin psevdoparafizləri vardır. Kisə sporları zeytuni-boz rəngli olub arakəsməlidir. Göbələk torpaqda və bitki qalıqlarında yaşayır.

Alma və armudun dəmçil xəstəliyi böyük iqtisadi əhəmiyyət kəsb edir. Onun təsirindən yarpaqlar vaxtından əvvəl quruyub tökülür, bitki zəifləyir, məhsuldarlıq azalır və meyvələr eybəcərləşir. Nəticədə meyvələr standart uyğun gəlmir və qiyməti aşağı düşür (şəkil 50).



Şəkil 50. *Venturia inaequalis*: 1 – yoluxmuş alma; 2 – psevdotetsi; 3 – konidial spordaşıma: a – sahib bitkinin, b – konidial spordaşıma.

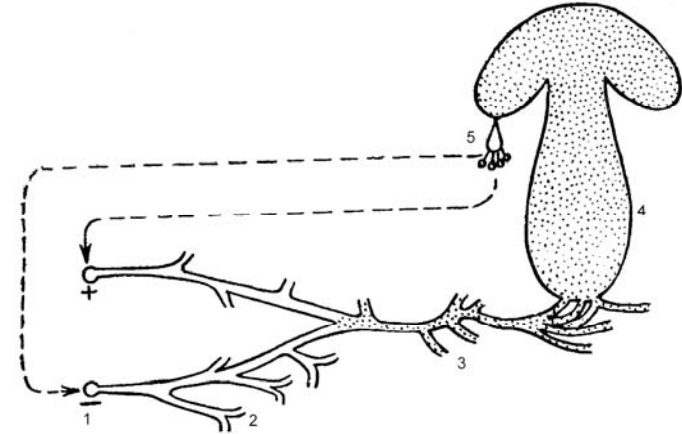
toxumalarında; b – konidilər.

Meyvə bitkilərinin dəmgil xəstəliyi Azərbaycanın meyvəçilik rayonlarında, xüsusilə Quba, Xaçmaz, Şəki, Zaqatala zonasında geniş yayılmışdır.

BAZIDIOMİSETLƏR ŞÖBƏSİ – BASIDIOMYCOTA

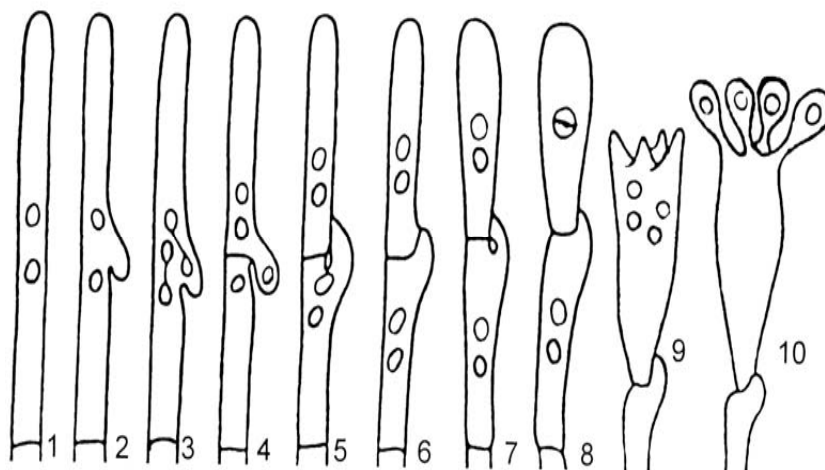
Bazidiomisetlər ali göbələklərin ikinci şöbəsidir. Şöbənin nümayəndələri çoxhüceyrəli mitseliləri olan ali göbələklərdir. Bazidiomisetlər göbələklərin böyük şöbəsi sayılır, buraya 30000-dək müxtəlif quruluşlu nümayəndələr daxildir.

Cinsi çoxalma (somatoqamiya tiplidir) bazidiospordan inkişaf etmiş, haploid mitselinin iki vegetativ hüceyrəsinin birləşməsi ilə gedir. Homotallik növlərdə bir mitselinin müxtəlif hiqləri birləşir. Bazidili göbələklərin əksəriyyətində heterotallik mitselisi vardır. Bu mitseli hiqlərinin ucundakı hüceyrələr şərti olaraq “+” və “-” işarələnilir. Bu hüceyrələr birləşdikdə sitoplazmaları qarışır, nüvələri isə birləşmir. Beləliklə, dikariofit mitselilər əmələ gəlir, onlarda eyni zamanda hiqlərin arakəsmələri qarşısında duran xüsusi kəmərlər hüceyrələri yerləşir. Sonuncular əvvəlcə yan çıxıntılar şəklində inkişaf edir. Dikarionun iki nüvəsi eyni vaxtda bölünüb 4 haploid nüvə verir. Daha sonra hüceyrə bölünür, onun yuxarı hissəsi bazidinin əsası olan ana hüceyrədən ibarətdir. Bazidi kisəli göbələklərin kisəsinə oxşayır (şəkil 51).



Şəkil 51. Papaqlı göbələyin inkişaf tsikli: 1 – bazidiosporlar; 2 – haploid mitseli; 3 – dikariotik mitseli; 4 – dikariotik mitselidən ibarət meyvə cismi; 5 – bazidiosporlu bazidi.

Bazidi dikarion nüvə alır. Onun altında yerləşən hüceyrə və ya ayaqcıq hüceyrəsi qalan iki nüvəni götürür. Bazidinin əsasını təşkil edən ana hüceyrə daxilindəki nüvələr birləşərək diploid nüvə əmələ gətirir. Bu nüvə iki dəfə reduksion yolla bölünərək 2-4 ədəd haploid nüvə verir. Bu zaman bazidinin ucunda, üzərində şişkinliklər yerləşən steriqma əmələ gəlir. Reduksion bölünmə nəticəsində alınmış 2-4 ədəd nüvənin hər biri steriqma vasitəsilə bu şişkinlərin birinə daxil olaraq bazidiospor əmələ gətirir (şəkil 52).

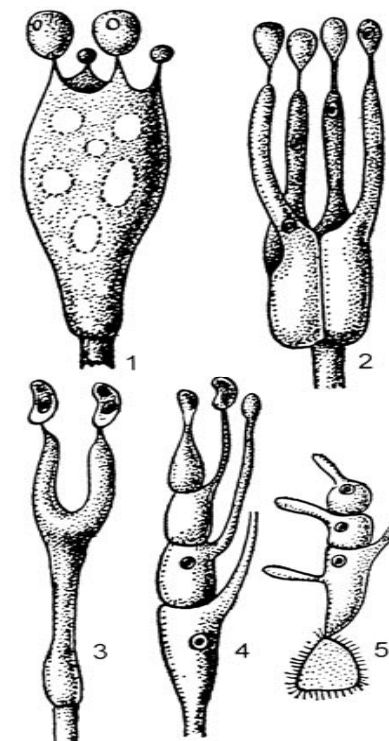


Şəkil 52. Bazidinin və bazidiosporun inkişaf sxemi.

Bazidiosporlar yetişdikcə tökülür, yenidən inkişaf edib haploid mitseli verir. Deməli, bazidili göbələklərdə sporlar xaricdə (ekzogen), kisəli göbələklərdə isə əksinə kisə daxilində (endogen) əmələ gəlir. Quruluşuna görə bazidilər 3 qrupa bölünür:

1. Təkhüceyrəli, silindrik və ya sancaqvarı bazidi – halobazidi adlanır. Onların bazidiosporları bir sırada yerləşib akrospor tipli bazidi əmələ gətirir. Bu tip bazidiosporlar fəal xaric olduğu üçün bütün bazidili göbələklərə aid edilir. Lakin

bəzi nümayəndələrdə bazidi meyvə cismi içərisində yerləşdiyinə görə bazidiosporlar passiv xaric olunur. Bazidilərin formaları və onlarda sporların düzülüşü müxtəlif olur. Bazidiosporlar əsasən bazidinin yan hissəsində yerləşirlər. Belə bazidilərə plevrospor tipli bazidilər deyilir (şəkil 53).



Şəkil 53. Bazidilərin tipləri: 1 – holobazidi; 2,3,4 – heterobazidi və ya fraqmobazidi.

2. Bazidi iki hissədən ibarətdir: genişlənmiş aşağı hissə – hipobazidi, yuxarı hissəsi isə epibazidi adlanır. Epibazidi adətən iki və ya dörd hissədən ibarət olur. Epibazidi arakəsmə vasitəsilə hipibazididən ayrılır. Bu cür mürəkkəb quruluşlu

bazidiyə heterobazidi deyilir.

3. Bazidi eninə arakəsmələrlə dörd hüceyrəyə bölünür. Sporlar bazidinin yan hissəsində inkişaf edirlər. Belə bazidi fraqmobazidi adlanır. Fraqmobazidinin xarakter xüsusiyyəti qalın qılaflı, sükunət dövrü keçirən teliospor əmələ gətirməsidir. Teliosporu bəzən teliobazidi də adlandırırlar. Bazidi və bazidiosporlar bilavasitə mitseli üzərində də əmələ gələ bilər. Lakin bazidili göbələklərdə bazidi meyvə cismi üzərində formalaşır. Onların inkişaf tsiklində dikariotik faza haploid fazaya nisbətən üstünlük təşkil edir. Haploid fazanın ömrü qısadır (o, bazidiosporlar və mitselidən ibarətdir).

Sinfin nümayəndələri zərif hörümçək toruna bənzəyir, pambıqvarı, dəriyəbənzər, pərdəvarı, qabıq, dırnaq və lövhəşəkilli meyvə cisminə malikdirlər.

Açıq meyvə cisimlərində bazidilər üst təbəqədə düzülərək himeni əmələ gətirirlər ki, onu himenofor da adlandırırlar. Şöbənin ibtidai nümayəndələrində himenofor hamardır, ali nümayəndələrdə isə o dişcik şəklində, boruvarı və lövhəvarı olur. Bazidiosporlar fəal yayılırlar. Onların tullanma gücü kisəli göbələklərdə olduğu kimi turqor təzyiqi yüksəldikdə artır.

Qapalı meyvə cismi olan göbələklərdə əsl himeni əmələ gəlir. Odur ki, onlarda bazidinin quruluşu və sporların yerləşməsi müxtəlifdir, meyvə cismi və himenin xarici qılaflı partladıqdan sonra sporlar xaricə çıxır. Bazidili göbələklərin himenoforları müxtəlif rəngdə olur (rəngsiz, sarı, çəhrayı, narıncı və qara).

Şöbənin nümayəndələrində konidilərlə çoxalma nadir halda təsadüf olunur. Beləliklə, bazidili göbələklər aşağıdakı əlamətlərinə görə kisəli göbələklərdən fərqlənilirlər:

1. Kisəli göbələklərdə sporlar endogen ask daxilində, bazidili göbələklərdə isə ekzogen bazidi üzərində əmələ gəlir;

2. Kisəli göbələklərdə cinsi orqanlar vardır, bazidili göbələklərdə isə cinsi orqanlar yoxdur. Bazidili göbələklərdə cinsi çoxalma somatoqamiya tipdədir;

3. Kisəli göbələklərdə haploid faza üstünlüyə malikdir, əvvəlcə askogen hif, sonra kisə əmələ gəlir. Bazidili göbələklərdə isə əksinə, dikariotik və diploid fazanın ömrü uzundur. Onlarda cavan diploid bazidi, haploid bazidiospor və ilk mitseli inkişaf edir. Bəzilərinə haploid dövr bazidipspora kimi ixtisar olunur;

4. Kisəli göbələklərin meyvə cismi haploid mitselidən inkişaf edir, meyvə cismi daxilindəki askogen hif isə dikariotikdir. Bazidili göbələklərin meyvə cismi isə yalnız dikariotik mitselilərdən əmələ gəlir.

Bazidinin quruluşu və inkişaf mərhələlərinə görə bazidili göbələklər üç sinifə bölünür:

1. Holobazidiomisetlər – *Holobasidiomycetidae* və ya *Autobasidiomy-cetidae*. Arakəsməsiz, sancaqvarı və ya silindrik, təkhüceyrəli bazidilər kimi xarakterizə olunur, bazidinin yerləşməsi əsas şərtidir.

2. Heterobazidiomisetlər – *Heterobasidiomycetidae*. Bazidi mürəkkəb quruluşlu olub, epibazidi və hipobazididən ibarətdir. Ana hüceyrə inkişaf etməyərək çıxıntı əmələ gətirir. Haploid nüvələr bu çıxıntıya daxil olduğdan sonra o, arakəsmələrə ayrılır.

3. Teliobazidiomisetlər – *Teliobasidiomycetidae*. Bazidi (arakəsmələrlə fraqmobazidilərə bölünür) sükunət dövrü keçirən qalın qılaflı teleytospor hüceyrəsinə inkişaf edir.

Bir çox mikoloqlar isə Bazidili göbələklər şöbəsini 3 sinfə: Basidiomycetes, Uredinomicetes və Ustilaginomycetes siniflərinə bölürlər.

Holobasidiomisetlər sinfi – Holobasidiomycetes

Holobazidiomisetlər sinfinə ekzobazidilər sırası (bazidi mitseli üzərində formalaşır), himenomisetlər (bazidi mitseli üzərində düzülərək sıx himeni təbəqəsi əmələ gətirir) və qastromisetlər qrup sırası (bazidi meyvə cismi içərisində

yerləşir) daxildir.

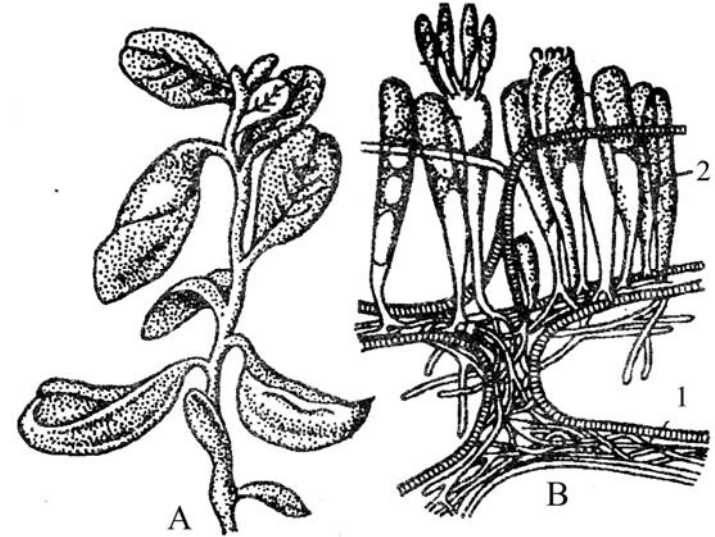
Ekzobazidilər sırası – Ekzobazidiales

Sıraya 20-yə qədər növ daxildir. Bunlar əsasən çiçəkli ali bitkilər üzərində parazit halda yaşayırlar, meyvə cisimləri yoxdur. Bazidi mitseli üzərində himeniyə bənzər sıx olmayan təbəqə əmələ gətirir. Bəzi növlərdə isə bazidi dəstə şəklində yerləşir.

Ekzobazidilər əsasən erikakimilər, daşdələnkimilər, çaykimilər fəsiləsinə aid və digər tropik bitkilər üzərində parazitlik edirlər.

Ekzobazidium (*exobasidium*) cinsi üzərində ilk dəfə 1876-cı ildə böyük rus mikoloqu M.S.Voronin tədqiqat aparmışdır. Alim bu göbələyin bitkilərdə müxtəlif şişlər törətdiyini müəyyən etmişdir.

Bu cinsin geniş yayılmış növü olan *E.vaccinii* mərcangilə bitkisi üzərində yaşayır. Xəstəliyin xarakter əlaməti cavan bu daqlar, yarpaqlar və çiçəklər üzərində ağ, çəhrayı və ya qırmızı rəngli şişin əmələ gəlməsidir. Şiş olan orqanın arxa hissəsi ağ rəngli bazidiospor yığını ilə örtülür (şəkil 54).



Şəkil 54. *Exobasidium vaccinii*: A – yoluxmuş bitkinin xarici görünüşü; B – zədələnmiş bitki hüceyrəsinin kəsiyi: 1 – bitki

toxumasında olan göbələk hifləri; 2 – bazidilər.

Xəstə orqan daxilində göbələyin ikinüvəli (dikariotik) mitseli hüceyrəsi görünür. Sahib bitki epidermisi altında çoxsaylı paralel düzülmüş bazidilər yerləşir. Bazidinin inkişafı zamanı onun iki nüvəsi birləşir, diploid nüvə isə meyoza yolla bölünür, bazidi üzərində 2 – 6 ədəd nazik, uzunsov bazidiosporlar inkişaf edir. Onlar xəstə orqan üzərində ağ örtük əmələ gətirir. Bazidiosporlar bir damla suya düşdükdə bölünüb 3 – 5 ədəd hüceyrə verir. Spordan yaranmış hüceyrələr nazik hif əmələ gətirir. Hifin ucunda isə xırda konidilər formalaşır. Konidi və ya bazidiospor inkişaf edib, hif əmələ gətirir ki, bu da bitkinin bığcıqlarından keçib toxumalara daxil olur və mitseliyə çevrilir. *E. burtii* növünə Qafqazda bitən bir sıra mədəni və yabani bitkilər üzərində rast gəlinir. Bu cinsin *E. vexans* növü Hindistanda çay bitkisinə böyük ziyan vurur.

Hazırda ekzobazidial göbələklərin dörd cinsi məlumdur, növlərin isə dünyanın bütün ölkələrində təsadüf olunur. Bu qrupun mənşəyi hələlik məlum deyildir. Onları yalnız himenomisetlərin yan budağı kimi qəbul etmək olar.

Ekzobazidial göbələklərin *Aphyllorphales* sırasının ibtidai nümayəndələrindən mənşə alması güman edilir. Odur ki, bu göbələklərə sərbəst qrup kimi baxmaq olar.

Himenomisetlər yarımşinfi – Hymenomycetidae

Himenomisetlər bazidili göbələklərin çox geniş yayılmış qrupu sayılır. Buraya 12.000-dən artıq növ daxildir. Bazidilər mitseli üzərində düzülərək himeni adlanan süngərvarı təbəqə əmələ gətirirlər ki, bu sıranın xarakter xüsusiyyətidir. Himeni ali nümayəndələrdə ilk dövrdə qapalı olur, sporlar yetişdikdə isə açılır.

Himenomisetlərin əksər nümayəndələri bitki qalıqları, peyin, çürüntülü torpaq və s. üzərində saprofit həyat tərzini keçirirlər, eyni zamanda ağaclar üzərində parazitlik edən növləri də məlumdur. İstər parazit və istərsə saprofit növlərin

mitseliləri substrat içərisinə daxil olur, nadir hallarda onlar xaricə çıxaraq hörümçək toruna bənzər pambıq və ya dərivarı təbəqə əmələ gətirir. Bəzi nümayəndələrdə rizomorflara, əksər növlərdə isə sklerotsilərə təsadüf edilir. Bazidiospor inkişaf edərkən tək və ya çoxnüvəli hüceyrələrdən ibarət haploid mitseli əmələ gətirir.

Sonralar belə mitselilərdən apoqam yolla dikarionları olan diploid mitselilər əmələ gəlir. Onların üzərində müxtəlif quruluşlu meyvə cisimləri inkişaf edir. İbtidai nümayəndələrdə meyvə cisimləri hörümçək toruna bənzər, bəzən keçəvarı təbəqə şəklində olur. Himeni meyvə cismi üzərində yerləşir.

Sonralar təkamül nəticəsində dəriyəbənzər, mantarlaşmış, ağaclaşmış və yaxud ətli meyvə cisimləri meydana çıxmışdır. İbtidai orqanizmlərin meyvə cisimləri substrat üzərinə sərilir, nisbətən təkamül etmiş orqanizmlərdə isə onların kənarı substratdan qoparaq ya üfüqi, ya da şaquli istiqamətdə durur. Himeni meyvə cisminin alt səthində inkişaf edir. Sporların yayılması və mühafizə edilməsində belə quruluşun böyük əhəmiyyəti vardır. Himenomisetlərdə yetişmiş sporlar ancaq 0,1 – 0,2 mm məsafəyə tullandır və hava cərəyanı vasitəsilə yayılır.

Ağac gövdələri və budaqlarında təsadüf edilən növlərin meyvə cisimləri at dırnağına bənzər forma alır və substrata möhkəm yapışır. Himeni onların alt səthində yerləşir. Torpaqda inkişaf edən nümayəndələrdə qıfvarı, çətirəbənzər və s. meyvə cisimləri müşahidə olunur.

Meyvə cisminin himeni yerləşən hissəsi himenofor adlanır. İbtidai nümayəndələrin himenoforu sadə və hamardır, ali nümayəndələrdə isə o, müxtəlif şıxıntı, qatlar, borucuq və lövhə şəklində olur. Bu quruluş himeni səthini və sporların miqdarını artırır. Məsələn: papaqlı göbələklərin lövhəşəkilli himenoforları himeni səthini 7 dəfə, qov göbələyin boruşəkilli himenoforu isə 150 dəfə genişləndirir.

Himenomisetlərin sporları əksərən təkhüceyrəlidir. Onlar

bazidinin zirvəsindəki steriqma üzərində yerləşir. Bazidi dördsporludur. Yetişmiş sporlar bazidi sporlar içərisindən turqor təzyiqinin artması hesabına 0,1 – 0,2 mm məsafəyə fəal tullanırlar. Xaricə çıxmış sporlar hava cərəyanı vasitəsilə yayılır. Torpaq üzərində yaşayan nümayəndələrin sporları həşaratlar və müxtəlif məməli heyvanlar tərəfindən geniş yayılır.

Himenositlərin sporları rəngsiz və ya rəngli olur. Bəzi nümayəndələrdə bunlar zeytuni, qəhvəyi, bənövşəyi və s. rənglərə boyanır. Himeni təbəqəsinin rəngi bir çox hallarda sporların rənginə uyğun gəlir. Sporların qılağı əksər nümayəndələrdə hamardır, lakin bəzilərdə müxtəlif çıxıntılar nəzərə çarpır. Onların rəngi və quruluşu himenositlərin təsnifatında əsas rol oynayır. Sporların miqdarı isə olduqca böyükdür, hətta bəzi növlərin meyvə cisimlərində milyonlarla sporlar olur.

Himenomisetlərin ibtidai nümayəndələrində meyvə cismi inkişaf edərkən himeni təbəqəsi tamamilə açıq olur, alilərdə isə (cavan dövründə) sadə hiqlərdən ibarət pərdəvarı örtüklə əhatə olunur. Bu xüsusiyyət papaqlı göbələklərdə də nəzərə çarpır. Meyvə cismi inkişaf edərkən onların papağı ayaqcığa doğru əyilir, altında yerləşən cavan himeni pərdə ilə örtülərək mühafizə edilir. Meyvə cismi yetişərkən papaq açılır, pərdə cırılaraq halqa şəklində ayaqcıq üzərində qalır. Bundan əlavə, bəzi növlərdə meyvə cismini tamamilə örtən pərdə müşahidə olunur. Meyvə cisminin böyüməsi və ayaqcığın uzanması nəticəsində pərdə partlayır, ayaqcığın əsasında və papağın üzərində onun qalıqları görünür. Məsələn, çibintutan göbələyin papağı üzərindəki ağ ləkələr həmin pərdənin qalıqlarıdır. Himeni təbəqəsində bazidilərin əlavə, silindrik və ya sancaqvarı parafizlərə də təsadüf edilir. Onlar ikinüvəlidirlər, bazidiosporlar və steriqmalar əmələ gətirirlər, ancaq bazidiləri bir-birindən ayırır və beləliklə, sporların yayılmasını asanlaşdırır.

Himeni təbəqəsində bazidilər eyni vaxtda deyil, müxtəlif vaxtda yetişirlər. Tam yetişmiş bazidi sporlarını tulladıqdan

sonra düşür və əvəzinə yeni bazidi inkişaf edir. Meyvə cisimlərinin vegetasiya müddəti olduqca müxtəlifdir. Tam yetişmiş ətli meyvə cismi olan nümayəndələr çox az, məsələn, bir neçə saatdan bir neçə günə kimi yaşayır, sonra isə çürüməyə başlayırlar. Digər tərəfdən, uzun müddət yaşayan meyvə cisimləri də məlumdur, məsələn, qov göbələklərinin meyvə cismi 80 ilə qədər yaşayır. Belə növlərin bəzilərdə yalnız bir himeni təbəqəsi inkişaf edir, digərində isə köhnə himeni təbəqəsini hər il yenisi əvəz edir. Beləliklə, himenoforlardan təşkil olunan illik zolaqlar yaranır.

Himenomisetlərin meyvə cisimlərinin inkişafı xeyli vaxt tələb edir, məsələn, papaqlı göbələyin meyvə cismi uzun müddət torpağın altında inkişaf etdikdən sonra onun üstünə çıxır. Rütubətli və isti günlərdə bu göbələklərin kütləvi və sürətlə inkişafı onların əvvəldən torpaq altında əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Himenomisetlər belə şəraitdə uzanaraq torpaq üzərinə çıxır və tezliklə papaq əmələ gətirir. Meyvə cisminin inkişafı üçün mitselilərdə müəyyən miqdarda ehtuyat qida maddələrinin toplanması tələb olunur ki, buna bəzi göbələklərdə uzun müddət sərf edilir. Ona görə də payızda inkişaf edən papaqlı göbələklərin meyvə cisimləri adətən iri olur. Ağaclar üzərində təsadüf edilən qov göbələklərinin meyvə cisimləri daha gec, məsələn, bitki xəstələndikdən bir neçə il sonra əmələ gəlir. Belə ki, həqiqi qov göbələyi adlanan *Fomes fomentarius*-un meyvə cismi 3-5 ildən sonra inkişaf edir.

Himenomisetlərin əksər nümayəndələrinin mitseliləri çoxillik olub, substrat daxilində qışlayır. Ona görə də yeməli göbələklərə, xüsusən göbələk bitən yerlərdə çoxlu miqdarda təsadüf edilir. Papaqlı göbələklərin çəmənliklərdə ("şeytan halqası") dairəvi düzlüyü torpaqda yaşayan çoxillik mitselilərin inkişafı ilə əlaqədardır. Mitselilər hər il inkişaf edərək dairənin diametrini artırır.

Bütün başqa göbələklər kimi himenomisetlər də mitselilər vasitəsilə çoxalır, məsələn, şampinonu süni şəraitdə mitselilər

vasitəsilə becərilirlər. Bəzi himenomisetlərin cavan mitselilərində oidilər konididaşıyıcıda və konidilərdə inkişaf edir. Lakin onlarda mitselilərlə çoxalma kisəli göbələklərdə olduğu kimi geniş yayılmamışdır.

Himenomisətlərin nümayəndələri, xüsusilə mülayim iqlimli ölkələrdə daha çox yayılmışlar. Onların əksər nümayəndələri torpaqda, ağac qalıqları üzərində saprofit həyat tərzini keçirir, bəziləri ağac bitkilərində parazitlik edirlər. Papaqlı göbələklərin əksəriyyəti ali bitkilərin kökləri üzərində mikoriza əmələ gətirir. Mikoriza endo-ektotrof və ekto-endotrof tipdə olur.

Endotrof mikoriza zamanı mitselilər kökün parenxim hüceyrələri daxilində yerləşir. Bu zaman kök öz əmici tellərini saxlayır. Endotrof mikoriza göbələklərinə orxidlər fəsiləsinin nümayəndələrini misal göstərmək olar. Bu bitkilərin toxumaları göbələksiz inkişaf edə bilmir. Bir sıra ot bitkilərinin kökündə orxidlərin olması onların inkişafına heç bir mənfi təsir göstərmir.

Ektotrof mikoriza göbələkləri kök üzərində hif yığını əmələ gətirir, nəticədə onda xüsusi kök tükcükləri yaranmır. Bəzən inkişaf zamanı kök hif yığınına dəşir və böyüyür.

Endotrof və ektotrof mikoriza göbələklərini bir-birindən fərqləndirmək çox çətinidir. Odur ki, keçid təşkil edən bu formalar ekto-endotrof mikoriza göbələkləri adlanırlar. Onlara kök üzərində və parenxim hüceyrələr daxilində təsadüf olunur. Bu mikorizalarda kök hüceyrələri canlı olur, əsasən ağac bitkilərində yayılmışlar.

Su bitkiləri müstəsna olmaqla, qalan bütün ot, kol və ağac bitkilərində mikoriza əmələ gəlir. Qeyri-müəyyən göbələklər, ziqomisətlər ot bitkiləri, kisəli (donbalan göbələkləri) və bazidili göbələklər isə ağac bitkiləri ilə mikoriza əmələ gətirirlər.

Göbələk mitseliləri ekto-endotrof mikorizada karbohidratları kökdən alır və heterotrof olduqları üçün üzvi maddə sintez edə bilmirlər, mitseliləri torpağa daxil olur və ondan su və min-

eral duzları, həmçinin üzvi maddələri də mənimsəyirlər. Onların bir hissəsi göbələk, digər hissəsi isə bitki tərəfindən mənimsənilir. Göbələk bitki köklərindən özü üçün lazım olan hazır üzvi maddələri alır. Mikoriza mürəkkəb proses olub, xarici mühitdən də xeyli asılıdır.

Himenomisətlər yarımsinifi himenoforları və meyvə cisimlərinin quruluşuna görə 2 sraya bölünür:

1. Afilloforlar – *Aphyllaphorales*;
2. Papaqlı göbələklər – *Agaricales*.

Afilloforlar sırası – Aphyllaphorales

Afilloforlar sırasına 11 fəsilə daxildir. Fəsilələr meyvə cisimləri, himenofor və himenin quruluşlarına görə bir-birindən fərqlənirlər. Himenoforları hamar, yastı, ətli, qırçınlı, bəzən isə lövhəvarıdır.

Meyvə cismi bir neçə tipdə olur: açıq meyvə cismi nəlbəki, fıncan, papaq, yarım dairə, dırnaq, yastıqcıq, böyrək, uzunsov və s. quruluşda olub, kənarı və ya yan ayaqcığı vasitəsilə dib hissədə himenoforla birləşir.

Afilloforlar sırasının əksər nümayəndələri saprofit, az bir qismi isə parazit həyat tərzini keçirir. Parazit nümayəndələrinə əsasən ağacların gövdəsi üzərində təsadüf olunur. Onlar içərisində mikoriza əmələ gətirən nümayəndələr də vardır. Sıra aşağıdakı fəsillərdən ibarətdir.

Klavariasiyakimilər fəsiləsi – Clavariaceae

Ətli meyvə cisimləri sancaqvarı və ya silindrik formada olub, şaquli istiqamətdə durur, budaqlanmaları ilə fərqlənir. Hamar himenoforlar meyvə bədənini hər tərəfdən əhatə edir. Əksər nümayəndələri meşə torpaqlarında saprofit halda yaşayırlar. Sarı, qırmızı və boz rəngli tallomları birillikdir.

Clavaria və *Sparassis* cinsinin növləri cavan vaxtlarında yeməli olur. *S.crispa*-nın (kələm göbələyi) meyvə cismi dairəvi,

ətli və yeməlidir. Ramiriya (*Ramiria*) cinsi iri inkişaf etmiş meyvə cismi ilə seçilir.

Fəsilənin tifula cinsinin bəzi növləri yabanı bitkilər üzərində parazitlik edir. Əvvəlki nümayəndələrdən fərqli olaraq yonca üzərində parazit halda yaşayan növü inkişaf dövründə sklerotsi əmələ gətirir. Bitki məhv olduqdan sonra sklerotsi üzərində kiçik sancaqvarı meyvə cismi inkişaf edir.

Teleforakimilər fəsiləsi – Telephoraceae

Fəsiləyə daxil olan nümayəndələrin himenoforları yastı və hamar olub, meyvə cisminin bir tərəfində yerləşir. Bəzi ibtidai formalarda meyvə cismi yaranmır. Himeni hörümçək toruna bənzər seyrək mitseli yığını üzərində yerləşir. Lakin tipik nümayəndələrdə meyvə cisimləri dərişəkilli, bəzilərinə isə ətlidir, himenoforlar hamardır. Meyvə cisimləri substrat üzərinə sərilir, bəzilərinin kənarları yuxarı qalxır, hətta üfqi istiqamətdə duran meyvə cisimləri də olur. Ali formalarda isə kasa, qıf, ayaq üzərində dayanan, papaqlı və s. şəkildə meyvə cisimlərinə təsadüf edilir. Onların himenoforlarında ziyil, dişciklər və qatlar müşahidə edilir.

Teleforakimilərin əksər nümayəndələri ağac qalıqları üzərində saprofit həyat tərzini keçirir. Onlardan koniofora (*Coniophora*) taxta tikintiləri, körpü, dəmiryol şpalları və s.-ni çürüdür, bəzilərinə, məsələn, *stereum* cinsinin növlərinə ağac bitkiləri, *hipoxius* cinsinin növlərinə isə ot bitkiləri üzərində təsadüf edilir. *Stereum purpureum* növü meyvə ağaclarında parazitlik edir. Digər saprofit növlər isə meşədə bitən və bəzən anbarda saxlanılan ağacları, oduncağı çürüdür.

Hidnaseakimilər fəsiləsi – Hydnaceae

Buraya daxil olan nümayəndələrin himenoforları ziyilvari və ya dişcikşəkillidir. Meyvə cisimlərinin forma və quruluşu

olduqca müxtəlifdir.

Əksər nümayəndələri ağac bitkilərində saprofit və ya parazit həyat tərzini keçirir, az bir qismi isə torpaqda yayılmışdır. *Hydnum* cinsinin bəzi növləri, məsələn, *H.repentum* cavan dövründə yeməli göbələklərdən sayılır. Parazit növləri isə alma və palıd oduncağını xarab edir.

Qov göbələkləri fəsiləsi – Polyporaceae

Qov göbələklərinin 2500-ə qədər növü məlumdur. Himenoforları boruşəkillidir. Daxili hissəsi himeni qatı ilə örtülmüşdür. Lakin bəzi növlərində himenoforlar budaqlanan qatlar və ya anastomozlaşan lövhə şəklindədir. Burada müxtəlif quruluşlu himenoforlar arasında keçid formalar nəzərə çarpır. Əksər nümayəndələr çox böyük meyvə cisminə malikdir.

Meyvə cismi at dırnağına bənzər, lövhəşəkilli, substrata yapışan və ya mərkəzində ayaqcığı olan papaqşəkillidir. Onlar müxtəlif bərklikdə, ətli, dəri kimi, mantarlaşmış və ağaclaşmış olurlar. Birillik və çoxillik olurlar. Göbələyin papağını kəsdikdə onun yaşını təyin etmək mümkündür.

Yetişmiş sporlar borunun mərkəzinə tullanır, sonra aşağı düşərək hava cərəyanı vasitəsilə yayılırlar. Onların əksəriyyəti ağaclar üzərində saprofit və ya parazit həyat tərzini keçirir. Parazit formaları müxtəlif növ çürümələr törədir. Tikintidə işlədilən ağacların əksəriyyəti bu fəsilənin nümayəndələri tərəfindən çürüdülür. Qov göbələklərinin bir sıra növləri, xüsusilə boletus (*Boletus*) cinsinə aid olanlar meşə torpaqlarında geniş yayılaraq ağac bitkilərinin kökləri ilə mikoriza əmələ gətirir.

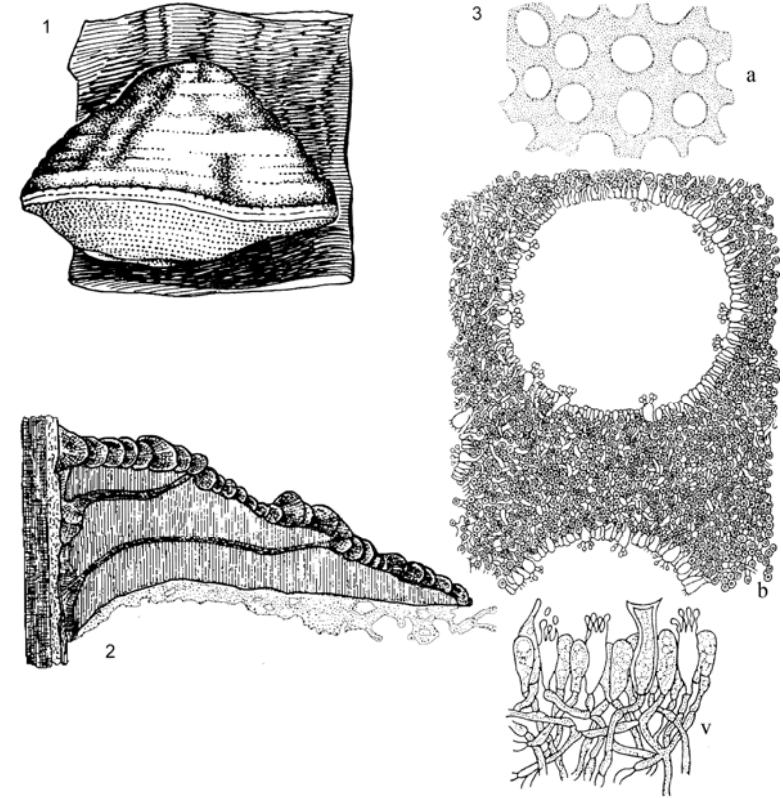
Merulius cinsinin ev göbələyi (*Merullius lacrimans*) növü tikintidə işlədilən ağac materiallarının qəddar düşmənidir. Göbələk mitseliləri oduncağın daxilində yerləşir və qidalanır, üzərində isə əvvəlcə sarımtıl və ya qırmızımtıl damlalı ağ pambığabənzər mitseli yığını əmələ gətirir. Sonralar mitselilər

qalın, boz rəngli örtük təşkil edirlər. Eyni zamanda göbələk eni 7 mm, uzunluğu bir neçə metr olan boz rəngli qayıqlar əmələ gətirir. Burada nazik qabıqlı mitselilərdən əlavə qayıqlara mexaniki möhkəmlik verən qalın qabıqlı hiflərə də təsadüf edilir. Eyni zamanda arakəsmələri olmayan və göbələyi su ilə təmin edən uzun hüceyrələr də müşahidə edilir ki, nəticədə göbələk əlverişsiz substrat üzərində belə inkişaf edə bilər. O, əsasən divar üzərində uzanaraq bir mərtəbədən digərinə keçir, əlverişli şərait yarandıqda isə yenidən inkişaf edərək mitseli əmələ gətirir. Ev göbələyində meyvə cismi çox nadir hallarda yaranır və substrat üzərində sərilmiş vəziyyətdə olur, əvvəlcə ağ, sonra isə 0,5 m-ə qədər diametri olan qonur sarı rəngli lövhə əmələ gətirir. Göbələyin ifraz etdiyi fermentlər oduncağın hüceyrə divarını uzununa və eninə parçalayır. Parçalanmış hissələr ovulub toz şəklinə keçir. Quruluşuna görə əvvəlki növdən fərqlənən və həmçinin ev göbələyi sayılan digər göbələklər də vardır ki, onlar tikintidə işlədilən ağac materialına böyük ziyan vurur. Göbələk vaxtında aşkar olunub ona qarşı mübarizə aparılmadıqda, hətta evlərin uçmasına səbəb olur.

Ev göbələkləri əsasən sporlar və mitseli vasitəsilə yayılır. Onların inkişafı üçün az (28-60%) miqdarda rütubət tələb olunur.

Fomes (*Fomes*) qov göbələklərinin ən geniş yayılmış cinsidir. O, çoxillik möhkəm meyvə cisminin olması ilə fərqlənir. Himenoforları boru şəklində olub, hər il yeni qat əmələ gətirir. Göbələyin mitseliləri ağacların gövdələri üzərində fakultativ parazit həyat tərzini keçirir və burada at dırnağına bənzər, yan tərəfləri ilə yapışan meyvə cismi əmələ gətirir. Həqiqi qov göbələyinə (*F.fomentarius*) quru və ya zəif ağac bitkilərinin gövdələrində təsadüf olunur, at dırnağına bənzər açıq-boz rəngli, qabıqlı meyvə cismi əmələ gətirir. Meyvə cisminin ətli hissəsi sarımtıl-mixəyi rəngli yumşaq və quru dəriyə bənzəyir, ondan qanaxmanı saxlayan dərman və kibritin əvəzedicisi kimi istifadə edilir (şəkil 55).

Poliporus (*Polyporus*) cinsi əvvəlcə yumşaq, sonra isə bərkiyən birillik meyvə cismi əmələ gətirir. Müxtəlif ağac bitkiləri üzərində saprofit və parazit halda yaşayır. Cüzi bir qismi yeməli göbələklər sayılır. Bəziləri isə çəkisi 20 kq-a çatan qida məqsədilə istifadə olunan böyük yemiş boyda meyvə cismi verir.



Şəkil 55. *Fomes fomentarius* qov göbələyinin meyvə cisminin quruluşu: 1 – meyvə cismi; 2 – üçillik meyvə cisminin kəsiyi; 3 – boruşəkilli himenoforun kəsiyi: a) kiçik böyüdücüdə; b) – böyük böyüdücüdə; v) – sistidli himeni.

Dedalea cinsi nümayəndələrinin meyvə cisimləri odunlaşmış halda olub, çoxillikdir. Ona ölü oduncaq üzərində

(əsasən palıdda, şpallarda) rast gəlinir.

Lenzites cinsindən olan göbələk ağac, şpal, teleqraf dirəkləri və s. üzərində yaşayaraq oduncağı xarab edir.

Yuxarıda qeyd olunan cinslərin nümayəndələri Azərbaycanda Quba, Şəki, Zaqatala və Talış meşələrində daha çox yayılmışlar.

Onların növ tərkibi ətraflı öyrənilmişdir. Qov göbələkləri meşə bitkilərinə çox böyük ziyan vururlar. Onlara qarşı ən mühüm mübarizə vasitəsi profilaktika tədbirlərinin həyata keçirilməsidir. Xəstə ağacların meşələrdən çıxarılması, heyvanların meşədə otarılmasının qadağan olunması, kəsilən ağacların qonşu ağacları zədələmədən yıxılması əsas mübarizə tədbirləri sayılır. Onların nümayəndələri rütubətli şəraitdə quru oduncaqları, məsələn, dəmiryol şpalları, şaxtalarda istifadə olunan dirəkləri, teleqraf və körpü dirəklərini və s. çürüdürlər. Qov göbələkləri bu məqsədlə istifadə olunan ağacların hər il təxminən 10%-ni çürüdərək təsərrüfata milyonlarla ziyan vururlar. Onlarla mübarizə məqsədilə ağacları antiseptik maddələrlə isladirlar.

A.S. Bondartsev ev göbələklərinin sistematika və ekologiyasına dair geniş tədqiqat işləri aparmışdır. Onun bu işlərinin nəticəsi olan “Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа” (1953) adlı kitabı qov göbələklərinə həsr edilmiş dəyərli əsərlərdən biri sayılır.

Azərbaycanda bu göbələklərin ekologiyası, fiziologiyası və biokimyasını prof. X.Q. Qəmbərov tədqiq etmişdir.

Boletus cinsi çox az yaşayan ətli meyvə cismi ilə xarakterizə olunur. O, papaq və ayaqcıqdan ibarətdir. Papağın alt hissəsində yerləşən himenoforlar boru şəklində olub, mitselilərdən asanlıqla ayrılır. Ali nümayəndələrdə cavan himenaforları mühafizə edən örtük olur. Boletusun əksər növləri torpaq saprofitləridir, bəziləri isə ali bitkilərlə mikoriza əmələ gətirir.

Papaqlı göbələklər sırası – Agaricales

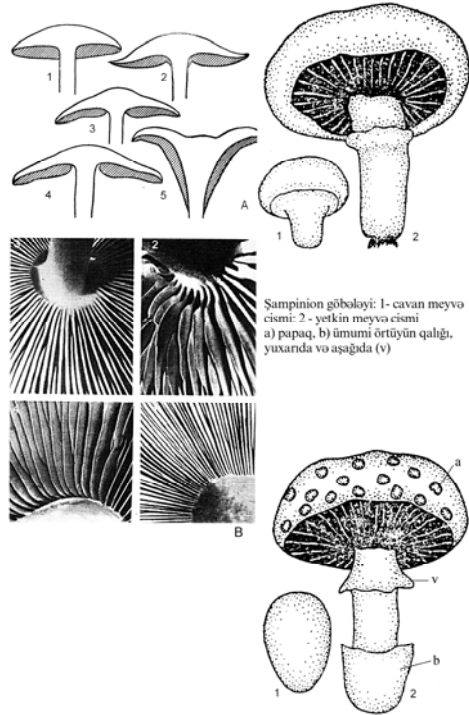
Meyvə cismləri yumşaq və birillikdir. Papaqlı göbələklər əsasən lövhəşəkilli himenoforlarla xarakterizə olunur. Meyvə cismləri mərkəz və ya yan ayaqcıq üzərində oturan, papaqşəkilli, ətli və şirəli olur. Bu göbələklər az yaşayırlar. Bəzilərinin meyvə cismləri quru və dəri kimidir. Lövhəşəkilli himenoforlar əksəriyyətlə papağın altında, onun ayaqcıqla birləşən hissəsində radial düzülmüşdür. Əksər nümayəndələrdə onlar sadədir, lakin bəzilərinə budaqlanır və ya anastomozlar əmələ gətirir. Himenoforların altında psevdoparenximadan təşkil olunmuş subhimenial qat yerləşir ki, burada bazidilər yaranır. Lövhələrin mərkəzi hissəsini troma adlanan hiflər təşkil edir. Bəzi nümayəndələrdə onlar bir-biri ilə qarışır, bir qismi isə psevdoparenxima əmələ gətirir.

Papaqlı göbələkləri əksər nümayəndələri meşə torpaqlarında, çəmənliklərdə saprofit halda yaşayırlar. Burada mikoriza əmələ gətirən çoxlu miqdarda nümayəndələr vardır, parazitlər nisbətən azdır. Bəzilərinə qurumuş oduncaq üzərində təsadüf edilir. Papaqlı göbələklərin qov göbələklərinə nisbətən təsərrüfat əhəmiyyəti azdır. Lakin onların şpallar, dirəklər, taxtalar və s. çürüdən növləri də məlumdur. Yeməli papaqlı göbələklər yalnız qida əhəmiyyətinə malikdir. Bu fəsiləyə, həmçinin bir çox zəhərli göbələklər də daxildir (şəkil 56).

Papaqlı göbələklərin tipik nümayəndəsi şampinionlardır (*Agaricus* və *Psalliota*). Bu göbələklər peyinli torpaqlarda, yol kənarı, mal pəyəsi ətrafında və s. yerlərdə yayılmışlar. Buraya yüksək keyfiyyətə malik yeməli göbələklər daxildir. Xüsusilə çöl şampinionu (*P.campestris*) yüksək kalorili qidadır.

Russula cinsinin bir sıra növləri yeməlidir; bəzən bunların qabığını soyub çiy yeyirlər. Yalnız kötüklərdə təsadüf olunan armillarianın növündən qida məqsədilə istifadə olunur. Amanita cinsinə çoxlu miqdarda zəhərli növlər daxildir. Onların papaqları üst tərəfdən zeytuni-yaşılmıtlı, yaşıli-sarı və ya ağımtil rəngdə olur. Rütubətli havada yapışqanlıdır. Lövhələri ağımtil və ya yaşılmtil-sarıdır. Ayaqcığının içərisi əvvəlcə dolu

olur, sonra burada boşluq yaranır, üzərində örtüyü halqaya bənzər qalığı müşahidə olunur. Onun qaidəsini əhatə edən ümumi örtüyündə qayıq müşahidə edilir. Göbələk yeyildikdən bir neçə saat sonra zəhərlənmə meydana çıxır. Zəhərlənənlər çox çətin sağalırlar, zəhərlənmə çox vaxt ölümlə nəticələnir. Zəhərlənmə əlamətləri uzun müddət qalır. Meyvə cisminin quruluşu, ümumi örtüyün olması, lövhələrin yerləşməsi, troma tipli hiflərə, himenoforum rəngi, sporun quruluş və rənginə görə papaqlı göbələklər sırası bir neçə fəsilərə bölünür.



Şəkil 56. Papaqlı göbələklərdə lövhələrin birləşmə tipləri (A – sxem, B – foto): 1 – kənarları ilə bədənin birləşməsi; 2 – dişciklərlə birləşməsi; 3-4 – sərbəst lövhələr, 5 – aşağı enən.

Şampinion göbələklər fəsiləsi – Agaricaceae

Fəsilənin 13 cinsi vardır. Lövhələr sərbəstdir, çox nadir

halda bir-biri ilə birləşirlər. Fəsilənin nümayəndələri özünəməxsus örtüyə malikdirlər. Ayaqcıqda isə örtük halqavari formadadır. Sporlar ağ və qara rəngdə olur. Meyvə cisimləri böyükdür, ayaqcığın uzunluğu 30, papaqcığın diametri isə 25 sm-ə bərabərdir.

Şampinionların geniş yayılmış cinslərindən Agaricus və Macrolepiota-nı göstərmək olar. Bir çox ölkələrdə süni yolla A.bisporus növü becərilir. Hazırda bütün dünya qarşısında duran ən vacib məsələ zülal problemidir.

Artıq dünyanın 70 ölkəsində süni yolla yeməli göbələklər becərilir. 1992-ci ilin məlumatına əsasən dünyada 1 milyon tondan çox göbələk istehsal olunur. Tərkibindəki zülalın miqdarı və keyfiyyətinə görə göbələklər tərəvəzləri qabaqlayır. Alimlər müəyyən etmişlər ki, süni yolla yetişdirilən şampinion göbələyinin mitselilərində zülalın miqdarı 50 %-dən çoxdur, onun 90%-i orqanizm tərəfindən mənimsənilir.

Göbələklərin tərkibində yüksək keyfiyyətli zülal, vitaminlər, mineral maddələr və digər qida məhsulları vardır. Yüksək keyfiyyətli qida kalorisi müasir tələbləri ödəyir. Odur ki, şampinionların müasir sənaye istehsalı ilə məşğul olmaq sərfəlidir. Heyvanları müasir tələblərə uyğun şəkildə bəslədikdə 1 il 1 ha sahədən 63,5 t zülal əldə edilir. Eyni sahədən 1 il ərzində 567 t quru göbələk zülalı almaq mümkündür.

Azərbaycanda papaqlı göbələklərin növ tərkibi, yayılma və ekologiyası A.S. Sadıxov tərəfindən öyrənilir.

Qasteromisətlər yarumsinfi – Gastromycetidae

Qasteromisətlərdə tam qapalı meyvə cisimləri olan göbələklər daxildir. Himeni qatı daxilində yerləşdiyi üçün bazidiosporlar da meyvə cismi daxilində əmələ gəlir.

Meyvə cisimlərinin forması çox müxtəlifdir. Dairəvi, ulduzvari, habelə başcıq, papaqcıq, səbət və s. şəkildə meyvə cisimlərinə təsadüf edilir. Ölçüləri 2 – 3 mm-dən 0,5 m-ə qədər bəzən daha artıq olur.

Qasteromisetlərin meyvə cisimləri daxili və xarici qatlardan təşkil olunmuşdur. Xarici təbəqə peridi, spor əmələ gətirən daxili təbəqə isə qleba adlanır. O, müxtəlif formalı boşluqlar və hiflərdən ibarətdir. Hiflər yığımına troma deyilir. Bazidilər bəzi nümayəndələrdə meyvə cisimlərinin daxilində himeni əmələ gətirir.

Qrupun əksər nümayəndələri torpaq saprofitləridir, az bir hissəsi isə çürüyən kütüklər üzərində yaşayır. Torpaqda yayılmış nümayəndələrdə meyvə cisimləri torpağın altında inkişaf edir. İbtidai nümayəndələrdə torpağın altında qalır, alilərdə isə üstə çıxır. Torpağın altında qalan meyvə cisimlərinin sporları donbalan göbələklərində olduğu kimi onlara qidalanan heyvanlar vasitəsilə yayılır. Bəzi ali nümayəndələrdə yetişmiş meyvə cisminin qlebası rənglidir, əriyərkən çox pis iy verir. Ət və meyit milçəkləri onun üzərinə yığılaraq sporları yayır.

Qasteromisetlərin sporları tünd rəngli və təknüvəlidir. Bəzi nümayəndələrdə sporlar steriqma üzərində ikinüvəli olurlar.

Tipik nümayəndələri çəmənliklərdə bitən bovistalikoperdon və ya tozanaq cinsləridir.

Meyvə cisimləri dairəvidir. Bəzi növlərində ayaqcıqlar olur. Cavan meyvə cisimləri əvvəlcə ağ və kövrək olur, sonradan qonurlaşır, içərisi sporlar və kapillisilərlə dolur. Külli miqdarda əmələ gələn sporlar meyvə cisminin təpəsində yaranan dəşik vasitəsilə yayılır. Məsələn, diametri 0,5 m olan iri likoperdonda 7,5 milyon spor inkişaf edir. Onların əksəriyyəti meyvə cismi əmələ gətirsəydi, III nəsilə alınan meyvə cisimlərinin ümumi həcmi Yer kürəsindən 800 dəfə böyük olardı. Lakin sporların əksəriyyəti yaşamaq uğrunda mübarizədə məğlub olur və inkişaf etmir, likoperdona isə çox az təsadüf edilir.

Yer ulduzu və ya qaster (*Gaster*) adlanan göbələk şam meşələrinin qumlu torpaqlarında geniş yayılmışdır. İlk dövrdə

qasterin meyvə cismi dairəvi olur, lakin yetişmə dövründə onun xarici qatı ulduzşəkilli hissələrə parçalanır və bu hissələr aşağıya doğru əyilir. Meyvə cisminin daxili qatının təpəsində xüsusi məsamə əmələ gəlir ki, sporlar buradan xaricə çıxır və yayılır. Ulduzşəkilli parçalar hiqroskopik olduğu üçün rütubətli günlərdə aşağıya, quraqlıq keçən günlərdə isə yuxarıya tərəf əyilir.

Qastromisetlərin bəzi nümayəndələrində, meyvə cisimləri çox maraqlı quruluşa malikdir. Onlara çürümüş quru oduncaq üzərində təsadüf edilir. Meyvə cisimləri ölçüsü 1-1,5 sm-ə yaxın olan fincan və ya qədəhbənzər şəkildədir, içərisində peridiol adlanan yumurtayabənzər hissəciklər yerləşir. Peridiolların daxilində sporlar əmələ gəlir, meyvə cismlərindən qopub düşür, örtükləri parçalandıqdan sonra sporlar xaricə çıxır.

Bu qrupdan olan fallusun (*Phallus*) nümayəndələri əsasən tropik ölkələrdə yayılmışlar. Lakin onun bəzi növləri Zaqatala meşələrində geniş yayılmışdır. Göbələklərin cavan meyvə cismi ağ örtüklə əhatə olunmuş böyük yumurta şəklindədir. Reseptakul meyvə cismi yetişərkən onun örtüyünü partladır və 30 sm-ə kimi uzanır, üzərində yaşılmtıl rəngli, konussəkilli spor əmələ gətirən qleba yerləşir. Sonuncu tezliklə spor yığımından təşkil olunmuş yaşılmtıl-qara rəngli selik damlaları əmələ gətirir. Göbələk meyit qoxusu verməklə milçəkləri özünə cəlb edir və beləliklə də sporlar tez yayılır. Fallusa yaxın olan diktiofora cinsində reseptakulun yuxarı hissəsindən aşağıya doğru yönələn zəngşəkilli tor əmələ gəlir.

Reseptakul yüksək sürətlə inkişaf edir və proses 1-2 saatdan 48 saata qədər davam edir. Hal-hazırda bu proses Amerika mikoloqları R. Zinger və A. Simit tərəfindən öyrənilir. Qastromisetlər təbiətdə üzvi maddələrin parçalanmasında yaxından iştirak edirlər. Bu göbələklərin biologiyası bu gün də hərtərəfli öyrənilməmişdir.

Heterobazidiomisetlər sinfi
– Eterobasidiomycetidae

Bunların çoxhüceyrəli mürəkkəb bazidisi iri steriqmalara malikdir. Bazidi iki hissədən ibarətdir: genişlənmiş aşağı – hipobazidi və yuxarı – epibazidi. Epibazidi 2 – 4 hüceyrəli olub, arakəsmə ilə hipobazididən ayrılır. Belə bazidi heterobazidi adlanır. Bazidiosporlar tək və ya çoxhüceyrəli olurlar. Heterobazidiomisetlərin meyvə cismi həlməşik-selikli, bəzən isə quru qabıq, yastıqçıq, mərcan və buynuz şəklində olur. Quru havada onlar suyunu itirir, rütubətli şərait yarandıqda isə əvvəlki vəziyyətini alır. Əksər nümayəndələri saprofitdirlər, parazit nümayəndələrinə yaşıl bitkilər və həşaratlar üzərində rast gəlinir. Aşağıdakı sıralara bölünür.

Aurikularialar sırası – Auriculariales

Aurikulariaların bazidisi uzun silindr formasındadır. Üç ədəd eninə arakəsmə bazidini bir-biri üzərində yerləşən dörd hüceyrəyə ayrılır. Bazidinin steriqma hüceyrələri müxtəlif ölçülüdür. Hər steriqma üzərində bir bazidiospor yerləşir.

Sıranın praktiki əhəmiyyəti olan ən böyük fəsiləsi septobazididir. Bu fəsilənin septobazidium (Septobazidium) cinsi söyüd, yasəmən və quşarmudu ağacları üzərində parazit həyat tərzini keçirir. Onlar həşaratlar vasitəsilə yayılır, bəzən də onların üzərində parazitlik edir.

Septobazidium qalın divarlı probazidi və dördhüceyrəli bazidi ilə xarakterizə olunur. Çanaqlı yastıca üzərində parazit halda yaşayır. O, septobazidiumdan birillik meyvə cismi və rəngli qalın qıfıqlı probazidi ilə fərqlənir.

Sıranın ikinci fəsiləsi aurikularia (Auriculariaceae) müxtəlif quruluşlu meyvə cismi ilə fərqlənir. Fəsilənin helikolea cinsi cürümüş iri ağac gövdələri üzərində yaşayır, selikli, bəzən isə quru olur (şəkil 57).



Şəkil 57. *Auricularia*. Meyvə cisminin en kəsiyi.

Bəzi növlər ev milçəyi üzərində parazitlik edir. Helikobazidium geniş yayılmış cinslərdəndir. Onun *H.purpureum* növü çürümüş ağac gövdələri üzərində yaşayır. Göbələyin qeyri-müəyyən stadiyası rizoktoniyadır (Rhizoctonia). Bu cinsin növü ali bitkilərin köklərində parazit həyat tərzini keçirir. İnsanın qulaq seyvanına oxşayan aurikularia qurumuş budaq üzərində yaşayır, Uzaq Şərqdə və Sakit okean adalarında insanlar tərəfindən qida kimi istifadə edilir.

Fleogenlər fəsiləsi qastromisetlərə oxşayır, lakin qapalı meyvə cisimləri ilə fərqlənilir. Onun bir çox növü qurumuş ağac qabıqları üzərində yaşayır, başcıgəbənzər meyvə cismi vardır.

Drojalkovlar sırası – Tremellales

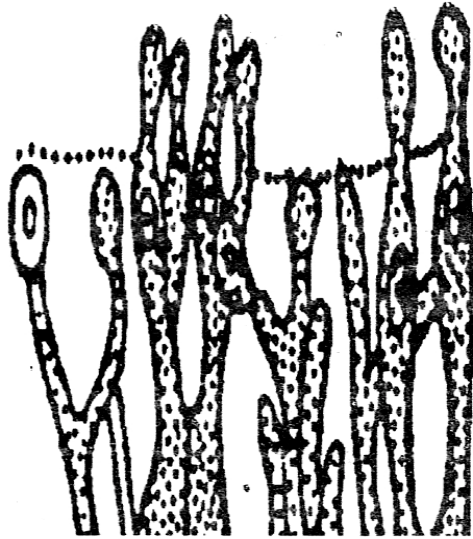
Sıraya dairəvi və ya yumru, dördhüceyrəli bazidisi olan göbələklər daxildir. Bazidi eninə və uzununa arakəsməyə malikdir.

Sirobazidilər fəsiləsinin bazidiləri zəncirvarıdır. Steriqmaları qısa olduğuna görə bazidiosporlar bilavasitə bazidi üzərində

yerləşmişlər. Fəsilənin yalnız bir sirobazidium cinsi vardır.

Drojalkovlar fəsiləsində bazidi hif üzərində tək halda əmələ gəlir. Steriqmaları yaxşı inkişaf etmişdir. Bazidiosporlar ikinci əmələ gəlmiş sporelardan və ya konidilərdən inkişaf edir, sonradan tumurcuqlanıb çoxalır və maya göbələkləri koloniyasına bənzəyən koloniya əmələ gətirir.

Fəsilənin eksidiopsis cinsi çürümüş ağac gövdəsi üzərində yaşayır. Eksidi cinsinin meyvə bədənini iri marmalada bənzəyir. Drojalkovlar cinsi əvvəlki cinslərdən sarı-çəhrayı rəngli meyvə cismi kürə və ya ellipsşəkilli bazidiosporu ilə fərqlənirlər (şəkil 58).



Şəkil 58. Tremella. Meyvə cisminin en kəsiyi.

Dakrimisetlər sırası – Dacrymycetales

Bazidisi silindrik olub, uc hissəsi çəngəl kimi budaqlanır. Hər bir ikiçixıntılı budaq üzərində bir bazidiospor yerləşir. Dakrimisetlərin əksəriyyətində bazidiosporlar çoxhüceyrəli olur. Meyvə cismi sancaqvarı, qarmaqşəkilli, həlməşik, selikli

və s. quruluşa malikdir.

Sıranın bütün nümayəndələri çürümüş ağac gövdələri üzərində saprofit halda yaşayır. Calosera viskoza növü buynuzə oxşayır və rütubətli torpaqlarda yayılmışdır. Şam ağacının quru budaqları üzərində Dacromyces növü sarı-çəhrayı rəngli selikli-həlməşik kütlə əmələ gətirir.

Meyvə cisminin quruluşuna görə heterobasidiomycetidae sinfinin ayrı-ayrı qrupları arasında oxşarlıq vardır. Onların meyvə cismi ilə Basidiomycetes şöbəsinin nümayəndələrinin meyvə cisimləri arasında ümumi uyğunluq mövcuddur. Hal-hazırda bəzi mikoloqlar heterobazidial göbələklərə yekcins monofletik qrup kimi baxırlar. Ona görə də bu sinfin ləğv olunması və yaxud genişləndirilməsi qarşıya məqsəd qoyulur.

Sporların oxşar quruluşda olması təsnifatda mühüm rol oynayır. Eyni zamanda sporların cücərməsi, bazidinin quruluşu, çoxhüceyrəli və ya böyük steriqmalı olması heterobazidial göbələklərə ayrıca bir qrup kimi baxıldığı və sinif adı verildiyini bir daha sübut edir.

Tulasnellales sırası

Sıranın nümayəndələri yaşadığı yarpaq, gövdə və budaq üzərində keçəyə bənzər yığın əmələ gətirir. Mitseli yığını içərisində kürəvi və yaxud armud formalı bazidi əmələ gəlir. Steriqmalar təkhüceyrəli bazidi üzərində oturur. Steriqmalar 4, nadir hallarda 7 hüceyrəli olur. Steriqmalar şarşəkilli, yuxarı hissəsi nisbətən sıxılmış olur. Bu sıraya yalnız Tulasnellaceae fəsiləsi aiddir. Bu fəsilənin ən geniş yayılmış növü Tulasnella fuscoviolaceae-dir. Bu göbələk növünə əsasən bitkiləri üzərində rast gəlinir. Göbələk bitkinin gövdəsində narıncı rəngli 15 sm diametrində şiş əmələ gətirir.

Tremellales sırası

Bu sıraya aid olan göbələklərin meyvə cismi yastıqcıq, şlyapa və düz duran formadadır. Bazidi 2, nadir hallarda 4

hüceyrəli olur. Steriqmalar uzunsov və ya silindrik formalıdır. Bu sıraya 2 fəsilə aiddir.

Teliobasidiomycetes sinfi

Bu sinifə aid olan göbələk növləri ali bitkilər üzərində obliqat parazitdirlər. Bazidi sakit dövr keçirən teliospordan əmələ gəlir ki, bu da möhkəm xarici membrana malikdir. Xarici membran əsasən xitindən təşkil olunmuşdur. Sinfin nümayəndələri obliqat parazit həyat tərzini keçirdiklərinə görə meyvə cismindən məhrumdurlar. Sinif iki sıranı özündə cəmləyir: Ustilaginales (sürmə göbələkləri) və Uredinales (pas göbələkləri).

Sürmə göbələkləri sırası – Ustilaginales

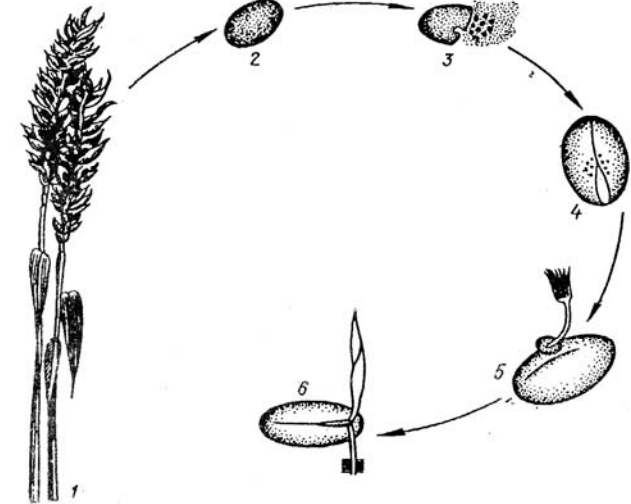
Sürmə göbələklərinin mitseliləri sahib bitkinin toxumaları arasında yayılır və haustorisi vasitəsilə bitkinin sintez etdiyi hazır üzvi maddələri mənimsəyir. Mitseli ikinüvəlidir (dikariotikdir). Göbələyin teliosporları inkişaf edib dörd hüceyrəli, bəzən isə bir hüceyrəli bazidi əmələ gətirir.

Sürmə göbələklərinə çiçəkli ali bitkilər üzərində parazit həyat tərzini keçirən nümayəndələr daxildir. Qeyd etməliyik ki, bu göbələklər əsasən taxıllar fəsiləsinə aid olan bitkilər üzərində obliqat parazit həyat tərzini keçirirlər. Onlar taxıl bitkilərinin sünbül və gövdələrində sürmə xəstəliyi törədirlər. Sünbüllərdə dən əvəzinə qara toz yığını əmələ gəlir. Bitkinin üzəri həmin toz yığını ilə örtülür. Ona görə də bu xəstəliyi sürmə xəstəliyi adlandırırlar. Toz yığını göbələyin sükunət dövrü keçirən teliosporları və ya sürmə sporlarından ibarətdir. Toz quruluşlu sürmə sporları asanlıqla yayılır. Bu tip tozlu sürmə adlanır.

Digər tipdə isə sporlar bir-birilə yapışır. Ona bərk sürmə və ya daş sürmə deyilir. Sürmə göbələkləri taxıl bitkiləri üzərində daha geniş yayılmışdır. Bunlardan aşağıdakıları göstərmək olar.

Buğdanın bərk sürməsi – Tilletia tritici

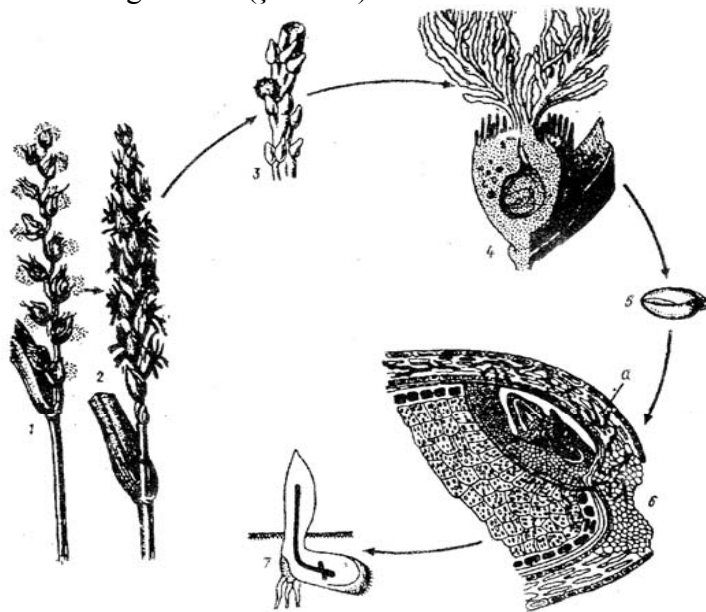
Səpin zamanı dənə bərabər torpağa düşmüş sürmə sporları inkişaf edərək dördhüceyrəli bazidilər əmələ gətirir. Onların üzərində teliosporlar inkişaf edir. Bəzən teliosporlar tökülür, cütləşir və ya tumurcuqlanır, daha sonra yaranmış cavan hüceyrələr. Bu hüceyrələrdə heterotallizm müşahidə olunur. Əmələ gəlmiş ikinüvəli hüceyrə inkişaf edərək ikinüvəli diploid mitseli verir. Mitselilər cavan buğda cücərtilərini dəşərək daxilinə keçir, gövdənin inkişaf nöqtəsinə çatan kimi uzanır. Beləliklə, onlar gövdənin daxilində inkişaf edərək düyündən və düyünaralarından keçən mitselilər əmələ gətirir. Xəstəliyə tutulmuş bitki xarici görünüşü etibarilə sağlam bitkilərdən fərqlənmir. Bir neçə müddətdən sonra sünbül əmələ gələrkən mitselilər bitki toxumasındakı ehtiyat qida maddələri hesabına fəal inkişaf edərək tünd qabıqlı kiçik hüceyrələrə – sürmə sporlarına və ya teliosporlara bölünür. Xəstə bitki sünbül açarkən onun dənə xaricdən nazik qabıqla örtülür, daxilində isə toz halında teliospor kütləsi əmələ gəlir. Teliosporlar asanlıqla partlayır və sürmə sporları məhsul döyülərkən sağlam dənə üzərinə yapışır. Belə dəndən toxum kimi istifadə olunduqda bitki yenidən xəstələnir. Darı sürməsi, çovdarın gövdə sürməsi və s. bu yolla inkişaf edir (şəkil 59).



Şəkil 59. Buğdanın bərk sürməsi: 1 – yoluxmuş buğda sünbülü; 2 – sporlarla dolu dən; 3 – sporların yayılması; 4 – buğda dənini üzərində olan sporlar; 5 – sporun yetişməsi; 6 – göbələk cücərtisinin buğda cücərtisinə keçməsi.

Buğdanın tozlu sürməsi – *Ustilago tritici*

İnkişaf yolu əvvəlkilərdən fərqlənir. Taxıl bitkiləri çiçəkləyən dövrdə göbələyin teliosporları dişicik ağzızcığına düşür, inkişaf edərək dördhüceyrəli bazidi əmələ gətirir. Onda xüsusi bazidiospor əmələ gəlmir. Lakin bazidi hüceyrələri cütləşərək diploid mitselilər verir və uzanaraq dişiciyin yumurtalığına çatırlar. Çiçəyin zədələnməsi dəninin əmələ gəlməsinə mane olmur və xarici görünüşcə sağlam dən yetişir, lakin onun epidermisi daxilində göbələyin mitselisi yerləşir. Xəstə dəndən toxum üçün istifadə olunduqda normal böyüyür, lakin onun toxumasında, xüsusilə inkişaf nöqtəsindəki göbələk mitseliləri sünbül açan dövrdə güclü inkişaf edərək çoxlu miqdarda teliosporlar əmələ gətirirlər (şəkil 60).



Şəkil 60. Buğdanın tozlu sürməsi; 1 – 2 çiçəklənən bitkidə

sporların yayılması; 3 – çiçək dişiciyinin ağzında olan sporlar; 4 – toxumun rüşeyminə keçən göbələk cücərtisi; 5 – dəninin yoluxması; 6 – yoluxmuş dəninin kəsiyi; 7 – mitselinin cücərtisi.

Sünbülün dayaq oxundan başqa bütün hissələr tələf olur və qara rəngli teliospor yığını əmələ gəlir. Teliosporlar külək vasitəsilə çiçəkləyən sağlam bitkilərə keçir və xəstəlik göstərilən qayda üzrə yenidən əmələ gəlir.

Qarğıdalının qovluqlu sürməsi – *Ustilago zeae mayis*

Bu xəstəliyə qarğıdalının bütün yerüstü orqanlarında rast gəlinir. Qovuqlu sürmə yaşlı bitkilərin cavan toxumasında, zərif epidermisli hissələrdə müşahidə olunur. Sürmə sporları bitki üzərinə düşür, inkişaf edərək dördhüceyrəli bazidi əmələ gətirir. Burada yetişmiş bazidiosporlar tumurcuqlanaraq zəncir təşkil edir. Tumurcuqlarla çoxalma torpaq üzərində getdikdə tumurcuqlanan hüceyrələr külək vasitəsilə sağlam bitkilər üzərinə düşür və darının sürmə göbələyində olduğu kimi diploid mitselilərlə bitkini xəstələndirir. Toxumaya daxil olmuş mitselilər müəyyən hissədə yayılır və onu qıcıqlandırır, sağlam hüceyrələrdən buraya qida maddələri, xüsusilə şəkər axır. Mitselilər 1-2 həftədən sonra sürətlə inkişaf etməyə başlayırlar, nəticədə toxuma şişir və qovuqlar yaranır. Onlarda çoxlu miqdarda teliospor yetişir. Qovuqların üzəri xeyli müddət nazik epidermis qatı ilə örtülür, sonra isə partlayır və teliospor xaric olur.

Taxıl bitkilərinin sürmə xəstəliklərindən **buğdanın bərk sürməsi** daha geniş yayılmışdır. Bərk sürmənin teliosporları nisbətən böyükdür, səthi torşəkillidir. Dənəbənzər teliospor yığınları əzildikdə duzlu balıq qoxusu verir. Buğda döyülərkən teliospor yığınları əzilir və sağlam dəninin üzərinə yapışır. Bu dənələrdən toxum kimi istifadə olunduqda teliospor inkişaf edib bitkini xəstələndirir.

Telletianın sürmə sporunun inkişafı Ustilago cinsindən fərqlənir. Onda hüceyrələrə ayrılmayan və zirvəsində 8 ədəd

sapşəkili bazidiospor yetişən boruşəkili çıxıntı yaranır. Bazidiosporlar bazidi üzərində cüt-cüt birləşir və H hərfinə bənzər hüceyrələr əmələ gətirir. cütləşmə zamanı bir bazidiospor nüvəsi digərinə daxil olur, beləliklə də ikinüvəli diploid mitseli əmələ gəlir. Sonuncu isə cücərən dəni xəstələndirir.

Çovdarda gövdə sürməsi – Urocystis occulta

Bu xəstəliyə çovdar bitkinin gövdəsi və düyünaralarında təsadüf olunur. Parazit təsirindən bitkinin inkişafı dayanır, çox vaxt sünbül əmələ gəlmir. Bitkinin xəstələnmə mexanizmi eyni ilə buğdanın daş sürməsində olduğu kimidir.

Sürmə göbələkləri Azərbaycanda geniş yayılmış göbələklərdən sayılır. Onların növ tərkibi, yayılması və məhsula vurduğu ziyan AMEA Botanika İnstitutunun əməkdaşı olmuş V.İ.Ulyanişev tərəfindən ətraflı öyrənilmişdir.

Elmi-tədqiqat işləri nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, Azərbaycanda sürmə göbələklərinin yüzlərlə növünə təsadüf olunur. Bu göbələklər respublikamızın aran, dağətəyi və dağlıq hissələrində müxtəlif bitkilər üzərində yayılmışlar. Sürmə göbələkləri iki fəsiləyə bölünürlər: tozlu və bərk sürmə.

Tozlu sürmə fəsiləsində bazidi dördhüceyrəli olub fraqmobazidi adlanır. Bərk sürmə fəsiləsində bazidi təkhüceyrəlidir, ucunda bazidiosporlar yetişir.

Tozlu sürmə fəsiləsində Ustilaqo cinsi daha geniş yayılmışdır, teliosporları iri, kələ-kötür, nadir hallarda isə hamar olur. Fəsilənin 350 növü vardır.

Bərk sürmə fəsiləsinin geniş yayılmış cinsi *Tilletia*-dır. Teliosporlar böyük, dairəvi, bəzən də dəyirmi olur. Bazidi silindrikdir, üzərində dəstə halında bazidiosporlar yerləşmişdir.

Hər iki fəsilə nümayəndələrinin parazit həyat tərzini keçirmələrinə baxmayaraq, hazırda onları sintetik qida mühitində yetişdirirlər. Hətta belə mühitdə bərk sürmə göbələkləri teliospor əmələ gətirir.

Sürmə göbələkləri taxıl bitkilərinin təhlükəli

ziyanvericiləri sayılır. Onlar həm yabanı, həm də mədəni dənli bitkilərdə parazitlik edərək məhsuldarlığı xeyli aşağı salırlar. Buğdanın tozlu sürməsi, bərk sürməsi, arpanın tozlu və bərk sürməsi, vələmirin tozu və bərk sürməsi, çovdara gövdə sürməsi qarğıdalının qovluqlu sürməsi və s. belə ziyanvericilərdir.

Sürmə göbələklərinə qarşı vaxtında və səmərəli mübarizə aparmadıqda məhsulun 30 – 50 %-ni, hətta 90%-ə qədər itirilə bilər. Hal-hazırda sürmə göbələklərinə qarşı aparılan mübarizə nəticəsində məhsulun itkisi xeyli azalmışdır.

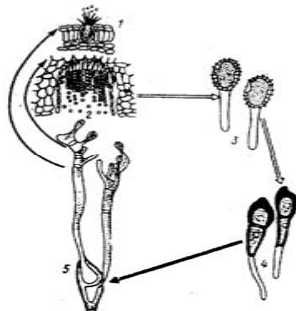
Pas göbələkləri sırası – Uredinales

Pas göbələklərinə ali bitkilər üzərində parazit həyat tərzini keçirən nümayəndələr daxildir. Bu göbələklər ardıcıl surətdə müxtəlif sporlar əmələgətirmə xüsusiyyətləri ilə sürmə göbələklərindən fərqlənirlər. Axırda əmələ gələn sporlar teleytosporlar adlanır. Onlar qışı keçirdikdən sonra inkişaf edərək dördhüceyrəli fraqmobazidi əmələ gətirirlər. Göbələyin inkişaf tsikli əsasən iki sahib bitki üzərində gedir.

Pas göbələklərinin endofit mitseliləri sahib bitkinin hüceyrəarası məsamələrində yerləşərək haustorilər əmələ gətirirlər. Mitselilər daxilində çoxlu miqdarda narıncı rəngli yağ damlları müşahidə edilir. Onlara bəzən sporların daxilində də təsadüf olunur, nəticədə pas göbələyi ilə xəstələnmiş bitki üzərində narıncı pas ləkəsinə bənzər yastıqcıqlar, zolaqlar və s. yaranır. Pas göbələkləri öz adını məhz buradan götürmüşlər. Bu sıranın tipik nümayəndəsinin (*Puccinia graminis*) yabanı və mədəni dənli bitkilərində tam inkişaf tsiklini izləmək mümkündür. Göbələyin inkişafı iki sahib bitkidə – zirində və taxıl bitkilərində gedir. Yayda zirinc yarpaqları üzərində narıncı ləkələr əmələ gəlir. Göbələyin mitseliləri sahib bitkinin hüceyrəarası məsamələrinə daxil olur və haustorilər verir. Mitselilər xəstə toxuma daxilində inkişaf edərək yarpağın alt və üst hissəsinə yaxın yerlərdə sporlar əmələ gətirirlər. Üst hissədə piknida adlanan yuvacıqlar, altıda isə etsidilər inkişaf edir. İlk

dövrə bir-birinə bənzər, yarpağın ətli hissəsində haploid mitselilərdən ibarət kürəyə bənzər kütlə əmələ gəlir. Sonralar yarpağın ətli hissəsinə yaxın piknida inkişaf edir. Burada spordaşıyıcılar, kiçik kürəşəkilli piknosporlar və ya spermasiya formalaşır. Bu zaman təzyiqə məruz qaldığı üçün yarpaq epidermisi partlayır və üst tərəfdə hiflərdən ibarət perifizlər əmələ gətirir. Peknidadan perifizlər arasına çoxlu miqdarda piknospora malik şirin maye ifraz olunur ki, bu da kiçik həşaratları özünə cəlb edir. Nəticədə sporlar həşaratlar vasitəsilə yayılır. Piknosporlar digər bitkilərə xəstəlik keçirməkdə iştirak etmirlər.

Etsidilər əmələ gələrkən iki hissəyə bölünür. Birinci hissə aşağı epidermisə doğru yönəlir və az protoplazmalı qovuğa bənzər hüceyrələrdən ibarətdir. İkinci hissə isə yarpağın daxili toxumasına doğru istiqamətlənərək çoxlu protoplazması olan hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Burada təknüvəli hüceyrələrin birləşməsi nəticəsində diploid hüceyrələr yığını əmələ gəlir. Bu hüceyrələr etsidinin dibində yerləşir və bazal hüceyrə adlanırlar. Bazal hüceyrələrdən yaz sporları və ya etsidiosporlar zənciri yaranır. Etsidiosporlar təzyiq göstərərək yarpağın alt hissəsinin epidermisini partladır və xaricə çıxırlar (şəkil 61).



Şəkil 61. *Puccinia graminis* inkişaf tsikli. 1- piknidi; 2 – zinc yarpağında etsidilər; 3 – uredosporlar; 4 – teleytosporlar; 5 – teleytosporların cücərib bazidi və bazidiospor verməsi.

Etsidiosporlar müxtəlif yollarla, xüsusən külək vasitəsilə taxıl bitkiləri üzərində daşındıqda mitselilər inkişaf edərək sahib bitki ağızcıqından onun toxumasına daxil olur. Mitselilər hüceyrəarası məsamələrdə yayılaraq haustorilər əmələ gətirir. Taxıl bitkilərinin mitseliləri zirinc bitkisi mitselilərindən fərqli olaraq diploid hüceyrələrdən təşkil olunmuşlar. Onlar inkişaf edərək yay sporları və ya uredosporları əmələ gətirirlər. Bu zaman ilk sahib bitki epidermisi altında yastı mitseli yığınları müşahidə edilir. Burada ayaqcıq hüceyrələri üzərində yerləşən ovalşəkilli uredosporlar inkişaf edir. Epidermis uzununa çatlayaraq parlaq narıncı rəngli uredospor yığınlarından ibarət yastıqcıq, xətt və ya lent əmələ gətirir. Beləliklə, taxıl bitkilərinin yarpaq, gövdə və qınında pas ləkələrinə oxşar örtük yaranır. Uredosporlar külək vasitəsilə yayılır, yenidən taxıl bitkiləri üzərinə düşdükdə inkişaf edirlər. Uredospor qıafında 10-a qədər inkişaf məsaməsi yerləşir. O, cücərərkən bir və ya iki ədəd mitseli əmələ gətirir. Uredospor daxilindəki iki nüvə mitselilərdən birinə keçir. Bu mitseli inkişaf edərək ağızcıqdan bitki toxumasına daxil olur, 5 – 6 gündən sonra yeni uredosporlar əmələ gətirir.

Beləliklə, göbələk vegetasiya dövründə taxıl bitkiləri üzərində sürətlə yayılır. Müəyyən müddətdən sonra sahib bitki toxumasında qida maddələri azaldıqca, həmin mitselilər üzərində yeni qış sporları və ya teleytosporlar inkişaf edir. Uredosporlar kimi teleytosporlar mitseli yığınlarından əmələ gəlirlər. Onlar ikihüceyrəli olub, xüsusi ayaqcıq üzərində yerləşir, diploiddirlər. Teleytosporların qılafi uredosporlara nisbətən qalın və tünd-qonur rənglidir. Hər teleytospor hüceyrəsinin başında bir inkişaf məsaməsi yerləşir. Teleytosporlar tünd-qonur rəngli olduğu üçün onların yığınlarından əmələ gələn yastıqcıqlar qara rəngdə görünür. Adətən, taxıl bitkilərinin vegetasiya dövrünün sonunda gövdə, yarpaq və göbələyi qeyri-əlverişli şəraitdən mühafizə edirlər. Onlar ayaqcıqlarından ayrılmır və bitki qalıqları ilə birlikdə torpağa

düşərək, ancaq ikinci ilin yazında inkişaf edirlər.

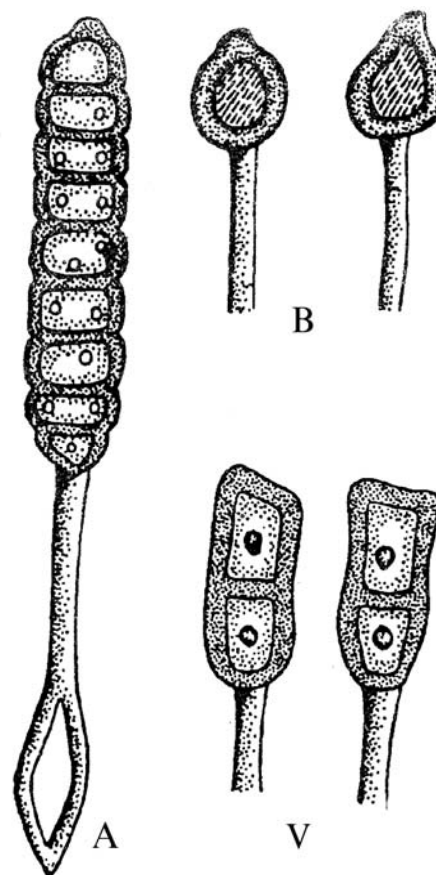
Hər bir teleytospor hüceyrəsindən cücərti borucuğu əmələ gəlir. Diploid nüvə bu borucuğa daxil olaraq iki dəfə reduksion yolla bölünərək dörd ədəd haploid nüvə əmələ gətirir. Nüvələr arakəsmə vasitəsilə bir-birindən ayrılır ki, nəticədə dördhüceyrəli fraqmobazidi yaranır. Onun hər hüceyrəsindən bir bazidiospor inkişaf edir. Nazik qabıqlı steriqma adlanan xüsusi çıxıntılar üzərində yerləşir və yetişdikdə təzyiqlə müəyyən məsafəyə tullanırlar. Bazidiosporlar inkişaf etmək üçün cavan zirinc bitkisi yarpağının üzərinə düşməli və yenidən öz inkişaf tsiklinə başlamalıdır. Beləliklə, xətlə pas göbələyinin inkişaf tsikli aşağıdakı dövrlərə bölünür: 0 – piknospor dövrü (xəstəliyi yaya bilmir), I – etsidiospor, II – urediospor, III – teleytospor, IV – bazidiospor. Deməli, taxıl bitkilərinin xətlə pas xəstəliyinin 4 xarakterik inkişaf dövrü vardır. Tsikldə ikinci dövr (uredosporlar dövrü) vegetasiya müddətində bir neçə dəfə təkrar olunur.

Göbələyin inkişafı haploid fəzada gedir. Haploid fəzada piknida və etsidi əmələ gəlir: piknida haploid olaraq qalır, etsidi isə hüceyrələrin apoqam yolla birləşməsi hesabına diploid olur və diploid etsidiosporlar verir. Onlar taxıl bitkilərində inkişaf edərək diploid uredo və teleytosporlar əmələ gətirirlər. Teleytosporlar cücərdikcə reduksion bölünmə gedir və haploid bazidiosporlar yaranır (şəkil 62).

Pas göbələkləri müxtəlif bitkilər üzərində haploid və diploid fazalarda parazit həyat tərzini keçirdiklərindən əksəriyyəti müxtəlif sahibli parazit sayılır.

Yuxarıda təsvir olunan pas göbələklərinə daxildir və tam inkişaf tsikli olan nümayəndədir, çünki onda bütün spor tipləri əmələ gəlir. Bu cür növlərin miqdarı bir neçə yüzə çatır. Bundan əlavə, elə natamam göbələklər də vardır ki, onlarda spor əmələgəlmə tiplərindən biri olmur. İstər tam, istərsə də natamam göbələklər arasında təksahibli nümayəndələr də mövcuddur. Belə nümayəndələrin inkişaf tsiklləri yalnız bir

bitki üzərində gedir.



Şəkil 62. Pas göbələklərinin teleytosporları: A – *Phragmidium*; B – *Uromyces*; V – *Puccinia*.

Pas göbələkləri iki fəsiləyə bölünür:

1. Puksiniakimilər (*Pucciniaceae*);
2. Melanpsorakimilər (*Melanpsoraceae*).

Birinci fəsiləyə uromises puksinia, fraqmidium, kimnosporangium və s. daxildir. Onlarda teleytosporlar ayaqcıqlı,

müxtəlif və təksahibli dirlər.

İkinci fəsiləyə melampsora, kronartium, koleosporium, xrizomiksa və başqaları daxildir. Teleytosporların ayaqcıqları yoxdur, hamısı müxtəlif sahiblidir. Bütün pas göbələkləri obliqat, yəni həqiqi parazitlərdir. Pas göbələkləri parazitliyə uyğunlaşdıqları üçün mitseliləri ilk dövrdə sahib bitkini tələf etmir, bəzi hallarda onun inkişafını sürətləndirir və hipertrofiya əmələ gətirir. Hipertrofiyaya uğramış hissələrə üzvi maddələrin axını artır. Mitselilər kifayət qədər qidalandıqdan sonra sahib bitki toxumasına təsir edərək onu tələf edir.

Pas göbələkləri dar ixtisaslaşmış parazitlər sayılır. Təbiətdə pas göbələklərinə, ancaq müəyyən və ya bir-birinə yaxın bitki növləri üzərində külli miqdarda təsadüf olunur. Lakin 50-dən artıq taxıl bitkiləri üzərində yayılmış pas göbələyi (*P.graminis*) müstəsna dır. Bu göbələyin bir neçə ixtisaslaşmış formalarından ibarət olduğu aşkar edilmişdir. Bunların hər birinə müxtəlif bitki cinsi və hətta növləri üzərində təsadüf olunur. Göbələyin aşağıdakı ixtisaslaşmış formaları məlumdur:

1. *Puccinia graminis f. Sp. tritici* – Buğda, bəzən də arpa və çovdar üzərində təsadüf olunur.
2. *Puccinia graminis f. Sp. secales* – Çovdar, arpa və s. yayılmışdır.
3. *Puccinia graminis f. Sp. Avena* – Vələmir və başqa taxıl bitkiləri üzərində rast gəlinir.

Bu göbələklərin etsidi dövrü zirinc bitkisinə təsadüf olunur, uredo- və teleytosporları isə taxıl bitkilərində inkişaf edir. Göstərilən formalar sahib bitkilər və cüzi miqdarda etsidi, uredo- və teleytosporları ilə bir-birindən fərqlənirlər. Bəzi hallarda ixtisaslaşmış formalar yenidən morfoloji əlamətinə görə fərqlənməyən daha kiçik formalara ayrılır. Adətən sonuncular fizioloji əlamətləri, bu və ya digər bitkini xəstələndirmə xüsusiyyətinə görə bir-birindən fərqlənir. Belə hallarda parazit nəinki sahib bitki növündə, hətta onun sortları daxilində də ixtisaslaşır və fizioloji irq adlanır. Digər tərəfdən pas

göbələklərinin bir sıra müxtəlif sahibli nümayəndələri məlumdur. Parazitin haploid mitseliləri sistematikasına görə bir-birindən fərqlənən müxtəlif bitkilər üzərində inkişaf edir. Zirində diploid dövründə isə yenə bu bitki və taxıllar üzərində təsadüf olunur. Haploid dövründə alma, armud və müxtəlif gülçicəklilərdə, diploid dövrdə isə ardıc bitkisinə inkişaf edir.

Pas göbələkləri müxtəlif bitkilər üzərində parazitlik etməklə onlara böyük ziyan vurur. Taxıl bitkiləri üzərində yayılmış pas göbələklərinin vurduğu ziyan daha böyükdür. Məsələn, ədəbiyyatdan məlum olduğu kimi, pas göbələklərinin taxıllara vurduğu ziyan dünya miqyasında 300 milyon dollara bərabərdir. Onlar yarpaqlar üzərində parazit həyat tərzini keçirərək onların assilmilyasiya səthini azaldır, yarpaqları vaxtından əvvəl qurudur, nəticədə çox yüngül çəkili və cılız dən alınır. Taxıl bitkiləri üzərində pas göbələklərinin bir neçə növü yayılmışdır. Onlardan buğdanın qonur pas göbələyi, çovdarın qonur pas göbələyi, vələmirin təcili pas göbələyi, sarı pas göbələyi və s. göstərmək olar.

Bütün pas göbələkləri obliqat parazitlərdir. Onların saprofit halda yaşayan nümayəndələri yoxdur. Pas göbələkləri yalnız yaşıl bitkilər üzərində yaşayır. Bazidiosporları əmələ gətirən teleytosporlara isə, ancaq quru bitki qalıqları üzərində təsadüf olunur. Hal-hazırda bir sıra pas göbələkləri sintetik qida mühitində yetişdirilir.

Pas göbələklərinin bəzi növləri sahib bitkinin toxumaları arasında çoxillik mitseli əmələ gətirir.

Müxtəlif sahibli pas göbələklərinin mənşəyi müəyyən edilmişdir. Lakin təksahiblərə nisbətən çoxsahibli pas göbələkləri daha qədimdir. Odur ki, melampsora cinsinin bütün növləri ikisahibli olduqlarına görə ən qədim bazidili göbələklər sayılır.

Pas göbələklərinin quruluşuna görə ən sadə cinsi melampsoradır. Maraqlıdır ki, onun növləri birləpəli bitkilər üzərində parazitlik edir.

Taxıl bitkilərinin pas göbələkləri cənub rayonlarında geniş yayılmışlar. Onlara əsasən Şimali Qafqaz, Ukrayna, Gürcüstan və Azərbaycanda müxtəlif taxıl bitkiləri üzərində təsadüf edilir.

Pas göbələklərinin təsərrüfat üçün iqtisadi əhəmiyyətini nəzərə alaraq mikoloqlar tərəfindən bu qrupun daha geniş öyrənilməsinə başlanmışdır. Bu sahədə tanınmış rus mikoloqu Traneşlinin (1868-1942) pas göbələklərinin biologiyası və sistematikasına dair elmi işlərinin xüsusilə qeyd etmək lazımdır.

QEYRİ-MÜƏYYƏN GÖBƏLƏKLƏR ŞÖBƏSİ – **DEUTEROMYCOTA**

Dünya mikoloqları bu şöbəyə süni qrup kimi baxırlar. Bu qrupa cinsi çoxalması olmayan, yalnız qeyri-cinsi yolla çoxalan haploid göbələklər aiddir. Buradan belə məlum olur ki, bu şöbəyə *Ascomycota* və *Basidiomycota* şöbələrinin cinsi çoxalması məlum olmayan növlər aiddir.

Bu şöbə 20 mindən artıq göbək növünü cəmləyir. Bura aid olan bütün növlərin mitseliləri çoxhüceyrəlidir. Çox maraqlıdır ki, bu növlərin bəzilərinin mitseliləri çoxnüvəlidir. Bütün nümayəndələrdə qeyri-cinsi çoxalma konidilərlə gedir ki, bunlar da konididaşıyanlar üzərində əmələ gəlir. Bu göbələklərdə cinsi çoxalma getmədiyi üçün bütün həyat dövrü haploiddir. Bu şöbənin mənşəyinə nəzər yetirdikdə məlum olur ki, qeyri-müəyyən göbələklər *Ascomycota* və *Basidiomycota* şöbələrindən mənşə almışlar.

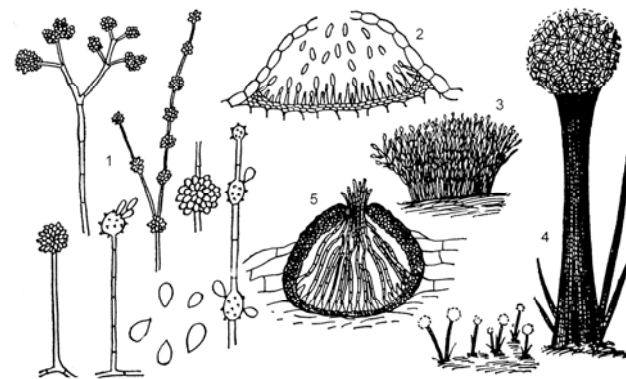
Konididaşıyanlar dəstə, monopodial, simpodial və dixotomik budaqlanırlar. Konididaşıyan üzərində akropetal və ya bazipetal konidi zənciri əmələ gəlir. Natamam göbələklərin bir çox nümayəndələrində mitseli üzərində konididaşıyanların bir neçə qruplaşmaları müşahidə olunur. Belə konididaşıyanların qruplaşmasının sadə formalarından biri koremiyadır.

1. Koremiyada çoxsaylı konididaşıyanlar bir yerə top-

lanıb dəstə təşkil edir və yan tərəfləri ilə birləşib sıx sütun əmələ gətirir ki, bunun da üzərində konidi yerləşir. Hifomisetlər (*Hyphomycetales*) sırasının stilbellər fəsiləsinin nümayəndələri buna misal ola bilər. Natamam göbələklərin bir qrupu hif toxuması və yaxud stroma üzərində yastıqciq əmələ gətirir. Bu tip konididaşıyan yığını sporodoksiya adlanır. Belə konididaşıyanların konidisi selikli və mitseli hifinin toxuması yumşaq olarsa bu pionnot adlanır.

2. Loja – konididaşıyanların xarakterinə görə sporodoksiyanı xatırladır. Qısa konididaşıyanların yastı topları hif toxuması üzərində əmələ gəlir. Loja sahib bitkinin epidermisi altında toxumada inkişaf edir, sonra onun qılıfını partladır xaricə çıxır.

3. Piknida – mürəkkəb quruluşlu konididaşıyanlar yığınınından, hiflərin paraplektenximatik və yaxud protoplektenximatik toxumalarından ibarətdir. Yetişmiş konidilərin yayılması üçün piknidinin zirvəsində xüsusi məsamə - porus olur. Konidilər təkhüceyrəli, bəzən isə arakəsmələri olub çoxhüceyrəli olurlar (şəkil 63).



Şəkil 63. Konidial spor daşıma: 1 – konidilərlə tək konididaşıyanlar; 2 – loja; 3 – sporodoksiya; 4 – koremiya; 5 – piknida.

Konidinin inkişafına görə natamam göbələklər iki qrupa bölünürlər. Mitselinin şəkil dəyişməsi nəticəsində artrospor və alevrispor əmələ gəlir ki, bu da konidi və ya tallokonidi adlanır. Beləliklə, belə konidi bütöv hüceyrədən inkişaf edir. Artrospor və ya artrokonidi konididaşıyanın və ya hifin üzərində əmələ gəlir.

Alevrispor konidiogen hüceyrələrin arakəsmələrə ayrılmış bir hissəsindən əmələ gəlir ki, bu da inkişaf edib yetkin konidi əmələ gətirir. bunlar konididaşıyanın və hifin nəhayətində tək-tək əmələ gəlir.

İniknci tip konidi isə blastik üsulla əmələ gəlir. Bu da blastospor inkişafa başlayan konidinin böyüyüb konidiogen hüceyrədən ayrılması və blastospor əmələ gəlməsi ilə xarakterizə olunur. Birinci tip konididən fərqli olaraq burada konidi hüceyrənin bir hissəsindən inkişaf edir. Konidiogen hüceyrənin hüceyrə divarı konidi hüceyrəsinin hüceyrə divarının əmələ gəlməsində iştirak edir.

Natamam göbələklərin konidiləri birhüceyrəli, bəzən isə bir neçə arakəsmələri olur. Lakin konidilərdə uzununa da arakəsmələrə təsadüf olunur. Konidilər adətən kürəvi, dairəvi, sapvarı, ulduzvarı və spiral formalı olur. Konidilər açıq, tünd, qonur və qəhvəyi rəngdə olurlar.

Konidilərin əksəriyyətinin üstü quru olub hava cərəyanı vasitəsilə yayılır. Lakin konidilərdən üzəri selikli olanları da vardır ki, onlar su, kiçik heyvanlar və həşəratlarla yayılırlar. Bu şöbənin nümayəndələrində konidilərin azad olunması passivdir.

Natamam göbələklər yalnız qeyri-cinsi yolla çoxalır. Bu göbələklərin mitseliləri əksərən heterokariotikdir, hansı ki, bu mitselilər genetik cəhətcə müxtəlif nüvələr daşıyır.

Heterokariot mitselilərə Oomisetlərdə, Ziqomiset və Askomisetlərdə rast gəlmək mümkündür. O, qeyri-müəyyən göbələklərdə dəyişkənliyin əsas mexanizmini göstərir. Mitselilərin heterokariot inkişafı zamanı, onun bu və ya digər nüvələri mühitin dəyişilməsindən asılı olaraq dəyişə bilir və

dəyişkənliyə uyğun da göbələkdə adaptasiya əmələ gəlir. Mühitdən asılı olaraq nüvələrin sayının dəyişməsinə penisillium və fuzarium göbələklərində görmək olur.

Qeyri-müəyyən göbələklərdə heterokariotik mitselilərin əmələ gəlməsi bir neçə yolla gedir. Bəzi heterokariot mitselilər konidi əmələ gətirir ki, həmin konidi də genetik cəhətcə müxtəlif nüvələr vardır. Bu konidilər də yenidən inkişaf edib heterokariot mitseli əmələ gətirir.

Bəzi hallarda mitselidə genetik cəhətcə müxtəlif nüvələrin sayı, dəyişkənlik və adaptasiyadan asılı olmur. Lakin işarələrin rekombinasiyası isə başqa qrup göbələklərdə müşahidə olunur.

Qeyri-müəyyən göbələklərdə rekombinasiya meyoza zamanı deyil, mitoz nəticəsində əmələ gəlir. Çox nadir hallarda heterokariot mitseli diploid nüvəli olur. Xromosom itməsi nəticəsində belə nüvələr haploid olur. Rekombinasiya prosesinin belə tipi paraseksual proses adlanır.

Hal-hazırda paraseksual proses laboratoriyaya şəraitində bir çox qeyri-müəyyən göbələklərdə aşkar edilib. Lakin paraseksual prosesin təbii şəraitdə yayılması və onun rolu hələlik öyrənilməmişdir.

Natamam göbələklər təbiətdə geniş yayılmışlar. Bunların bir çox nümayəndələri torpaqda saprotrof həyat tərzini keçirirlər. Bir çoxları bitki qalıqları üzərində yaşayırlar. Bu qrup göbələklər üzvü qalıqların parçalanmasında və torpaq əmələgəlmə prosesində yaxından iştirak edir. Bəzi natamam göbələklər heyvanlarda və insanlarda bir sıra xoşagəlməz xəstəliklər törədir. Bir çoxları isə toksin sintez edir və insanlarda zəhərlənmələr verir. Bir qrup antibiotik maddələr sintez etmək qabiliyyətinə malikdir. Bu göbələklərin bəziləri həşəratlar üzərində parazitlik edir. Odur ki, həmin göbələklərdən bioloji mübarizə üsulu kimi də istifadə etmək olar. Bunlar içərisində çiçəkli bitkilər üzərində parazit yaşayanları da vardır.

Bu şöbənin təsnifatı keçən əsrin sonunda R.A. Sakkardo

tərəfindən verilmişdir. Bunun süni olmasına baxmayaraq, yenə də bu təsnifatdan istifadə edilir. Müəllif konidi aparatının quruluşuna görə bu şöbəni Hifomisetlər, Melankonilər və Siferopsidilər sırasına bölüb. Bu gün dünya mikoloqları konididaşıyanların qruplaşmasına və biologiyasına görə qeyri-müəyyən göbələklər şöbəsini 2 sinfə bölürlər: Hifomisetlər və Koelomisetlər sinfi.

Hifomisetlər sinfi – Hyphomycetes

Bu sinfin nümayəndələrində konididaşıyanlar mitseli üzərində tək-tək və qrup halında toplanır.

Hifomisetlər sırası – Hyphomycetales

Qeyri-müəyyən göbələklərin bu sırasında mitseli üzərində konididaşıyanlar tək-tək oturlar. Konididaşıyanların nəhayətində tək və çoxhüceyrəli konidilər oturur.

Mutsedinalar fəsiləsi – Mucedinaceae

Bu fəsilədə mitseli üzərində konididaşıyanlar tək-tək oturmaları ilə xarakterizə olunurlar. Bura aid nümayəndələr rəngsiz olurlar. Bu fəsilənin ən geniş yayılmış cinslərindən biri Ovulariadır. Cinsin mitseliləri endofitdir, bitkilərin toxumaları daxilinə keçə bilirlər. Konididaşıyanları sadədir, nəhayətlərində təkhüceyrəli konidilər oturur. Konidilər müxtəlif formalı və rəngsiz olurlar.

Bura aid olan yırtıcı göbələklər N.Ə.Mehdiyeva tərəfindən (1955 – 1990) hərtərəfli öyrənilmişdir.

Fəsilənin geniş yayılmış cinslərindən biri *Penicillium*dur. Bu cins H.S.Qasımova (1945 – 1950) tərəfindən ətraflı öyrənilmişdir.

Penicillium cinsinin konididaşıyanları çoxhüceyrəlidir. Konididaşıyanlar mitseli üzərində tək-tək, bir sıra

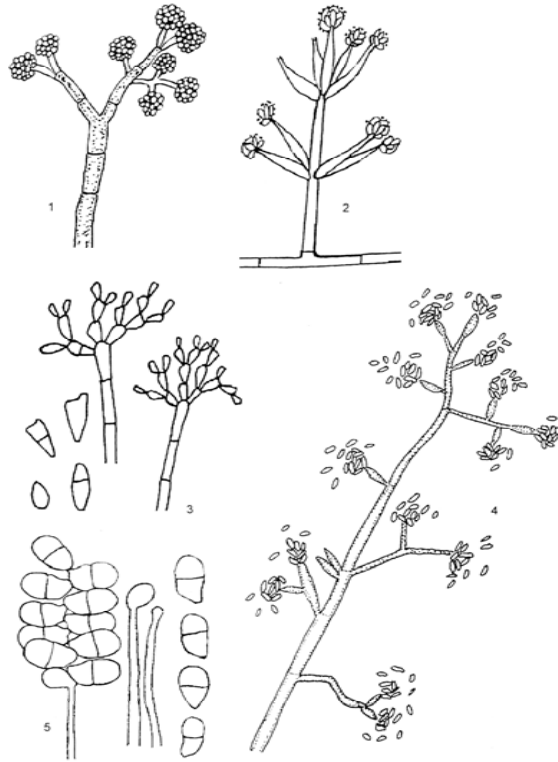
nümayəndələri isə mitseli üzərində koremiya əmələ gətirir. O, uc hissəsilə bir neçə dəfə budaqlanır və budaqların nəhayəti steriqmalar əmələ gətirir. Göbələyin konididaşıyanının nəhayəti əl ayasına bənzər forma alır. Steriqmalar üzərində bazipetal konidi zənciri əmələ gəlir. *Penicillium* cinsinin bəzi növlərində kisə dövrü məlum olduğuna görə həmin növlər kisəli göbələklər sinfinə aid edilir. Lakin bu cinsin bir çox növlərində kisə dövrü məlum olmadığına görə qeyri-müəyyən göbələkləri hifomisetlər sırasına aid edirlər.

Penicillium cinsinin bəzi növləri sitrus bitkilərinin meyvələrini cürüdür. Respublikamızda nar meyvəsini cürüdən və ona böyük ziyan vuran göbələklərdən biri də *penicillium*dur, həmin göbək təsirindən nar meyvəsi keyfiyyətsiz və yararsız hala düşür. Meyvələri cürüdən penisil göbələklərinə misal *Penicillium litigatum* və *Penicillium italicum* növlərini göstərmək olar. Hazırda *Penicillium chrysogenum* və başqa növlərdən təbabətdə geniş istifadə olunan penisillin antibiotiki alınır.

Hifomisetlərin ikinci geniş yayılmış cinsi *Aspergillus*dur (*Aspergillus*). *Aspergillus*un konididaşıyanları budaqlanmış. Onun uc hissəsi qovuq şəklində şişir və üzərində silindrik formalı bazipetal konidi zənciri əmələ gəlir. Bu cinsin ən geniş yayılmış növü *Aspergillus niger*-dir. O, saprofit torpaq göbələyi olub ərzaq məhsulları və digər materiallar üzərində qara rəngli örtük əmələ gətirir. Bu göbələkdən mikrobiologiya sənayesində geniş istifadə edilir və ondan limon turşusu, amilaza və proteaza kimi fermentlər alınır.

Bu sıranın bitkilərdə xəstəlik törədən cinslərdən botritis, *verticillium*, *kladosporium*, *serkospora*, *helminthosporium*, *alternaria*, *fuzarium*, *stemfilum* və başqalarını misal göstərmək olar. Botritis (*Botrytis*) cinsi bitkilərin vegetativ orqanlarında boz çürümə əmələ gətirir. Bu zaman göbək boz rəngli yığın əmələ gətirir. Bu yığın göbələyin mitselisindən və təkhüceyrəli konidisindən ibarətdir. Bu cinsin *Botrytis cinerea* növü üzüm

bitkisinə böyük ziyan vurur və onun məhsulunu çürüdür (şəkil 64).



Şəkil 64. Anomorf göbələklər: 1 – *Botrycies*; 2 – *Verticillium*; 3 – *Cladosporium*; 4 – *Trichothecium*.

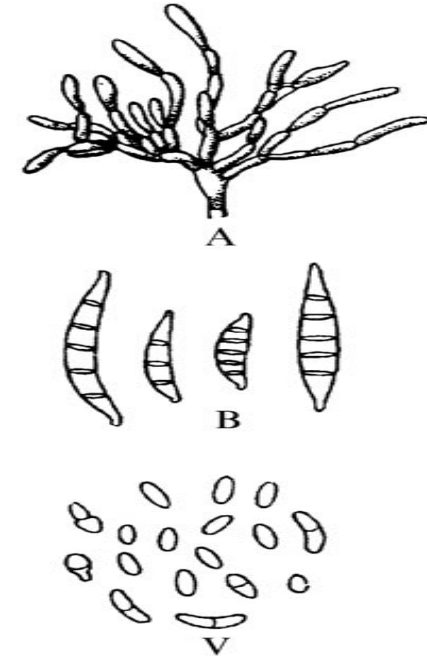
Verticillium (*Verticillium*) cinsi isə bitkilərdə soluxma xəstəliyini törədir. Pambığın ən qorxulu xəstəliyi olan vilt *Verticillium alboatrum* növü tərəfindən törədilir. Bu göbələk bitkilərin qida borularını tıxaclaşdırıb doldurur. *Verticillium* cinsinin konididaşıyanları dikdurandır, arakəsməlidir. Konidiləri isə kürəvi, yumurta formalıdır.

Alternaria (*Alternaria*) cinsi yumurta formalı konidi

zənciri ilə və konididə eninə və uzununa arakəsmənin olması ilə xarakterizə olunur.

Bu cinsin ən çox ziyan vurduğu bitkilərdən biri kələmdir. Göbələk bitkinin yarpağını qaraldır və odur ki, bitkinin məhsulu keyfiyyətsiz və yararsız olur. *A.brassicae* növü kələm bitkisinin toxumuna keçir, onu ya məhv edir və yaxud çürümə qabiliyyətini zəiflədir.

Fusarium (*Fusarium*) cinsi oraq, aypara və yaxud lanset formalı makro- və mikrokonidi ilə xarakterizə olunur. Mikrokonidi yumurta, dəyirmi, ellips, kürəvi və armud formalı olur (şəkil 65).



Şəkil 65. *Fusarium*. A – konididaşıyan; B – makrokonidi; V – mikrokonidi.

Makrokonididə 4 – 10 arakəsmə olur. O, təkhüceyrəli, bəzən isə 2 – 3 arakəsməli olur. Konidilər gödək budaqlanan

konididaşıyanlar üzərində əmələ gəlir. Onların yığınlarını çəhrayı rəngli yastıqcıqlar təşkil edir. Bu göbələyin növləri torpaqda geniş yayılaraq həm saprofit və həm də parazit həyat keçirirlər. Bəzi parazit növləri bitkilərdə fuzarioz adlanan xəstəlik törədir. Məsələn, *F.vasifectum* pambıqda fuzarioz xəstəliyi əmələ gətirir. Bu zaman yarpaqlar qonur-qəhvəyi rəng alır və tökülür. Bu cinsin *F.solani* növü anbarda kartofun quru çürümə xəstəliyini törədir. Azərbaycan şəraitində subtropik bitkilər üzərində parazitlik edən *alternaria kladosporium* və *fuzarium* cinsli göbələklərin morfoloji-bioloji xüsusiyyətləri tədqiq olunmuşdur.

Koelomisetlər sinfi – Coelomycetes

Bu sinfin xarakterik nişanəsi konididaşıyanların loja və piknididə toplanmasıdır.

Atservulalar sırası – Acervulales

Bu sırada konididaşıyanlar lojada toplanır.

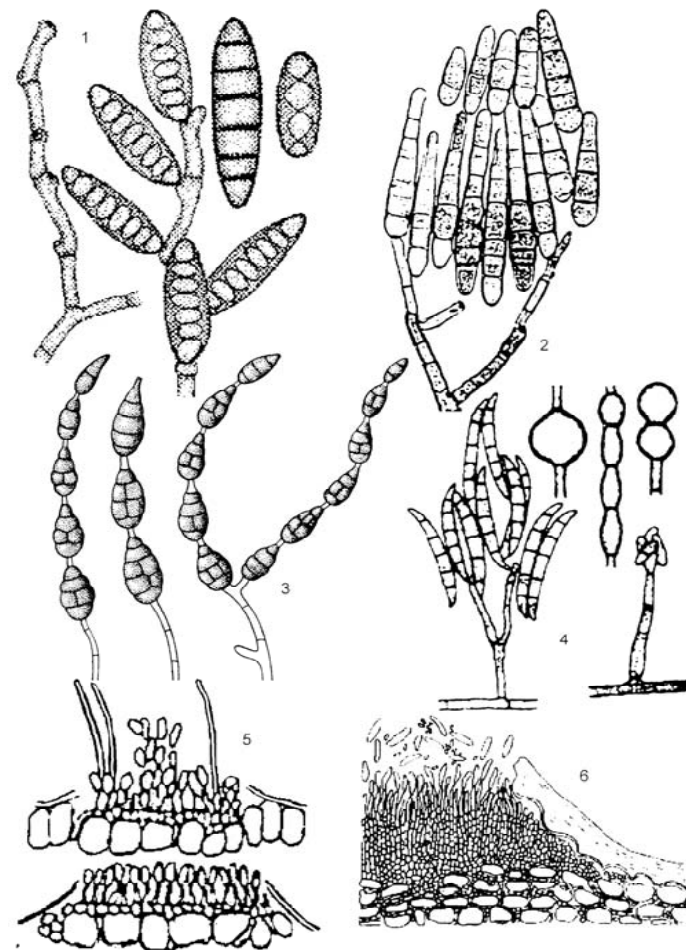
Melankonialar fəsiləsi – Melanconiaceae

Bu fəsilənin nümayəndələrində konididaşıyanlar mitseli hifi üzərində sıx təbəqə əmələ gətirirlər ki, bu da loja adlanır.

Sıranın nümayəndələri təbiətdə bitki qalıqları üzərində saprofit və yaşıl bitkilər üzərində isə parazit həyat təzi sürürlər, hal-hazırda bu sıranın 120 cinsi və 1000-dən çox növü məlumdur. Buraya daxil olan nümayəndələr bitkilərin vegetativ orqanları üzərində antroknöz, müxtəlif rəngli ləkələr əmələ gətirirlər. Antroknöz zamanı yarpaq və meyvə üzərində təkə ləkə deyil, dərin yara əmələ gəlir. Belə yara gövdədə əmələ gələn zaman qida maddələrinin hərəkəti pozulur.

Bu sıranın qleosporium (*Gleosporium*) və kolletotrixum

(*Colletotrichum*) cinsləri ali bitkilər üzərində parazit həyat sürürlər. Bu cinsin xarakterik nişanəsi sahib bitkilərin vegetativ orqanları üzərində ləkə və yara əmələ gətirmələridir. Sporlar rəngsiz və təkhüceyrəlidir (şəkil 66).



Şəkil 66. Anomorf göbələklər: 1 – *Bipolaris*; 2 – *Drechslera*; 3 – *Alternaria*; 4 – *Fusarium*; 5 – *Colletotrichum*; 6 – *Gleosporium*.

–*Gloesporium*.

Konidilər dəyirmi, yumurta, silindrik və oraq formasında olurlar. Kolletotrixumun bir sıra növlərində lojada çəhrayı rəngli uzun tükcüklər əmələ gəlir. Qleosporiumda isə belə tükcüklər olmur, əvvəllər bu əlamətə görə cinsləri bir-birindən fərqləndiriblər. Lakin sonradan məlum olub ki, bu nişanə əsas sayıla bilməz. Müəyyənləşdirilmişdir ki, bu iki cins kisə dövrünə görə bir-birindən fərqlənirlər.

Qleosporium və kolletotrixum cinsləri üzüm, quşüzümü, sitrus bitkiləri və habelə paxlalılar fəsiləsinə aid olan bitkilərdə antroknos xəstəliyi törədir.

Piknidililər sırası – Picnidiales

Bu sraya aid olan göbələklər Piknidi əmələ gətirmələri ilə səciyyələnilər.

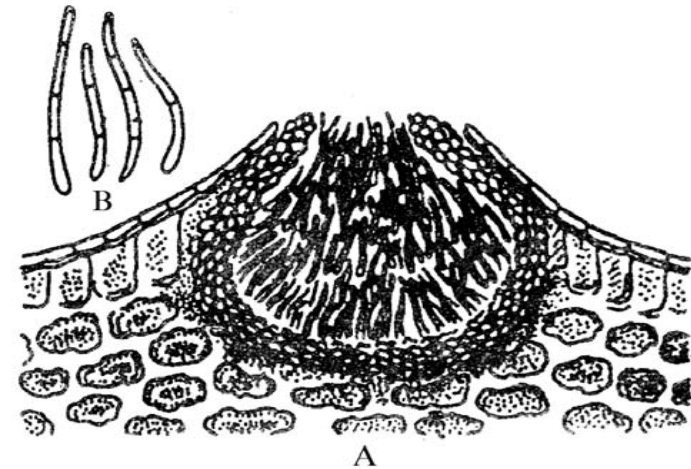
Sferopsidlər fəsiləsi – Sphaeropsidaceae

Natamam göbələklərin bu fəsiləsi konidilərdə piknidi əmələ gətirməsinə görə fərqlənir. Fəsilə 750 cinsi, 6000 növü cəmləyir. Piknidi xırda kürəvi və ya armud formasındadır, təpə hissəsindən açılır, hava mitselisi üzərində habelə mitseli hifi üzərində, stromanın daxilində və ya stromanın üzərində əmələ gələ bilər. Piknidilər açıq rəngdən qara rəngə kimi ola bilər. Onlar bərk və yumşaq olur.

Yetişmiş piknididə konidilər selik içərisindəki seliyn şişməsi nəticəsində konidilər azad olur, hər cinsin özünə uyğun piknidisi və konidisi olur. Konidilərin forması, ölçüsü, rəngi, tək və çoxhüceyrəli olması növləri bir-birindən fərqlənir.

Fəsilənin nümayəndələri təbiətdə saprofit və parazit yaşayırlar. Əsas nişanəsi yarpaq və digər vegetativ orqanlarda ləkə əmələ gətirməsidir. Ləkə təsirindən həmin orqanlar çürüyür və məhv olur.

Fəsilənin ən geniş yayılmış cinslərindən Septoriya, Ascoxita, Fillostikta, Foma və başqalarını göstərmək olar (şəkil 67).



Şəkil 67. Septoria: A – piknida; B – konidilər.

Piknidililər fəsiləsinin ən geniş yayılmış cinslərindən biri septoriyadır (Septoria). Bu cinsin piknidisi kürəvi və ya üstdən basıq, piknosporları isə çubuq və telşəkilli olub, bir neçə arakəsməlidir. Bəzi növlərində kisə dövrü məlumdur. Bu cinsin taxıllar üzərində parazit yaşayan nümayəndəsi *S.graminis*-dir. Bu göbələyin digər növləri başqa bitkilər üzərində parazit yaşayır. Fillostikta (Phyllostikta) cinsinin nümayəndələri başlıca olaraq yarpaqlarda parazitlik edirlər. Məsələn, alma yarpağında, gavalıda, tütündə ləkələr əmələ gəlir.

Fəsilənin geniş yayılmış cinslərindən biri *Ascochyta* cinsidir. Bu cins də mədəni və yabanı bitkilər üzərində parazit yaşayır. Bu göbələyin konidisi düz, bəzən isə nisbətən əyilmiş olur. Konididə eninə bir neçə arakəsmə olur. Onun *A.pisi* növü noxud bitkisinə ən çox ziyan vuran göbələkdir.

Fəsilənin saprotrof cinslərinə misal Fomanı (Phoma) göstərmək olar. Bu göbələk qurumuş budaq üzərində xırda

piknidilər əmələ gətirir. Konidiləri təkhüceyrəlidir.

Yuxarıda qeyd olunan bu cinsli bəzi göbələklər Abşeron şəraitində zeytun bitkisinin yaşıl orqanları üzərində parazit həyat tərzini keçirməsi müəyyən edilmişdir (A.Ş.İbrahimov, 1988).

GÖBƏLƏKLƏRİN VƏ GÖBƏLƏYƏBƏNZƏR ORQANİZMLƏRİN EKOLOJİ QRUPLARI

Göbələklər üçün heterotrof qidalanma əsas xarakterik xüsusiyyətlərdəndir. Göbələkləri ekoloji qruplara bölərkən onların qidalanma yerləri hansı mühitdə yaşayır və yaşadıkları mühitdə necə qidalanmaları əsas şərt hesab edilir. Göbələklər yaşadıkları mühitdə saprotrof, biotrof (parazit) və simbioz qidalanırlar.

Torpaqda bütün şöbələrə aid göbələk növlərinə rast gəlmək mümkündür. Onların torpaqda yaşamaları iki qrupa bölünür. Birinci qrupda daimi torpaqda yaşayanlardır. İkinci qrupa isə bitki və heyvani qalıqlarla torpağa düşənlərdir ki, bunlar daimi deyil, fəsildən asılı olaraq yaşayırlar. Torpaqda daimi yaşayanlardan bitki köklərində mikoriza əmələ gətirənlər də çoxdur. Mikoriza əmələ gətirənlər əsasən Bazidiomikota və Ziqomikota şöbələrinin nümayəndələridir. Mikorizalar endotrof (kökün daxilində), ektotrof (kökün üzərində) və ekto-endotrof olurlar. Ekto-endotrof göbələklər kök üstündə və kök daxilində rast gəldiyi üçün bu adı almışdır. Mikoriza iri gövdəli bitkilərin kökündə müşahidə edilir. Bu mikoriza bazidiomikota şöbəsinin himenomisetlər qrupunun nümayəndələri tərəfindən törədilir. Kisəli göbələklərdən endo-ekto mikorizanı Tuber və Elafomises cinsinin nümayəndələri palıd və cökə bitkisiində törədirlər.

Su göbələkləri – ən böyük qrupdur. Bu göbələklərin say miqdarı hansı suda yaşamasından çox asılıdır. Belə göbələklər ən çox saprotrof həyat tərzini keçirirlər. Onlar suda bitki və heyvan qalıqları üzərində və habelə ölmüş bitkilər üzərinə saprotrof yaşayırlar. Lakin elə göbələklər vardır ki, onlar yalnız canlı

heyvanlar, yosunlar və ali bitkilər üzərində parazit həyat tərzini keçirirlər.

Torpaq göbələkləri – torpaq tipindən asılı olaraq həyat sürürlər. Belə ki, 1 hektar meşə torpaqlarının üst qatında 455 kq-a qədər göbələk vardır. Müqayisə üçün deyək ki, 1 hektar meşə torpaqlarının üst qatında 7 kq bakteriya və 36 kq xırda onurğasız heyvanlar yaşayır.

Torpaq göbələklərinə yırtıcı göbələklər qrupu da aiddir. Bu göbələklər ona görə yırtıcı göbələklər adlanırlar ki, onlar torpaqda bir qrup ziyankar canlıları öz ilgəkləri ilə sıxıb məhv edirlər. Bir sözlə, torpaq göbələkləri bitki xəzanlarını və torpağa tökülmüş digər bitki və heyvan cəsədlərini parçalayır və bitkilər tərəfindən mənimsənilə bilən formaya salır. Fikrimizcə, torpaq göbələkləri təbiətdə maddələr dövrəsinə ən əhəmiyyətli qruplardan biridir.

Epifit göbələklər – bu qrup göbələklər bitkinin bütün vegetativ orqanları üzərində yaşayırlar.

Filloplan göbələklər – bu qrupa aid olan göbələklər yalnız yarpaq üzərində yaşayırlar. Bunlar əsasən saprotrof həyat tərzini keçirirlər. Misal olaraq may göbələklərini göstərmək olar.

Parazit göbələklər – bu qrup ən geniş yayılanlardır və sayları çoxdur. Parazit göbələklər bitkilər üzərində müxtəlif taksonlara bölünürlər. Bunları habelə müxtəlif trofik mikroorqanizmlər qrupuna bölmək olar.

Obliqat saprotrof göbələklər – bu göbələklər saprotrof həyat tərzini keçirirlər. Əsasən ölmüş bitki qalıqları üzərində yaşayırlar. Lakin bunların bəzi nümayəndələri zəifləmiş bitkilərin üzərində yaşaya bilirlər. Humusla zəngin olan torpaqda yaşayan bu göbələklər bitkiyə keçə bilmirlər.

Fakultativ parazit göbələklər – saprotrof həyat tərzini keçirirlər. Zəifləmiş yaşıl bitkilər üzərində yaşayır, onlara böyük ziyan vururlar. Fakultativ saprotrof göbələklər bitki məhv olduqdan sonra onun vegetativ orqanlarını parçalayıb məhv edirlər.

Obliqat parazit göbələklər – bu göbələklər yalnız yaşıl bitki orqanları üzərində yaşayırlar. Yaşıl bitkini məhv etdikdən sonra sakitlik dövrünü yaşayırlar.

Göbələklərin böyük qrupu ksilotroflardır. Bu göbələklərdə elə güclü fermentlər vardır ki, onların köməyi ilə irigövdəli bitkilərin gövdələrini parçalayıb dağıdırlar. Həqiqi və yaxud obliqat parazitlər təbiətdə yalnız canlı bitkilər üzərində yaşayırlar.

Göbələklərin ekoloji-trofik qruplaşmaları bu gün də davam edir. İnsanda yeni həyat fəaliyyətinin əmələ gəlməsi nəticəsində (şüşə, plastmas, kağız, mürəkkəb sənaye və neft məhsulları) göbələklərdə də yeni uyğunlaşmalar əmələ gəlir. Bir sözlə yeni ekoloji-trofik, yeni ekoloji qruplar əmələ gəlir. Odur ki, adını çəkdiyimiz bu materiallara göbələklər böyük ziyan vururlar. Hətta bir qrup göbələklər adını çəkdiyimiz məhsulları tamamilə xarab edib, yararsız hala salaraq istifadə üçün lazımsız edirlər.

GÖBƏLƏKLƏRİN ŞÖBƏLƏRİ ARASINDA FİLOGENETİK ƏLAQƏLƏR

Göbələklər polifletik mənşəlidir. Göbələk şöbələri müxtəlif rəngsiz qamçılılardan və yaxud qamçıları itirmiş amöbvari flagellatalardan əmələ gəlmişlər. Lakin bəzi qrup göbələklərin yosunlardan mənşə alması nəzəriyyəsi də bu gün hökm sürür. Göbələklərin qədim qazıntı qalıqlarının az olması onların mənşəyi məsələsini çətinləşdirir.

Hal-hazırda flagellata adı altında qamçılı sadə orqanizmlər durur, bunlar (rəngli və ya rəngsiz ola bilirlər) heyvanlarla bitkilər arasında keçid təşkil edir. Bu qrupun böyük təkamül əhəmiyyəti vardır, ona görə ki, bitki və heyvanlar öz mənşələrini bunlardan almışlar, güman olunur ki, onlardan göbələklər ayrılmışdır. Ancaq qrup böyük taksonomik

əhəmiyyət kəsb etmir. Lakin onun böyük filogenetik əhəmiyyətini nəzərə alıb, onun latın adını saxlayırıq.

Müasir qamçılı monadlarla müqayisədə göbələklərin keyfiyyətə inanılmış əlavə nişanələrindən biri qamçı aparatıdır.

Qamçı aparatının quruluşu xitridiomisetlər şöbəsi müasir *Uniflagellataya* yaxınlaşdırır. İki müxtəlifqamçılı Oomisetes şöbəsi isə ikiqamçılı monad Biflogellataya yaxındır. Hyphochytridiomycetes sinfinin mənşəyi məsələsi oomisetlə sıx bağlıdır, lakin təkamül prosesində bunların arxaya yaxın hamar qamçıları itmişdir. Odur ki, bunlara Oomisetdən ayrılmış kiçik bir budaq kimi baxılır.

Hal-hazırda amöbvari flagellatalar qrupu yaşayır ki, bunlar vegetativ inkişaf zamanı qamçıları itirmişlər, *Ziqomisetlər*, *Askomisetlər* və *Bazidiomisetlər* şöbəsinin nümayəndələrindən mənşə aldıkları güman olunur.

Göbələklərin hərəkətli mərhələsinin və müasir flagellatanın müqayisəli analizi göstərir ki, göbələklər flagellatadan mənşə almışlar və odur ki, onları sərbəst filogenetik xətt olan göbələk aləminə aid etmək olar.

Göbələklərin analitik biokimyəvi təhlilləri göstərir ki, onlar arasında iki təkamül xətti mövcuddur. Bir tərəfdə Oomisetes şöbəsinin göbələkləri durur ki, bunlarda lizin sintezi bitkilərdə olduğu kimi diaminopimelin turşusu vasitəsilə olur, hüceyrə divarında isə sellüloza müşahidə olunur.

Xitridiomisetlər, ziqomisetlər, askomisetlər, bazidiomisetlər və natamam göbələklərdə lizin sintezi bitkilərdə məlum olmayan özünəməxsus yolla aminoadipin turşusu vasitəsilə gedir. Hüceyrə divarında xitin vardır.

Bu nişanələrə görə təkamül göbələklər qamçısızlarla bir sırada dururlar. İkiqamçılı göbələklər sinfi hifoxitridiomisetlərlə bir sırada dururlar. Beləliklə, göbələklərin morfoloji və biokimyəvi nişanələri göstərir ki, mənşələrinə görə iki təkamül xətti hökm sürür. Bir xətdə *Omycetes* və *Hyphochytridiomycetes* şöbəsi durur ki, hansı ki bunlar öz mənşələrini

rəngsiz ikiqamçılı flagellatalardan və ya bəzi mikoloqların fikrinə görə qızılı yosunlardan almışlar. Bunların başqa göbələk qrupları ilə heç bir filogenetik əlaqəsi yoxdur. İkinci xətt isə *Chytridiomycetes*, *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* və *Deuteromycetes* şöbəsinin nümayəndələrini özündə birləşdirir. Xitridiomiset göbələklər bədənlərinin vegetativ quruluşlarına və qamçı aparatının quruluşuna görə təkqamçılı flagellatalardan mənşə almışlar.

İnkişaf tsikli dövründə hərəkətli olmayan göbələklər haqqında nə demək olar? Bunların mənşəyi haqqında müxtəlif mülahizələr vardır.

Hüceyrə divarının ximizmi və başqa biokimyəvi xüsusiyyətləri yuxarıdakı şöbələri xitridiomisetlərə yaxınlaşdırır. İlk növbədə ziqomisetlər, askomisetlər və bazidiomisetlər arasında keçid qrup kimi baxılır. Lakin ziqomisetlərin hüceyrə divarının tərkibinə (xitinlə bərabər xitozan da vardır) görə askomisetlər və bazidiomisetlər uyğun gəlməyib xüsusi yer tutur.

Hal-hazırda askomisetlər və bazidiomisetlər filigenetik cəhətcə bir-birinə birləşir. Bu qruplar öz mənşələrini qamçılarını itirmiş ən qədim xitridilərdən və yaxud ziqomisetlərdən almışlar. Bazidili göbələklər mənşələrinə görə kisəli göbələklərin ayrı-ayrı qrupları ilə və yaxud kisəlilərin sadə quruluşlu nümayəndələri ilə sıx bağlıdır.

Qeyri-müəyyən göbələklər mənşələrinə görə heterogen göbələklər qrupudur. Təkamül prosesində cinsi çoxalmalarını itirmiş askomisetlər və bazidiomisetlər göbələkləri ilə əlaqəsini itirmişdir.

Quruya çıxmaqla əlaqədar olaraq göbələklərin hər iki qrupunda hərəkətli mərhələ itmiş və bununla əlaqədar yeni uyğunlaşmalar əmələ gəlmişdir.

Uyğunlaşmaların başlıca səbəbi quruya çıxmaqla əlaqədar olaraq sporlarla çoxalmasıdır. Bu müxtəlif tiptə spor əmələgəlmə və yaxud bazidili göbələklərdə təkamül nəticəsində

müxtəlif meyvə bədənlərinin yaranmasıdır. Odur ki, bu xətt göbələklərdə çox sayda növ müxtəlifliyinin yaranmasına səbəb olmuşdur. İkinci xətt isə qidalanma ilə bağlıdır (saprofit və parazit). Bu da göbələklərdə möhkəm fermentativ aparatın inkişafı ilə əlaqədar olaraq yaranan biokimyəvi təkamüldür.

GÖBƏLƏKLƏRİN QIDALANMASI. SAPROTROF, PARAZİT VƏ MİKORİZA GÖBƏLƏKLƏRİ

Göbələklərin xlorofilə ehtiyacı olmadığı üçün onlar, ancaq hazır üzvi maddələrlə qidalanırlar, əsasən suda həll olan karbonlu qida, məsələn, qlükoza, saxaroza və s. istifadə edirlər. Bəzi göbələklər polisaxaridlərdən nişasta və sellülozadan istifadə etmək qabiliyyətinə malikdir. Lakin bu maddələr əvvəl göbələk tərəfindən ifraz olunan fermentlər sayəsində sadə şəkərlərə parçalanır. Göbələklər azotlu qidalanmada, əsasən nitrat və ammonium duzlarından istifadə edirlər. Onlar eyni zamanda zülal və amin turşuları kimi üzvi azotlu birləşmələrdən də istifadə etmək qabiliyyətinə malikdirlər. Eyni zamanda göbələklər qidalanma zamanı, həmçinin *N*, *P*, *K*, *Na* və s. elementlərdən istifadə edirlər.

Göbələklər özlərinə lazım olan üzvi maddələri saprotrof və ya parazit yaşayış şəraitində alırlar. Saprotrof göbələklər çoxlu miqdarda bitki qalıqları, ağac, tökülən yarpaq, peyin, çürüntülü torpaq, bitki məhsulları (çörək, tərəvəz, kağız, mürəbbə və i.a.) üzərində geniş yayılırlar. Heyvan məhsulları üzərində göbələklərə çox az təsadüf olunur. Misal üçün ət və yağ parçalanmasında bakteriyalar fəal iştirak edirlər, burada göbələklər də nəzərə çarpır. Parazit göbələklər də, həmçinin başlıca olaraq bitkilərlə əlaqədar həyat keçirirlər. 100000-ə kimi bitki paraziti olan göbələklər məlumdur, heyvanlar üzərində isə cəmi bir neçə yüz göbələk tapmaq mümkündür. Göbələklərin bitkilər üzərində belə çox olması onların turş mühitə uyğunlaşması ilə izah edilir.

Əksər bitkilərin toxuması turş reaksiya ilə xarakterizə olunur ki, belə şərait bakteriyaların inkişafı üçün əlverişli deyil, göbələklərin inkişafı üçün isə əlverişli hesab olunur. Digər tərəfdən bitki toxumasında göbələklər üçün lazım olan miqdarda karbohidratlar da nəzərə çarpır.

Heyvani toxuma tərkibində zülal maddənin miqdarı çox olduğu üçün burada parçalanma əsasən bakteriyalar tərəfindən aparılır, göbələklər üçün əlverişli olmayan qələvi mühit yaranır və belə şəraitdə onlar bakteriyaların rəqabətinə davam gətirirlər. Yuxarıda ayrı-ayrı göbələk qrupları ilə tanış olduqda göründü ki, bir qisim göbələklərin yalnız parazit növləri vardır. Belə növlər həqiqi parazitlər adlanır (məsələn, sürmə, pas və külləmə göbələkləri). Bunların özlərinin də içərisində elələri olur ki, onlar süni şəraitdə yetişirlər və yalnız parazit olaraq qalırlar. Bunlara obliqat parazitlər deyilir. Bəzi göbələklər normal şəraitdə saprotrof həyat keçirirlər, lakin əlverişli şəraitdə canlı bitkilər üzərində inkişaf edərək parazitlik edə bilirlər. Belələri fakultativ parazitlər adlanır. Bir qisim göbələklər də vardır ki, onlar əsasən parazit həyata uyğunlaşmışlar, lakin saprotrof şəraitdə də təsadüf olunurlar, hətta bəziləri yaşayış dövrünün müəyyən hissəsini belə şəraitdə keçirir. Məsələn, kisəli göbələklərin əksər nümayəndələri konidi dövründə parazit, kisə dövründə isə saprotrof orqanizmlərdir. Belələri isə fakultativ saprotroflar adlanır. Bu iki həyat tərzindən başqa təbiətdə simbioz həyat sürən göbələklər də məlumdur. Adətən belə göbələklər digər yaşıl bitkilərlə müştərək həyat keçirməyə uyğunlaşmışlar. Simbioz göbələklərə misal olaraq mikorizaları və şibyələrə daxil olan nümayəndələri göstərmək olar.

Göbələk hifləri və ali bitkilərin kök uclarının birləşməsinə mikoriza deyilir. Təbiətdə geniş yayılmış daxili (endotrof) və xarici (ekzotrof) mikorizalar məlumdur. Endotrof mikorizalarda göbələk hiflərinə kökün daxilində hüceyrəarası məsamələrində və hüceyrə daxilində təsadüf olunur. Ekzotrof mikorizalarda isə göbələk hifləri kökü xaricdən əhatə edir və bəzi hissələrdən

onun daxili toxumasına keçir.

Mikorizaların tərkibinə daxil olan göbələklər olduqca müxtəlifdir. Onların bəziləri, hətta təmiz kulturada becərildikdə belə, ancaq steril mitselilər verir və spor əmələ gətirmirlər. Lakin bir çox ağac bitkiləri ilə mikoriza təşkil edən göbələklərin ali papaqlı göbələklərdən (Bazidiomisetlərdən) olduqları məlumdur. Göbələk bitkinin kökündən karbonlu qida alır. Digər tərəfdən onun sərbəst hifləri kökdən torpağa uzana-raq, kökün əmici tellərini əvəz edir. Bunlar torpaqdan su, mineral duzlar və həmçinin üzvi, xüsusən azotlu maddələr alır. Kök isə göbələyin daxilə keçən hiflərini əridib onlardan istifadə edir, yəni həm azotlu üzvi maddələr və həm də duzlar alır.

GÖBƏLƏKLƏRİN TƏSƏRRÜFATDA ƏHƏMİYYƏTİ

Təbiətdə geniş yayılmış göbələklərin böyük təsərrüfat əhəmiyyəti vardır. Onlar üzvi maddələrin parçalanmasında iştirak edir, bitkilər və heyvanlarda yoluxucu xəstəliklər əmələ gətirir. Torpaqda olan mikroskopik göbələklər bakteriyalarla birlikdə üzvi maddələri mineral maddələrə qədər parçalayır və bununla torpağın məhsuldarlığının artırılmana kömək edir. Meşə torpaqları üzərinə tökülmüş müxtəlif bitki qalıqları, ağac gövdələri, budaqlar, yarpaqlar və i.a. çoxlu miqdarda olan askomisetlər və qov göbələkləri tərəfindən parçalanır. Tikinti və s. işlədilən taxta-şalban materiallarını, dəmiryol şpallarını, teleqraf dirəklərini, körpünün taxta hissəsini müxtəlif növ göbələklər çürüdürlər.

Çox vaxt mənzillərdə istifadə olunan ağacların çürüməsi nəzərə çarpır. İnşaat şəraitinə daha uyğunlaşmış xüsusi ev göbələklərinin fəaliyyəti nəticəsində ağacda destruktiv parçalanma baş verir, yəni onun hüceyrələrinin sellüloz hissəsi parçalanır. Ağacın rəngi tündləşir, o quruyarkən möhkəmliyini itirir və az təzyiq nəticəsində toz kimi hissəciklərə parçalanır. Ev göbələkləri, ümumiyyətlə, rütubəti 28%-dən 60%-ə kimi olan

ağacaları asanlıqla çürüdür. Belə şəraitdə onlar 7 il müddətində müxtəlif örtüklərin dirəklərini tamamilə çürüdə bilirlər. Ev göbələklərinə qarşı mübarizə üçün tikintidə ancaq rütubəti 20%-dən yüksək olmayan oduncaqdan istifadə edilməlidir.

Göbələklər yoluxucu bitki xəstəliklərinin əmələ gəlməsində fəal iştirak edirlər. Taxıl bitkilərinin sürmə və pas xəstəlikləri, kartofun fitiftoriozu, üzümün mildyusu, müxtəlif meyvə çürümələri, alma və armudun dəmgil xəstəlikləri və i.a. bunlara misaldır. Mədəni bitkilərdə xəstəlik törədən göbələklərin təsirindən onların məhsuldarlığı xeyli azalır.

Göbələklər eyni zamanda heyvanlarda da müxtəlif xəstəliklər törədir. Məsələn, entomoftorales sırasının nümayəndələri həşəratlarda, mukor və aspergillus növləri quşlarda, xüsusilə quşların bronx və ciyərlərində xəstəliklər və insanlarda dermatomikoz adlı dəri xəstəlikləri də törədirlər.

Buynuzlu heyvanlarda və nadir hallarda insanlarda aktinomikoz xəstəliyini göbələklər törədir. Digər tərəfdən böyük qida əhəmiyyəti olan göbələk də məlumdur. Buraya, xüsusilə bazidiomisetlərin ətli və şirəli meyvə cisimləri olan papaqlı göbələklər daxildir. Belə göbələklərə əksəriyyətlə meşə torpaqlarında təsadüf olunur. Onlar ağac bitkiləri ilə mikoriza əmələ gətirir. Mikoriza əmələ gətirməyərək, xüsusi şüşəbəndlərdə becərilən şampinion göbələyi də buraya daxildir. Kisəli göbələklərdən isə donbalan göbələklərinin və yalançı donbalanın qida əhəmiyyəti vardır. Göbələyin quru çəkisinin 30 – 40%-ni karbohidratlar (şəkər, qlikogen və b.), 1-2% isə yağlar təşkil edir. Onları bəzən ətlə bərabər və daha artıq qida əhəmiyyəti olan məhsul hesab edirlər.

Göbələklərin zəhərli nümayəndələri də məlumdur. Bunlar xarici quruluşca yeməli göbələklərə xeyli bənzədiyi üçün bəzən səhvən yeyildikdə ağır və hətta ölümə nəticələnən zəhərlənmə verir. Çovdar mahmızı da zəhərli göbələklərdəndir. Onun sklerotsisinin tərkibində bir neçə zəhərli azotlu birləşmələr vardır. Göbələyin çoxlu sklerotsisi onun tərkibinə qarışdıqda şiddətli

zəhərlənməyə səbəb olur, lakin onun az faizli məhlulu təbabətdə qanaxmanı saxlayan dərman kimi işlədilir.

Taxıl bitkiləri üzərində inkişaf edən fuzarium cinsinin bəzi növləri “sərxoş çörək” adlanan zəhərlənmə verir. Xəstəliyə tutulmuş dəndən hazırlanmış çörək yeyildikdə spirtli içkilərin təsirindən əmələ gələn sərxoşluq əlamətini xatırladan zəhərlənmə müşahidə olunur.

AZƏRBAYCANDA MİKOLOGİYA ELMİNİN İNKİŞAF TARİXİ HAQQINDA QISA MƏLUMAT

Mikologiyanın inkişaf tarixi yosunların inkişaf tarixinə uyğundur. Lakin özünəməxsus əlamətləri olduğu üçün o, yosunlara nisbətən daha qədim inkişaf tarixinə malikdir. Göbələklər bir tərəfdən yeməli və zəhərli olduğuna görə, digər tərəfdən isə bəzilərinin bitki xəstəlikləri törətdiyinə görə insanların nəzər diqqətini daha tez cəlb etmişdir.

Azərbaycanda mikologiya və fitopatologiyaya aid elmi-tədqiqat işləri əsasən Azərbaycan Milli Elmlər Akademiyasının Nəbatət İnstitutunda və mikrobiologiya bölməsində, Bakı Dövlət Universitetində, Azərbaycan Kənd Təsərrüfatı Akademiyasında, Azərbaycan Bitkilərin Mühafizə İnstitutunda və digər elmi-tədqiqat müəssisələrində olan elmi laboratoriyalarda aparılır.

AMEA-nin Nəbatət İnstitutunda V.İ.Ulyanişev (1955) Azərbaycanın mikobiotasının öyrənilməsində fəal iştirak etmişdir: o, elmi və təcrübi əhəmiyyəti olan “Azərbaycanın mikoflorası” adlı, sürmə göbələkləri, pas göbələkləri və peronospora göbələklərinə həsr olunmuş dördcildlik təyinedicilərin müəllifidir.

Bu institutda çalışan digər bir alim T.M.Axundov (1979) Naxçıvanın mikobiotasını öyrənmişdir.

E.C.Hüseynov (1990) Azərbaycanın meşə və bir sıra mədəni bitkilərin mikobiotasını planlı surətdə öyrənmiş və geniş fitopatoloji elmi tədqiqatlar aparmışdır.

N.Ə.Mehdiyeva (1970) yırtıcı nematofaq göbələklərin öyrənilməsi sahəsində dünyada tanınmış mütəxəssisdir. O, bu göbələklərin ilk təyinedicisinin müəllifidir.

H.F.İbrahimov (1950) Respublikamızda qoz meyvəlilərin xəstəliklərini tədqiq etmiş və onlara qarşı mübarizə tədbirlərini vermişdir. O, bu sahədə bir neçə monoqrafiyaların müəllifidir. Bu sahədə çalışan Z.Ə.Əhmədzadə (1955) bütün mənalı ömrünü parazit göbələklərin tədqiqinə və öyrənilməsinə həsr etmişdir.

H.S.Qasımova (1940) Azərbaycanın bir sıra regionlarında penisillium göbələyinin yayılmasını, təsnifatını və antibiotik sintez etmək qabiliyyətini tədqiq etmiş və öyrənmişdir.

X.Q.Qənbərov (1990) ağacçürüdən qov göbələklərinin ekoloji, fizioloji və biokimyəvi xassələrinin öyrənilməsi ilə məşğul olmuş, bu göbələklər arasında çoxlu elmi ixtiralar etmişdir. O, bu göbələklərin mikosenozdakı mövqeyinin biokimyəvi əsaslarını üzə çıxarmış və onlardan biotexnologiyanın müxtəlif sahələrində, kənd təsərrüfatında istifadə oluna biləcək yolları göstərmişdir.

Z.A.Abdulova (1975-1980) ilk dəfə Azərbaycanın bir sıra bölgələrinin müxtəlif torpaqlarında maya göbələklərinin yayılmasını, növ tərkibini, morfoloji və biokimyəvi xüsusiyyətlərini öyrənmişdir.

B.B.Eyyubov (1983) müxtəlif tərəvəz-bostan və kartof bitkilərinin və onların toxumlarında xəstəlik törədən göbələklərin növ tərkibini, bioloji-ekoloji xüsusiyyətlərini, bu göbələklərin Azərbaycanın ayrı-ayrı zonalarında yayılma xüsusiyyətlərini öyrənməklə məşğul olur.

Son illər Azərbaycan mikoloqlarının yeni simalarından biri də İ.Cəfərovdur (1990). O, bütün mənalı ömrünü Azərbaycanda çəyirdəkli meyvə bitkilərinin mikobiotasının tədqiqi və öyrənilməsinə həsr etmişdir.

ƏDƏBİYYAT

1. Qasımov N.A. Bitki fiziologiyası. Bakı, "Maarif", 1986.
2. Qənbərov X.Q., İbrahimov A.Ş. Ağacçürüdən qov göbələkləri və onların əhəmiyyəti. Bakı, 1992.
3. İbrahimov A.Ş. İbtidai bitkilər. Bakı Universiteti, 1993.
4. İbrahimov A.Ş., Əliyev C.Ə., Bəşirov R.İ., Qarayeva A.Q. Botanika. Sumqayıt, 2004.
5. Mehdiyeva L.N. Göbələklərin fiziologiyası. Bakı Universiteti, 2006.
6. Беккер З.Э. Физиология грибов. М., 1968.
7. Боннер Дж. Варнер Дж. Биохимия растений. Изд-во «Мир», М., 1968.
8. Бурueva Ю.В., Сова В.В., Пивкин М.В., Звягинцева Т.Н. Ферменты углеводного обмена мицелиальных грибов, обитающих в морской среде. β - 1,3 - глюканаза морского гриба *Chaetomium indicum*. *Биохимия*, 65, №10, М., 2000.
9. Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии. Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. М., 2005.
10. Горленко М.В., Гарибова Л.В., Сидорова И.И. и др. Все о грибах. М., 1985.
11. Кудряшова О.А., Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Джавахия В.Г., Багирова С.Ф. Общая и молекулярная фитопатология. М.: Общ-во фитопатологов 2001. 301 с. Юрлова Н.А. Влияние источника азота на биосинтез, химический состав и структуру экзополисахаридов *Ауреобасидиум пулланс* (de Bary) *agnaud*. *микробиология*. 69, №4, М., 2000.
12. Курс низших растений. под. общ. редакц. Горленко М.В. «Высшая школа», М., 1981.
13. Курсанов Л.И. Микология. М., 1940.
14. Либберт Э. Физиология растений. Изд-во «МИР», М., 1976.
15. Малый практикум по низшим растениям. Изд-во «Высшая школа», М., 1967.

MÜNDƏRİCAT

16. Мюллер Э., Лёффлер В. Микология. Изд-во «МИР», М., 1995.
17. Рейви П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника II часть. Изд-во «МИР» М., 1990.
18. Рубин Б.А., Ладыгина М.Е. Физиология и биохимия дыхания растений. Изд-во МГУ. М., 1974.
19. Скулачев В.П. Аккумуляция энергии в клетке. Изд-во «Наука» М., 1969.
20. Черепанова Е.А., Янбаева Д.Г. Взаимодействие пероксидазы с компонентами клеточных стенок фитопатогенных грибов. Материалы юбилейной научной конференции молодых ученых. УФА, 2001.
21. Хмельницкая И.И. Грибы рода *Aspergillus* Mich: распространение, синтез индольных алкалоидов. автореф. дисс. канд. биол. наук, МГУ, М., 2003.
22. Юрлова Н.А. Меланины черных дрожжевых грибов как антиоксидантные и УФ - защитные средства. Тезисы докл. на Междун. конф. «Свобод. - радикал процессов» экол., фармакол и клинич. аспекты. Цитология, 41, №9, С - Петербург, 1999.
23. Yadav Ravindra, Yadav K.D.S.H. An extracellular phosphatase from *Aspergillus fumigatus*. Indian J. Exp. boil. 34, №12, 1996.
24. Markovskaya S., Treigiene A. Some rare or interesting hyphomycetes from Lithuania Mikol. i fitopatol. 38, №1, М., 2004.
25. Florczaz Lolanta, Wedrisz Anna, Karmanska Aleksandra. Biologicznia czynne grzybon wielkoowocnikowych. Bromatol I Chem. toksykol. 35, №4, 2002.
26. Sanderson Peter G., Jeffer Steven N. Vegetative growth and conidium production by *Monilinia oxycocci* in vitro. Mycologia. 93, №1, 2001.

Giriş	3
Göbələklərin fiziologiyası, onun predmeti və əsas problemləri	5
I Fəsil. Göbələklərin hüceyrəvi quruluşu və yüksəkmolekullu komponentləri	
1.1. Göbələk hüceyrəsinin quruluşu və funksiyası	7
1.2. Protoplazmanın fiziki xassələri	17
1.3. Hüceyrənin yüksəkmolekullu komponentləri	19
II Fəsil. Göbələklərin qidalanması	
2.1. Mineral qidalanma	28
2.1.1. Qida elementləri və qida maddələri	28
2.1.2. Qida elementlərinin göbələklərdə fizioloji-biokimyəvi rolu	30
2.2. Göbələklərin qidalanmasında karbon və azot mənbələri	36
2.2.1. Karbon mənbələri	36
2.2.2. Azot mənbələri	38
2.3. Qida maddələrinin hüceyrələrə daxil olmasının qanunauyğunluqları	43
III Fəsil. Göbələklərdə qida maddələrinin metabolizmi	
3.1. Tənəffüs və qıcırma. Ümumi anlayışlar	47
3.1.1. Tənəffüsün substratları və tənəffüs əmsalı	49
3.1.2. Tənəffüsün ferment sistemləri	51
3.1.3. Qlikoliz prosesi (karbohidratların çevrilməsinin Emden - Meyerhof - Parnas yolu). Anaerob oksidləşmə	53
3.1.4. Qlikolizin son məhsullarının çevrilmə yolları. Qıcırma (anaerob tənəffüs)	59
3.1.5. Krebs tsikli (aerob oksidləşmə)	61
3.1.6. Göbələklərdə tənəffüsün intensivliyi və oksidləşmənin alternativ yolları	66
3.1.7. Tənəffüsün elektronməqliyyat dövrəsi və oksidləşdirici fosforlaşma	73
3.2. Göbələklərdə azotlu maddələrin metabolizmi	79
3.3. Metabolizmin aralıq məhsulları	84
3.3.1. Aromatik birləşmələr və üzvi turşular	84
3.3.2. Bioloji aktiv maddələr və onların praktiki əhəmiyyəti	90
3.3.2.1. Antibiotiklər	90
3.3.2.2. Göbələk toksinləri və pigmentləri	94

3.3.2.3. Vitaminlər və digər aktiv birləşmələr	94
3.3.2.4. Sterinlər və digər aktiv maddələr	98
3.3.3. Metabolizmin ferment sistemləri	98

IV Fəsil. Göbələklərdə su rejimi

4.1. Suyun göbələk orqanizmində əhəmiyyəti	106
4.2. Göbələk hüceyrəsi tərəfindən suyun udulmasının əsas qanunauyğunluqları	108
4.3. Suyun göbələk orqanizmində hərəkəti	112
4.4. Göbələklərin suyu buxarlandırması	113

V Fəsil. Göbələklərin böyüməsi, inkişafı və hərəkətləri

5.1. Böyümə anlayışı	114
5.2. Böyümənin əsas qanunauyğunluqları və fazaları	115
5.3. İnkişaf	118
5.4. Böyümə və inkişafın tənzimlənməsində endogen və ekzogenamillərin rolu	120
5.4.1. Endogen amillər – hormonlar	120
5.4.2. Böyümə və inkişafı tənzimləyən ekzogen amillər	122
5.5. Göbələklərin hərəkətləri	126

VI Fəsil. Göbələklərin quruluşu

Göbələk hüceyrəsinin quruluşu	131
Göbələklərdə çoxalma	135
Göbələklərin təsnifatı	142
Miksomikota şöbəsi – Myxomycota	146
Myxomycetes sinfi	147
Selikli göbələklər şöbəsi – Plasmodiophoromycota	151
Akraziomisetlər sinfi – Acrasiomycetes	153
Protosteliomisetlər sinfi – Protosteliomycetes	153
Miksoqasteromisetlər sinfi – Myxogasteromycetes	154
Trixialar sırası – Trichiales	154
Fizarlar sırası – Physarales	155
Stemonitlər sırası – Stemonitales	155
Plazmodiforomisetlər sinfi – Plasmodiophoromycetes	155
Oomikota şöbəsi – Oomycota	157
Oomycetes sinfi	158
Woroninales sırası	159
Lagenidiales (Ancylistales) sırası	159
Saproleqniya sırası – Saproleqniales	160
Leptomitlər sırası – Leptomytales	163
Peronosporlar sırası – Peronosporales	164
Xitridiomisetlər şöbəsi – Chytridiomycota	170
Chytridiomycetes sinfi	170

Chytridiales sırası	171
Blastokladilər sırası – Blastocladiales	175
Monoblefaridlər sırası – Monoblepharidales	177
Ziqomisətlər şöbəsi – Zygomycota	179
Zygomycetes sinfi	179
Mukorlar sırası – Mucorales	180
Entomoforlar sırası – Entomophthorales	185
Endoqonales sırası – Endogonales	187
Zoopaqqlar sırası – Zoopagales	187
Trixomisətlər sinfi – Trichomycetes	188
Eccrinales sırası	188
Amoebidiales sırası	188
Askomisətlər şöbəsi – Ascomycota	189
Çilpaqkisətilər sinfi – Hemiascomycetetes	197
Endomisətlər sırası – Endomycetales	198
Saxaromisətlər fəsiləsi – Saccharomycetaceae	201
Spermoftorlular fəsiləsi – Spermophthoraceae	220
Tafrinalar sırası – Taphrinales	224
Protomisetales sırası – Protomycetales	227
Plektomisətlər sinfi – Plectomycetes	227
Gymnoascaceae fəsiləsi	228
Onigenales sırası – Onygenales	229
Erisifales sırası – Erysiphales	230
Pirenomisətlər sinfi – Pyrenomycetes	234
Microascales sırası	234
Sferialar sırası – Sphaeriales	235
Çovdar mahmızı və ya klavisepslər sırası – Clavicipitales	239
Hipokrealar sırası – Hipocreales	241
Diaporaes sırası	244
Diskomisətlər sinfi – Discomycetes	245
Helotialar sırası – Helotiales	245
Fatsidilər sırası – Phacidiales	247
Pezizalar sırası – Pezizales	247
Donbalan göbələklər sırası – Tuberales	250
Lokuloaskomisətlər sinfi – Lokuloascomycetes	252
Miriangialar sırası	254
Dotidalar sırası	254
Pleosporlar sırası	254
Miriangialar sırası – Myriangiales	254
Dotideyalar sırası	255
Pleosporlar sırası – Pleosporales	255
Bazidiomisətlər şöbəsi – Basidiomycota	258
Holobasidiomisətlər sinfi – Holobasidiomycetes	260

Ekzobazidilər sırası – Ekzobazidiales.....	263
Himenomisetlər yarımşinfi – Hymenomycetidae	264
Afilloforlar sırası – Aphyllophorales	269
Klavariasiyakimilər fəsiləsi – Clavariaceae	269
Teleforakimilər fəsiləsi – Telephoraceae.....	270
Hidnaseakimilər fəsiləsi – Hydnaceae	270
Qov göbələkləri fəsiləsi – Polyporaceae.....	271
Papaqlı göbələklər sırası – Agaricales	274
Şampinon göbələklər fəsiləsi – Agaricaceae	277
Qasteromisetlər yarımşinfi – Gastromycetidae.....	277
Heterobazidiomisetlər şinfi – Eterobasidiomycetidae	280
Aurikularialar sırası – Auriculariales	280
Drojalkovlar sırası – Tremellales.....	281
Dakrimisetlər sırası – Dacrymycetales	282
Tulasnellales sırası.....	283
Tremellales sırası	283
Teliobasidiomycetes şinfi	284
Sürmə göbələkləri sırası – Ustilaginales.....	284
Buğdanın bərk sürməsi – Tilletia tritici	284
Buğdanın tozlu sürməsi – Ustilago tritici	286
Qarğıdalının qovluqlu sürməsi – Ustilago zae mayis.....	287
Çovdarda gövdə sürməsi – Urocystis occulta	288
Pas göbələkləri sırası – Uredinales	289
Qeyri-müəyyən göbələklər şöbəsi – Deuteromycota	296
Hifomisetlər şinfi – Hyphomycetes	300
Hifomisetlər sırası – Hyphomycetales	300
Mutsedinalar fəsiləsi – Mucedinaceae	300
Koelomisetlər şinfi – Coelomycetes	304
Atservulalar sırası – Acervulales	304
Melankonialar fəsiləsi – Melanconiaceae	304
Piknidililər sırası – Picnidiales	306
Sferopsidlər fəsiləsi – Sphaeropsidaceae	306
Göbələklərin və göbələyəbənzər orqanizmlərin ekoloji qrupları	308
Göbələklərin şöbələri arasında filogenetik əlaqələr.....	310
Göbələklərin qidalanması. saprotrof, parazit və mikoriza göbələkləri	313
Göbələklərin təsərrüfatda əhəmiyyəti	315
Azərbaycanda mikologiya elminin inkişaf tarixi haqqında qısa məlumat	317
Ədəbiyyat	319

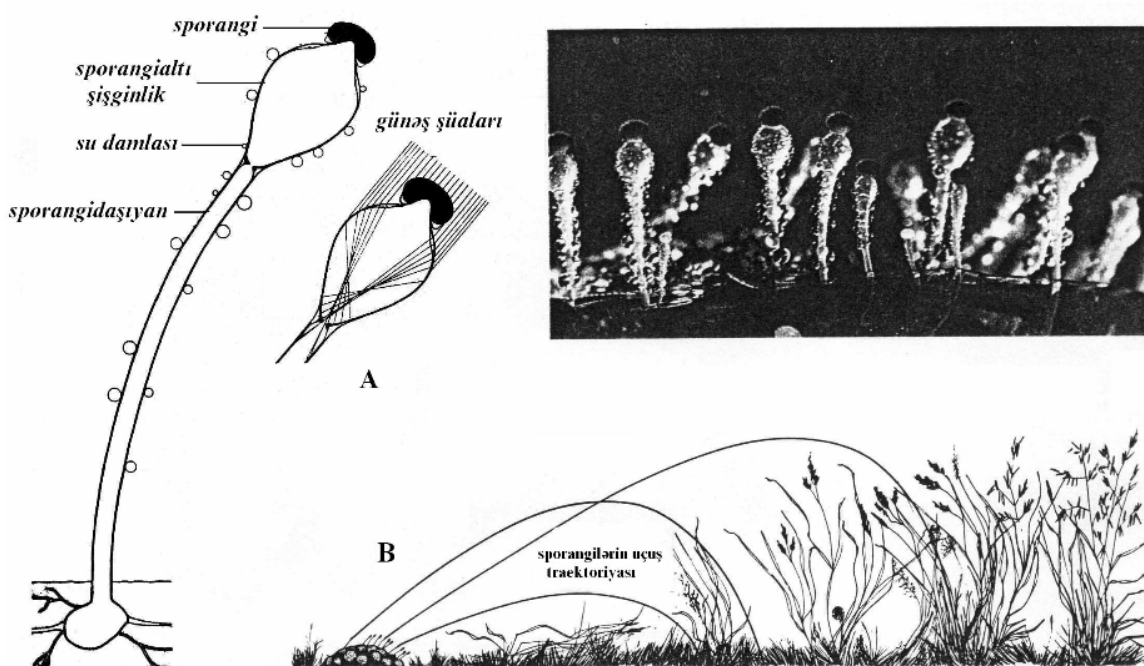
Nəşriyyat redaktoru: Məryəm Qədimova

Çapa imzalanmışdır: 08.09.2008. Formatı 60x84 1/16. Sifariş №109. Həcmi 20,25 ç.v. Sayı 3500.

«Bakı Universiteti» nəşriyyatı, Bakı ş., AZ 1148, Z.Xəlilov küçəsi, 23.

Verticillium dahliae göbələyi mitoxondrilərinin
oksidləşdirici və fosforlaşdırıcı aktivliyi

Substrat	Göbələyin forması	1 saatda 1 mq zülalə görə O ₂ mkl	Tənəffüs nəzarəti (TN)	ADP/O	ADP-yə görə tənəffüsün sürətlənməsi
NAD·H ₂	mikrosklerosal mitselial	265 161	1,7 1,8	1,9 1,3	2,7 1,7
Suksinat	mikrosklerosal mitselial	22,2 26,8	1,62 1,76	1,9 2,2	1,9 2,1
Malat	mikrosklerosal mitselial	30 14	1,8 1,6	2,4 1,9	1,5 1,6
Piruvat	mikrosklerosal mitselial	20,8 17	1,84 —	2,3 —	1,4 1,1
Oksalo-asetat	mikrosklerosal mitselial	25,6 15,8	1,43 —	1,7 —	1,9 1,25
α - ketoqlutarat	mikrosklerosal mitselial	29,1 20,7	— —	— —	1,4 1,3



Şəkil 6. Göbələklərdə fototropizm (A) və sırf mexaniki hərəkət (B).

