

**AZƏRBAYCAN RESPUBLİKASI TƏHSİL NAZİRLİYİ
BAKİ DÖVLƏT UNİVERSİTETİ**

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

MİKOLOGİYA

(dərslük)

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

BAKİ - 2008

**AZƏRBAYCAN RESPUBLİKASI TƏHSİL NAZİRLİYİ
BAKİ DÖVLƏT UNİVERSİTETİ**

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

MİKOLOGİYA

(dərslük)

**Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirinin
24.06.2008-ci il tarixli 808 sayılı əmri ilə dərslük
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. Dərslük. B.: «Bakı Universiteti» nəşriyyatı, 2008, 324 səh.

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

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

Dərslük, 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 şərhl 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 qılafları (divarları), 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 dərinədən 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

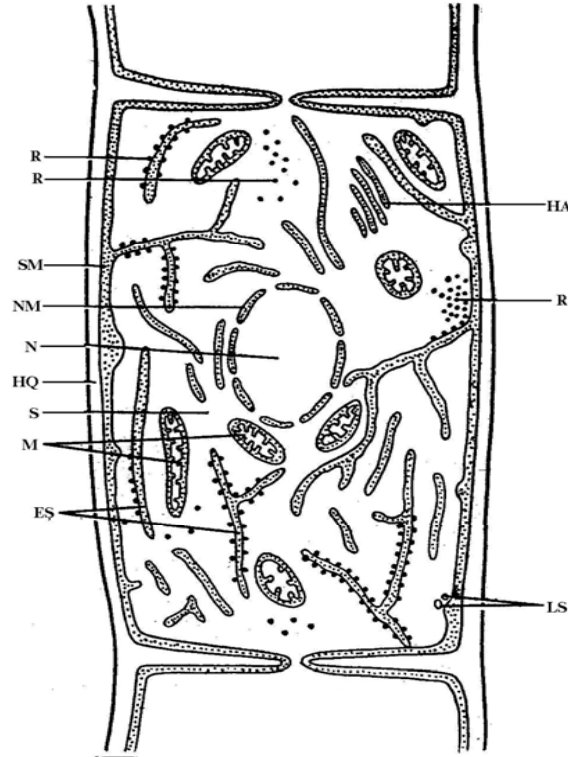
GÖBƏLƏKLƏRİN HÜCEYRƏVİ QURULUŞU VƏ YÜKSƏKMOLEKULLU KOMPONENTLƏRİ

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 başlamağın 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 – sitoplazmatik membran; NM - nüvə membranı; N – nüvə; HQ – hüceyrə qılafi; S – sitoplazma; M – mitoxondrilər; EŞ - endoplazmatik şəbəkə.

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

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

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

Cədvəl 1

Qılafin 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 qılafin 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. Qılafta 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 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.

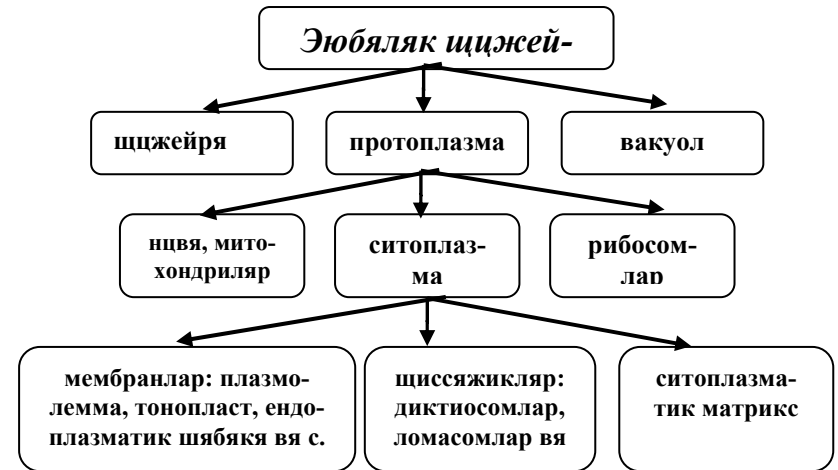
Protoplazmanın kimyəvi tərkibinin, quruluş və funksiyasının öyrənilməsi əsasında, onun aşağıdakı əlamətləri müəyyən edilmişdir:

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 görüldüyü 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.

Göbələk 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. Göbələk 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 oxşayır. 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 göbələklərdə isə lövhəşəkilli (lamellyar) formadadır.

Göbələk 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. Göbələk hiflərinin böyümə zonasında endoplazmatik şəbəkə çoxlu sayda diktiosomlar əmələ gətirir ki, bunların da məcmuu Holci aparatı adlanır. Lakin göbələklərin heç də hamısında diktiosomlar yaxşı görünür. Göbələklərin 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 (80Å^0) 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 həcmi əhatə edir.

Həlci qabarcıqları hüceyrənin yenicə əmələ gəlmiş sərhədinə toplanır və bir-birilə qarşılaşaraq, hüceyrə qılafının ilk (rüşeym) quruluşunu yaradır, qabarcıqların daxilindəki kütlə isə, hüceyrə qılafının 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 mikroböcükçülər də aiddir. Adətən onlar, hüceyrə qılafına paralel halda ekto plazmada plazmolemmadan təxminən 10nm məsafədə yerləşir. Hər bir mikroböcükçüdə, 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, mikroböcükçülər müxtəlif cür istiqamətlənmiş hərəkətlərin yerinə yetirilməsinə kömək edir.

Göbələklərin sitoplazmatik membranı – plazmolemma ilə onların qılafı 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 görünürlər. 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 ingibitorlara münasibətinə görə də fərqlənirlər.

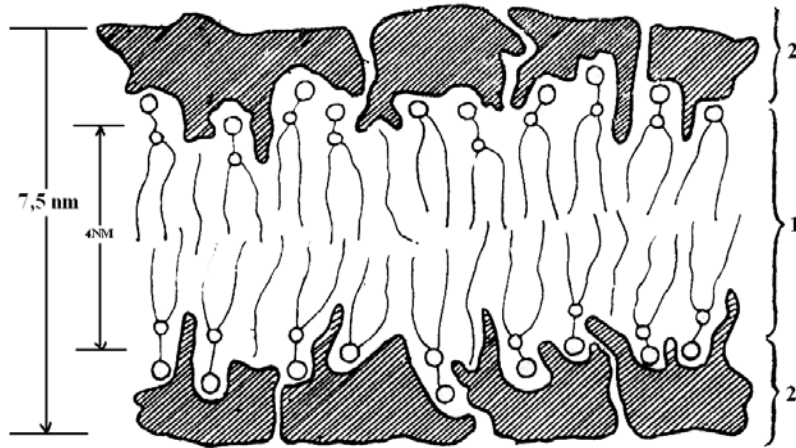
Hüceyrənin ən ümumi submikroskopik quruluş elementi membran hesab olunur. Membran molekulyar səviyyə ilə, molekuldan böyük səviyyə arasında keçid mərhələsini təşkil edir. Hüceyrə membranlarında əsas metabolik tsikllər: tənəffüs, oksidləşdirici fosforlaşma, nuklein turşularının, zülalların, yağ turşularının,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

Protoplazmanın quruluşsuz hissəsi katalitik funksiya daşımır, 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, matris 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 nöqtəyi-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 hidrofob 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 hidrofob hissələr vardır. Membranda lipidlərin əmələ gətirdiyi bimolekulyar təbəqənin daxili tərəfi molekulun hidrofob hissələrindən təşkil olunur. Lipid molekulunun xaricə doğru

çevrilən hidrofob 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. Plazmolemma 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.

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

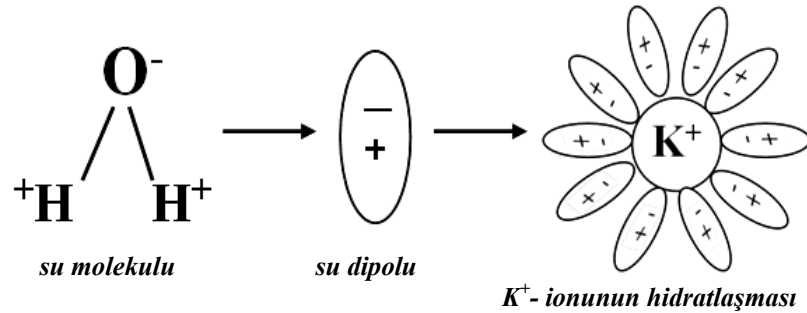
$$1 \text{ santipuaza} = 10^{-2} \text{ puaza}$$

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

Protoplazma yüksək dərəcədə elastikliyə də malikdir. Adi mayelərdən fərqli olaraq protoplazmada quruluş özlülüyü müşahidə olunur. Quruluş özlülüyü, protoplazmadakı komponentlərin qarşılıqlı səmtlənməsinə 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 tək-cə su molekulunun, onların kənar tərəflərində yerləşən hidrofil qruplara birləşməsi yolu ilə hidratlaşa bilir («mitselyar hidratlaşma»). Bundan başqa, onlar su molekulunun mitsellərin daxilindəki fəal, hidrofil radikal-larla da birləşməsindən hidratlaşırlar. Belə birləşməyə «permutoid» hidratlaşma deyilir.

Hüceyrədə zülallar ən yüksək hidratlaşma qabiliyyətinə malikdir. Zülal molekulları 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.

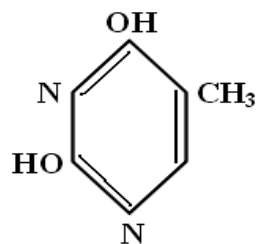
1.3. Hüceyrənin yüksəkmolekullu komponentləri

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 qalığından, karbohidratlardan və həmçinin də purin və pirimidin əsaslarından ibarətdir. Funksional baxımdan nuklein turşuları iki cürdür: dezoksinuklein 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 gəlinirdi 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

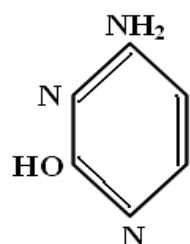
nukleozidlərin fosforlu efiərləridir. Nukleozidlər pirimidin və ya purin əsaslarının N – qlükozidləri olub iki qrupa bölünür: ribonukleozidlər və dezoksinukleozidlər. Hər iki tip nukleozidlər spesifik nukleozidazaların təsiri ilə hidroliz olunur. Nukleozidlərin pirimidin və purin əsasları aşağıda göstərilmişdir.

Pirimidin əsasları



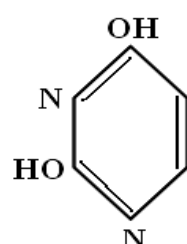
timin

(2,6-dioksi, 5 metilpirimidin)



sitozin

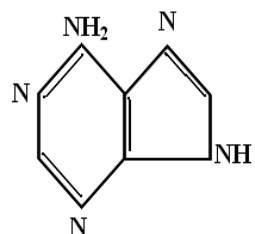
(6-aminopirimidin)



urasil

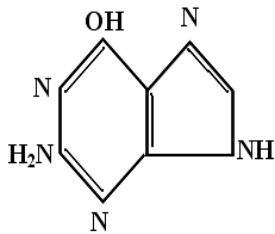
(2,6 – dioksipirimidin)

Purin əsasları



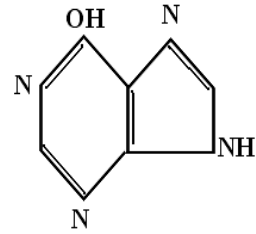
adenin

(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 təkrar olunmayan 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 quanin – 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 (informasiya) RNT-si daxildir.

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

Cədvəl 2

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

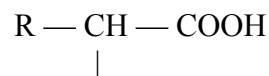
Taksonlar	%
<i>Oomycetes</i>	
Phytophthora	47,5
<i>Zygomycetes</i>	

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 molekulları (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 molekullarının qurulmasında iştirak edir. Bunları, adətən proteinogen aminturşuları adlandırırlar. Zülallarda rast gəlinən aminturşularının əksəriyyəti α – aminturşularıdır ki, onların da quruluşu aşağıdakı ümumi düsturla göstərilə bilər.

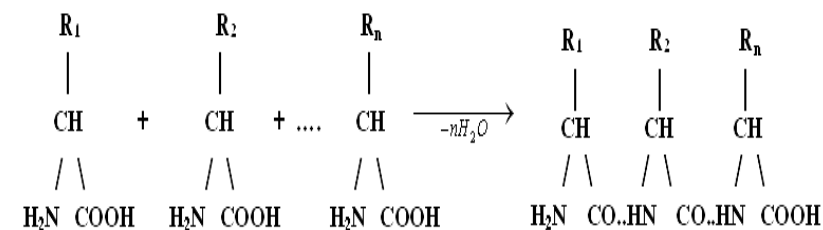


NH₂

Aminturşuları tərkibindəki R – qalıqına 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 qalıqı 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 yarasın.

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 körpüçüklərlə, 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 submikroskopik quruluş elementi olan «elementar membranlar» lipoproteid kompleksindən təşkil olunmuşlar. Göbələk hüceyrələrində lipidlər, ehtiyat maddələri kimi protoplazmada

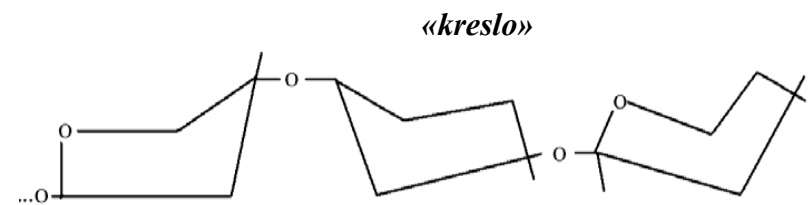
toplanır və buradan da hüceyrə şirəsinə keçə bilirlər.

Lipidlər, protoplazmada çox kiçik damlalar şəklində toplanaraq, sanki onun kütləsinə hopur və beləliklə də, protoplazmaya parlaq şüşəyabənzər 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-əlverişli 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-əlverişli şəraitlərdə saxlanmış göbələklərdə və ya köhnə göbələk 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.

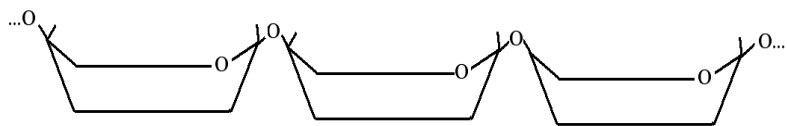
Göbələklərin hüceyrə qılfında homopolisaxaridlərdən – sellüloza, xitin, α – qlükən və s. ilə yanaşı, həm də çoxlu heteropolisaxaridlər – qlükomananlar, mannozalar və başqaları da vardır.

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.



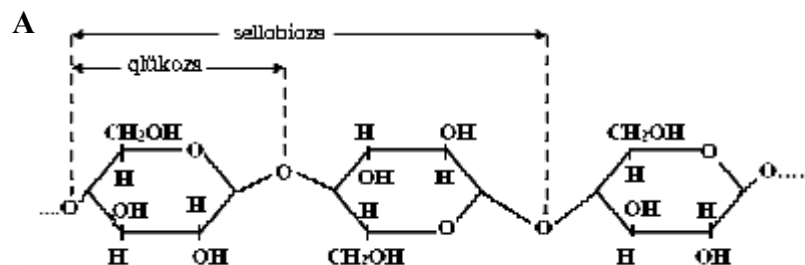
Amiloza molekulunda isə qlükoza halqası sterik səbəblərdən asılı olaraq «kreslo» formasında yox, «vanna» şəkilli konformasiyada müşahidə edilir.

«vanna»

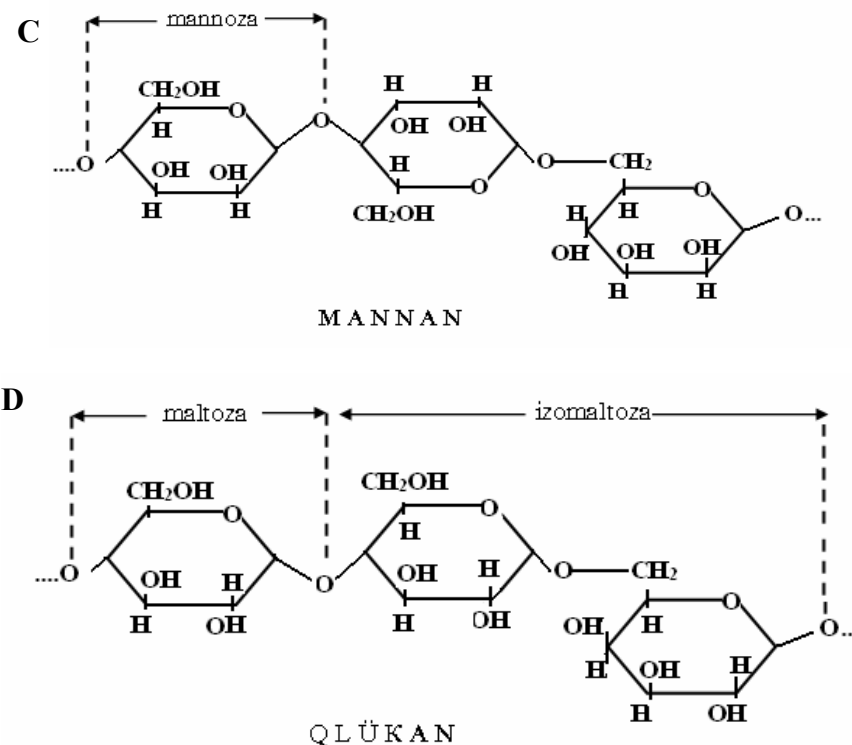


Homopolisaxaridlərin nümayəndələrindən biri də qlikogenidir. Bu polisaxarid heyvan və göbələk orqanizmində ehtiyat maddə kimi toplanır. Belə ki, qidada karbohidratların miqdarı artdıqca orqanizmdə qlükoza çoxalır və qlikogenə çevrilib protoplazmada xırda hissəciklər halında müşahidə olunur. Kisəli göbələklərin cavan kisələrinin protoplazmasında qlikogen dənəcikləri, lipid toparlarını 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 – qlükən.

II FƏSİL

GÖBƏLƏKLƏRİN QİDALANMASI

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

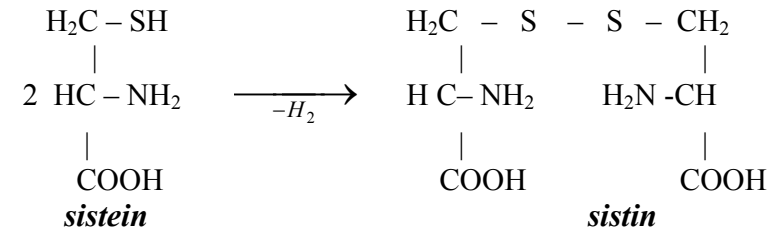
Göbələk hüceyrəsi tərəfindən mənimsənilən kimyəvi elementlər, mühüm funksiyaların – tənəffüsün, böyümənin, inkişafın, çoxalmanın və s. gedişində çox böyük rol oynayırlar. Biokimyəvi tədqiqatlar göstərdi ki, qida elementləri ilk növbədə, müxtəlif üzvi birləşmələrin tərkibinə daxil olur. Tərkibində mineral 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.

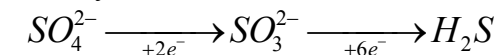
Göbələklərin böyümə və inkişafı üçün zəruri olan elementləri plastik (hüceyrənin quruluşuna daxil olanlar), funksional (maddələr mübadiləsində iştirak edənlər) və enerji daşıyıcıları (P, S və s.) kimi mühüm qruplara bölürlər. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, bu cür bölgü yalnız şərti xarakter daşıyır. Belə 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 kükürlü 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.



Kükürlü 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 cavab – funksional cəhətdən aktiv hüceyrələrdə rast gəlinir. Orqanizmdəki zülalların köhnəlməsi (qocalması), onlarda HS – qruplarının disulfid (-s-s) körpüçüklərinə çevrilməsilə izah olunur. Göbələklərdə kükürd, yalnız reduksiya olunmuş haldadır, yəni hidrogen sulfidın törəməsi kimi əmələ gəlir (H-S-H). Lakin bu elementin göbələklərdəki əsas mənbəyini onun oksidləşmiş birləşmələri təşkil edir. Hüceyrədə olan və SO₄²⁻ – ionu saxlayan sulfatlar, SO₃²⁻ – ionu olan sulfitlər, sonradan göbələklərdə reduksiya olunurlar.

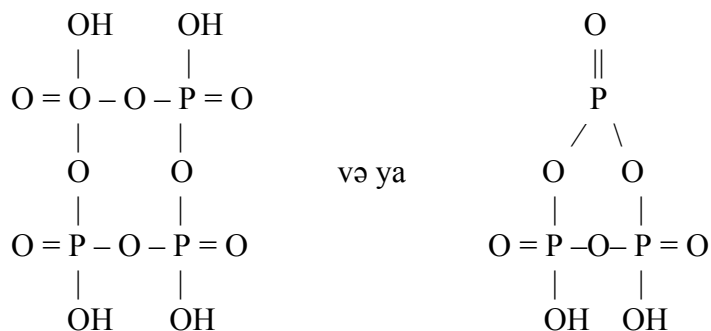


Göbələklər üçün kükürdün qidalı mühitdəki miqdarı 0,01 və ya 0,001% hüdudundadır.

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 qıçırma 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 mühitdə).

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 qıçırmada 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.

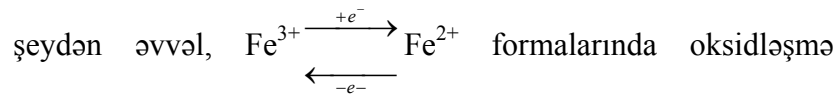
Kalsium (Ca) – göbələk külündə onun miqdarı bir neçə faizə, bəzi göbələklərdə isə, hətta 50%-ə çatır. Bu elementin göbələk mitsellərindəki miqdarı oksalat duzları formasında, xüsusilə daha çoxdur. Kalsium üzvi turşuların neytrallaşdırıcısı rolunu yerinə yetirir. Məlumdur ki, göbələklərin çoxu bu cür 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) adsorbisiyasına 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



dərəcəsinin dəyişilməsilə bağlıdır. Burada elektronun alınması ilə 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 dəmirlə birlikdə sink olduqda daha güclü həyata keçirilir.

Sink (Zn) – göbələklərdə şəkər mübadiləsində spesifik rol oynayır. Bu elementin iştirak etdiyi bütün hallarda qənaətcillik (ekonomik) əmsali 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 (kəhrəba, 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.

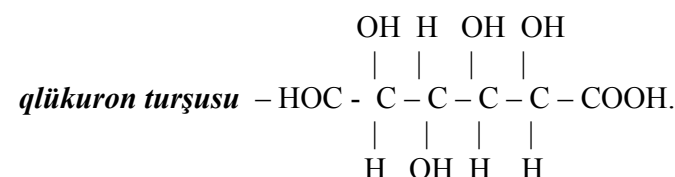
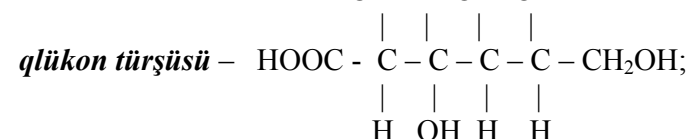
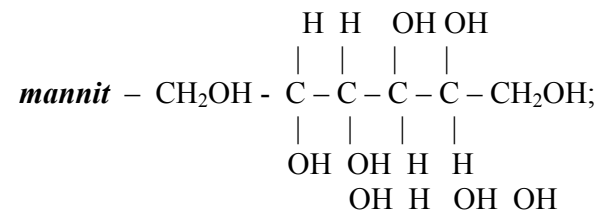
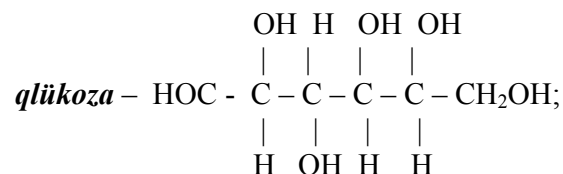
Bor (B) – Göbələklərin böyüməsi və inkişafı üçün zəruri elementlərdən biridir. Lakin bu elementin göbələk metabolizmində rolu tam aydınlaşdırılmamışdır.

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 oluna 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, qarışıq 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. İkiəsaslı (dikarbon) turşular və oksiturşular, sadə – birəsaslı turşulara nisbətən daha yüksək qidalılıq keyfiyyəti qazanır. Məsələn, alma və kəhrəba turşuları, süd və propion turşularından daha qiymətlidir. Digər tərəfdən, oksiturşu olmaqla süd turşusu, propion turşusundan, alma turşusu isə kəhrəba və fumar turşularından daha yaxşı mənimsənilir (cədvəl 3).

Cədvəl 3

Göbələklər tərəfindən mənimsənilən üzvi turşular

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

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

Digər turşulardan: üzüm turşusu ($\text{HOOC}-\text{CHOH}-\text{CHOH}-\text{COOH}$) dioksikəhrəba 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 efridir:



Aromatik birləşmələr, hətta altı atomlu olduqda belə, yəni 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 qılaşının 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.

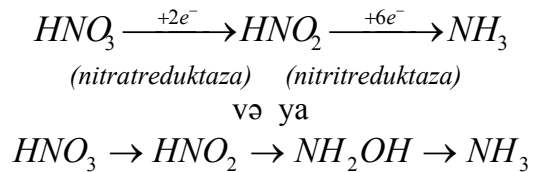
Qruplar	İstifadə olunan azot mənbələri
1.	Üzvi N, NH_3 , NO_3 , N_2
2.	Üzvi N, NH_3 , NO_3 ,
3.	Üzvi N, NH_3 ,
4.	Üzvi N

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 radiceis* 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 ammoniyaya qədər reduksiya olunur. Əgər bu prosesdə NO_3^- iştirak edirsə, onda əvvəlcə o, NO_2^- -yə, sonradan isə ammoniyaya 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 gəlməsilə 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, kəhrəba 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 yığılımı, 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 sterioizomerləri 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 fərqi) 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 – plazmalemmanın 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 mayələrdə 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.

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

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

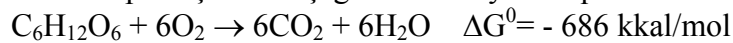
3.1. Tənəffüs və qıvcırma. Ümumi anlayışlar

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

Dissimilyasiyanın iki əsas forması vardır: 1) tənəffüs; 2) qıvcırma. Qıvcırma 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, qıvcırma prosesindən xeyli genişdir. Bununla belə, qıvcırma prosesi, tənəffüsə nisbətən üzvi maddənin parçalanmasının həm sadə, həm də daha qədim formasıdır. Tənəffüs və qıvcırma bioloji oksidləşmənin iki tərəfidir. Qıvcırma və tənəffüsün əsas substratları karbohidratlardır.

Hüceyrə kimi mürəkkəb sistemdə çoxlu sayda gedən müxtəlif proseslər, yalnız çox dəqiq sürətdə 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.



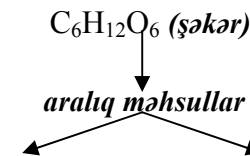
Uzun müddət, tənəffüs prosesinin bioloji əhəmiyyətini ancaq üzvi maddələrin çevrilməsi nəticəsində enerjinin

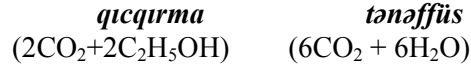
ayrılması və onun sonradan müxtəlif proseslərdə istifadə olunması kimi başa düşürdülər. Lakin sonralar bu prosesin biokimyəvi təbiətini və onun enzimatik sistemlərini ətraflı öyrəndikdə, məlum oldu ki, bu halda əmələ gələn aralıq məhsullar fəal metabolitlər olub, hüceyrənin mübadilə reaksiyalarında mühüm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

Əgər göbələk hüceyrəsi, bir qram molekul şəkərə görə tənəffüs prosesində təxminən 686 kkal enerji ayırırsa, qıvcırma zamanı isə ayrılan enerji ≈ 28 kkal-dir. Odur ki, qıvcırma 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 enerjisinə 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 qıvcırma nəinki əlaqələri olmayan proseslərdir, əksinə onlar bir-birilə genetik əlaqədədir. Belə ki, tənəffüs substratının (şəkərlərin) çevrilməsinin ilk mərhələsi həm tənəffüs, həm də qıvcırma üçün ümumidir. Yəni:





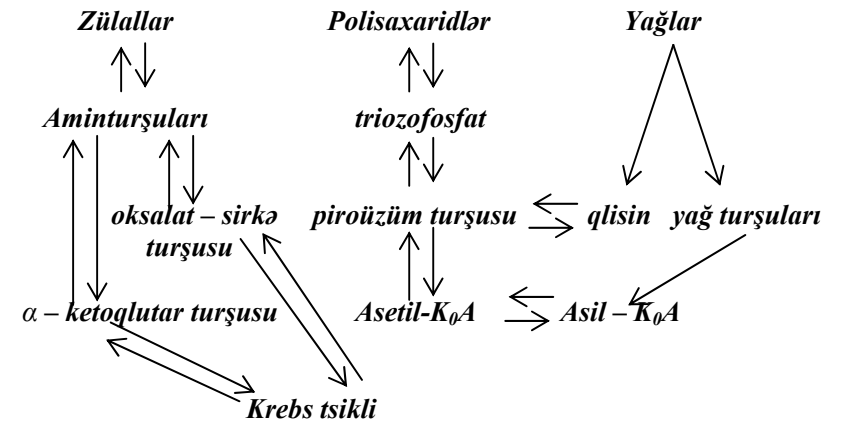
Ardıcıl çevrilmələr nəticəsində əmələ gələn aralıq məhsullar da hər iki proses üçün ümumi hesab edilir. Bu iki proses, bir-birindən, şəkərlərin parçalanması müəyyən mərhələyə çatdıqdan sonra ayrılır. Tənəffüslə qıcırmanın bir-birindən fərqlənməsi aralıq məhsulların sonradan çevrilməsinin xarakterindən asılıdır. Tənəffüs və qıcırma arasındakı genetik əlaqə, çoxlu sayda təcrübələrdə sübut olunaraq, hazırda hamı tərəfindən qəbul olunmuşdur. Beləliklə, tənəffüs bioloji oksidləşmənin aerob, qıcırma isə anaerob (sirkə turşulu qıcırma istisna olmaqla) yoludur. Bəzən qıcırma 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 ($2H^+ + 2e^-$) üç sistem: NAD(F), Flavin və Lipoit turşusu vasitəsilə vahid bir axına qoşulur və tənəffüsün elektronəqliyyat 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:

$$RQ = \frac{CO_2}{O_2}$$

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. *Liazalar*. 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 piridinnukleotid qrupu koenzimlərinin olması ilə müəyyən edilir. Piridin dehidrogenazalarının kofermenti nikotin-amidadenin nukleotid (NAD) və nikotinamidadenin – dinukleotidfosfatdan (NADP) ibarətdir. Piridin dehidrogenazaları anaerob dehidrogenazalara aiddir. Bioloji oksidləşmənin gedişində onlar, substrat hidrogeninin ilk akseptoru rolunu oynayır.

Əksəriyyət reaksiyalar NAD^+ -in iştirakı ilə dönan oksidləşmə – reduksiya reaksiyalarıdır. Hidrogenin akseptoru NADP^+ olan reaksiyalar isə, az dərəcədə dönan 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, flavinadenin dinukleotiddən (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 qoparıb 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

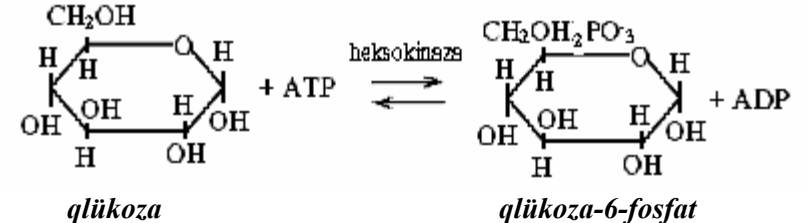
Qlikoliz prosesinin öyrənilməsində, xüsusilə mühüm rol

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 molekulu 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.

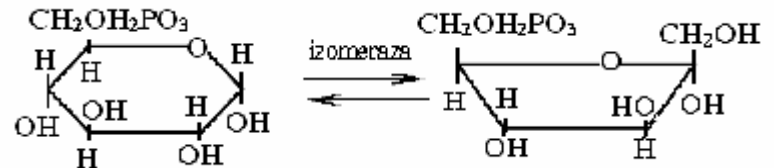
Göbələklərin əksəriyyətində karbonun metabolizmi ümumi sxem üzrə gedir və bu baxımdan digər orqanizmlərdəkinə, hətta heyvanlardakına da oxşayır. Bu cür mübadilənin ilk dövrləri maya göbələklərində daha ətraflı öyrənilmişdir və bunu aşağıdakı ardıcılıqla ifadə etmək olar.

1. Bu mərhələdə qlükoza molekulu 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 qlükozaya verərək ATP, ADP-yə çevrilir, qlükozadakı fosfor qrupu isə hidrosil qrupu ilə 6-cı karbon atomunda efir rabitəsini əmələ gətirir (Robinson efiri).

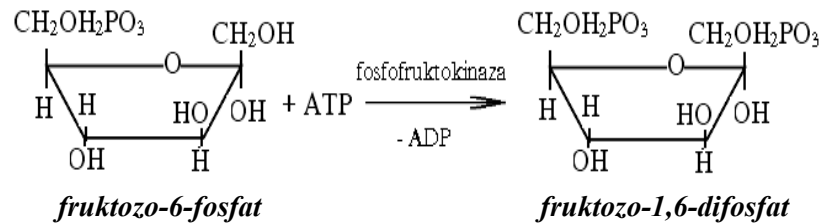
2. Qlükoza-6-fosfat və ya Robinson efiri, sonradan fruktofuronaza-6-fosfata çevrilir.



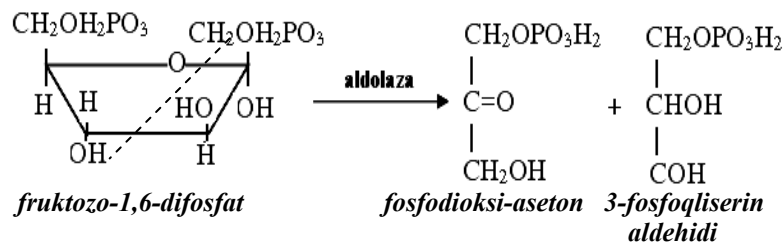
qlükoza-6-fosfat

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.



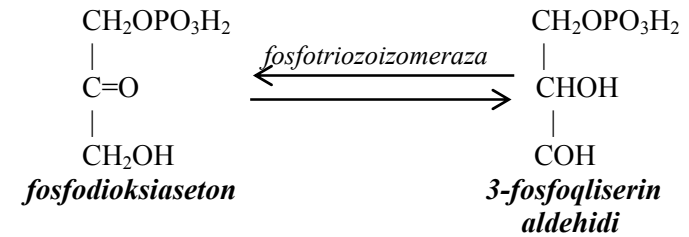
4. Əmələ gələn fruktozo-1,6-difosfat aldolaza fermentinin köməyi ilə iki fosfotriozaya: fosfodioksiasetona və 3-fosfoqliserin aldehydinə parçalanır.



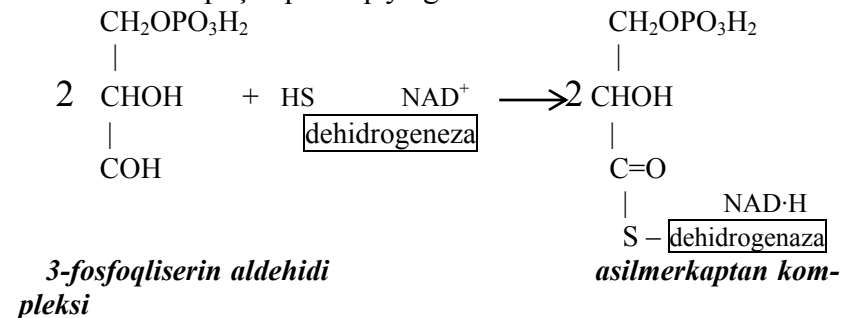
Beləliklə, hər bir qlükoza molekulunun fəallaşması və onun daha tez reaksiyaya girmək qabiliyyətinə malik olan iki üçkarbonlu birləşməyə ayrılması prosesi iki ATP molekulunun olması ilə həyata keçir.

5. Qlikolitik parçalanmanın sonrakı prosesində yalnız fos-

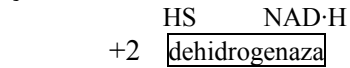
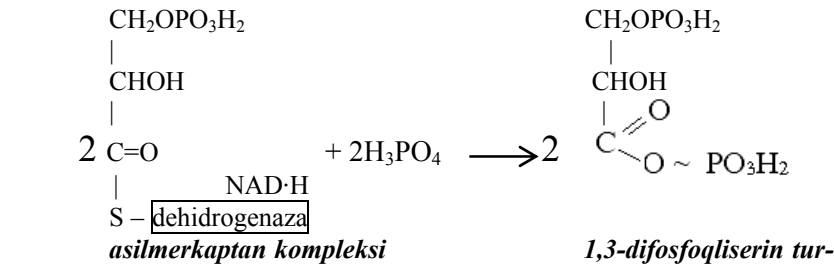
foqliserin aldehydi iştirak edir. Ona görə ki, hüceyrədə spesifik fosfotriozoisomeraza fermentinin təsiri altında fosfodioksiaseton tamamilə fosfoqliserin aldehydinə çevrilir. Beləliklə də, qlükozanın hüceyrələrdə tamamilə istifadə olunmasına imkan yaranır.



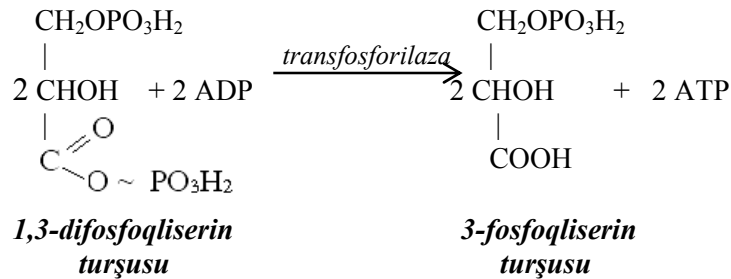
6. Qlikolizin sonrakı mərhələsi, 3-fosfoqliserin aldehydinin 1,3-difosfoqliserin turşusuna çevrilməsindən ibarətdir. Bu reaksiya, qlikolitik oksidləşmə-reduksiya reaksiyası adlanır və bir neçə mərhələdə gedir. Əvvəlcə, 3-fosfoqliserin aldehydi – SH qrupu vasitəsilə dehidrogenaza fermentinin zülalındakı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



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



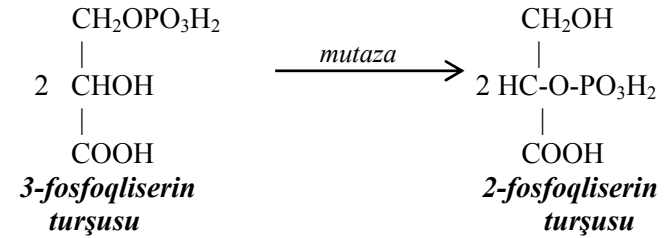
7. Qlikoliz prosesində sonrakı mərhələ, difosfoqliserin turşusunun onun monofosfor efinə çevrilməsindən ibarətdir. Bu halda birinci karbon atomundakı makroerqik rabitə transfosforilaza fermentinin iştirakı ilə ADP-ə verilir və onu ATP-ə çevirir.



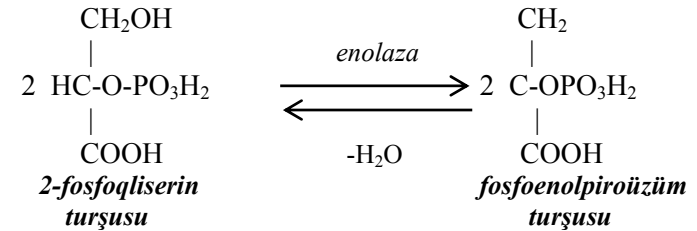
Bu reaksiyanın böyük əhəmiyyəti vardır, ona görə ki, burada fosfoqliserin aldehidinin oksidləşməsi nəticəsində ayrılan enerji, universal formaya – ATP-ə çevrilir. Bununla da, hüceyrə, əvvəlcədən qlikolizin fəallaşmasına sərf etdiyi enerjini tamamilə bərpa etmiş olur. K^+ və ya NH_2^+ , Mg^{2+} və ATP-in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

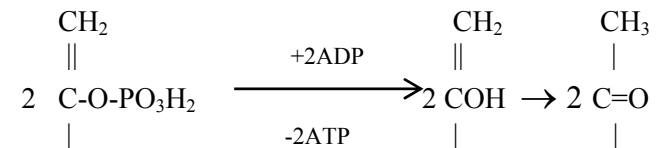


9. Əmələ gəlmiş 2-fosfoqliserin turşusu spesifik enolazaların köməyi ilə 2-fosfoenolpiroüzüm turşusuna çevrilir. Bu reaksiya magnezium, manqan və ya sink ionlarının iştirakı ilə fəallaşır.



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 COOH
*enolpiroüzüm
turşusu* *piroüzüm
turşusu (piruvat)*

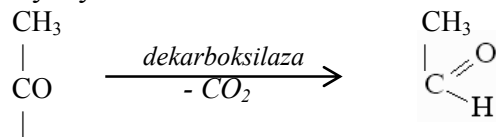
Hazırda sübut edilmişdir ki, qlikolizin ümumi sürəti, fosfofruktokinazanın kataliz etdiyi reaksiyalarla məhdudlaşa bilər.

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)

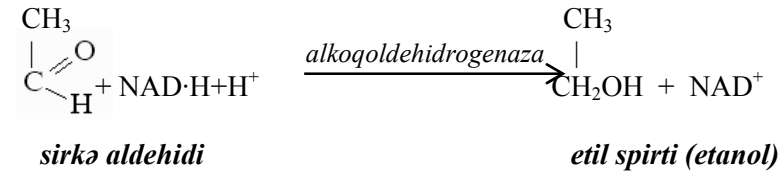
Qlikolizin son məhsulu olan piroüzüm turşusunun sonrakı çevrilməsi oksigenin iştirakı olmadan gedərsə (anaerob şəraitdə) bu proses qıcırma adlanır. Qıcırmanın müxtəlif növləri vardır. Həmin növlərin ilk mərhələsi – piroüzüm turşusunun əmələ gəlməsinə qədərki mərhələ, qlikolizdəki kimidir. Qıcırma növləri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

Spirit qıcırması. Karbohidratların anaerob şəraitdə çevrilməsindən alınan məhsullardan biri də spirtdir. Spirit 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.

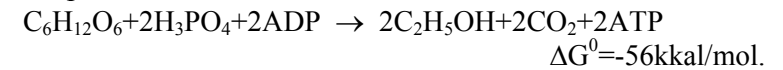


COOH
piroüzüm turşusu

*sirkə aldehydi
(asetoaldehyd)*

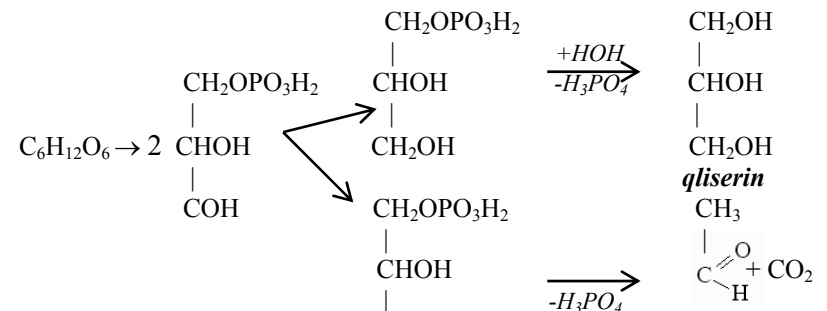


Spirit qıcırmasının ümumi reaksiyasını aşağıdakı kimi yazmaq olar:



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

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



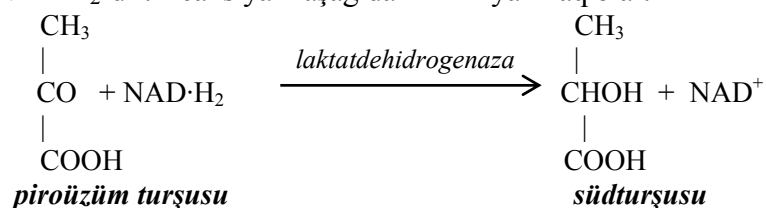
COOH

sirkə aldehidi

Spirit qıçqırmasının digər yolu qıçqırılan qarışıqın 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 qıçqırmasının belə dəyişilməsi Neyberq qıçqırmasının üçüncü forması adlandırılır. Həmin prosesdə sirkə turşusu əmələ gəldiyindən mühit tədricən turşulaşır.

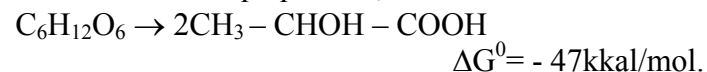
Südturşusu qıçqırması. Qıçqırmanın bu tipi, göbələklərdə, heyvanlarda, bakteriyalarda, yaşıl-yosun və ali bitkilərin toxumalarında rast gəlinir.

Südturşusu qıçqırması zamanı piroüzüm turşusu dekarboksilləşmir, əksinə, o, spesifik laktikodehidrogenaza fermentinin köməyi ilə reduksiya olunur. Bu reaksiyada hidrogenin donoru NAD·H₂-dir. Reaksiyanı aşağıdakı kimi yazmaq olar.

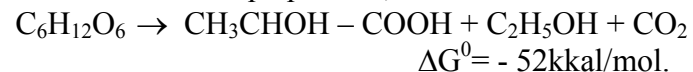


Südturşusu qıçqırmasının ümumi tənliyi belədir:

1) homofermentativ qıçqırmada;



2) heterofermentativ qıçqırmada;



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

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

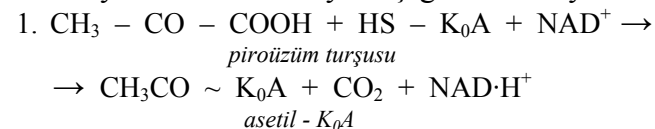
3.1.5. Krebs tsikli (aerob oksidləşmə)

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 tsikli iki-üçkarbonlu turşular tsikli, yaxud tədqiqatçının şərafinə Krebs tsikli adlandırılır. Bu kəşf, müasir biokimyənin 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 (K₀A) ilə yanaşı, həm də Mg²⁺-nin də iştirakı lazımdır.

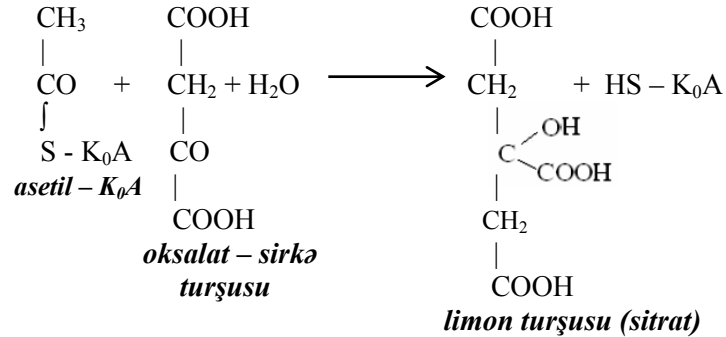
Reaksiyanın ümumi tənliyini aşağıdakı kimi yazmaq olar:



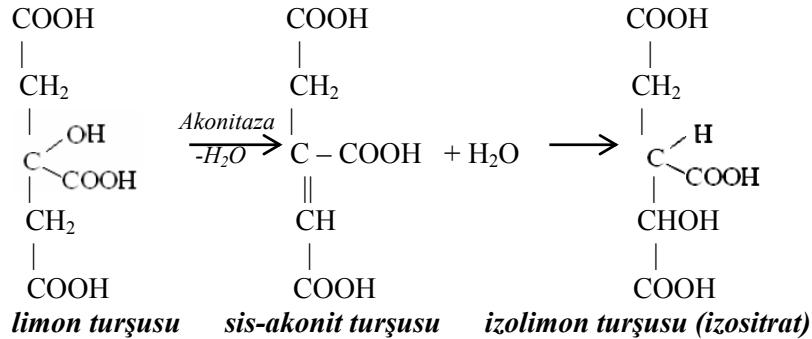
Reaksiya nəticəsində reduksiya olunmuş - NAD·H⁺, asetil –

K_0A və CO_2 əmələ gəlir.

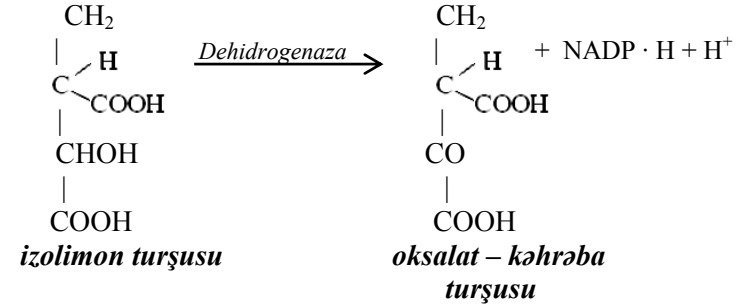
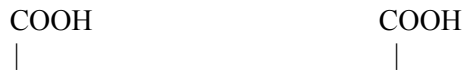
2. Müəyyən edilmişdir ki, əmələ gəlmiş asetil – K_0A , oksalat-sirkə turşusu ilə kondensasiya edərək, limon turşusuna (sitrata) çevrilir.



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

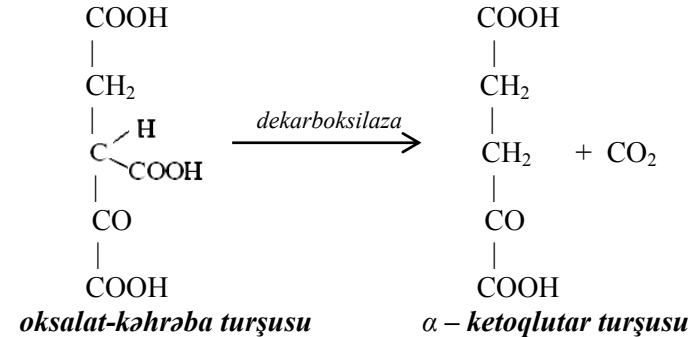


4. Krebs tsiklinin növbəti mərhələsi izolimona turşusunun oksidləşməsidir. Bu proses spesifik dehidrogenaza – izositrat-dehidrogenaza vasitəsilə kataliz edilir. Fermentin koferment hissəsi $NADP$ -dən ibarətdir.

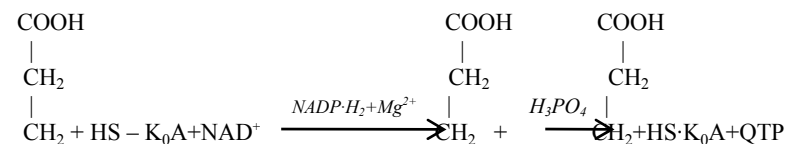


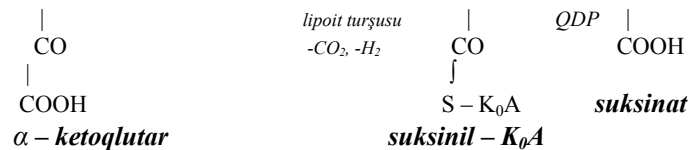
5. Əmələ gəlmiş oksalat-kəhrəba turşusu (oksalat-suksinat) spesifik dekarboksilaza fermentinin iştirakı ilə α – ketoqlutar turşusuna çevrilir.

Bu mərhələdə karbohidratlarda olan karbonun ikinci dəfə CO_2 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.

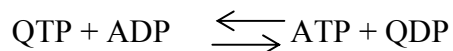


6. Sonrakı mərhələdə α – ketoqlutar turşusu oksidləşdirici dekarboksilləşməyə məruz qalır və kəhrəba turşusuna (suksinata) çevrilir.

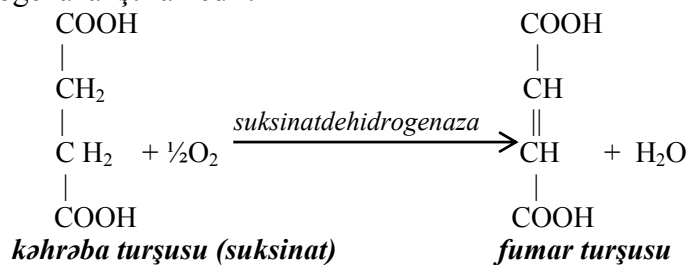




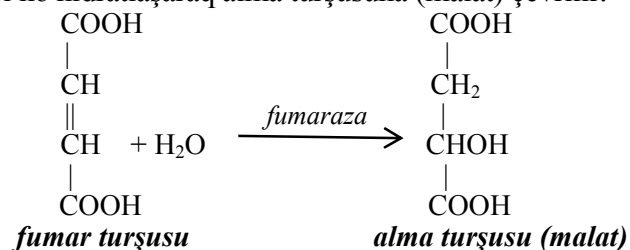
Bu prosedə kofaktor rolunu, NAD^+ , NADP^+ , lipoit turşusu, K_0A və Mg^{2+} oynayır. Bundan başqa, reaksiyada qvaniz-indifosfat (QDP) iştirak edir və qeyri-üzvi fosfat qrupunu özünə birləşdirərək qvanizintrifosfat (QTP) formasına keçir. Əmələ gəlmiş QTP özündəki fosfat qalığını ADP-ə verərək onun ATP-ə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



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

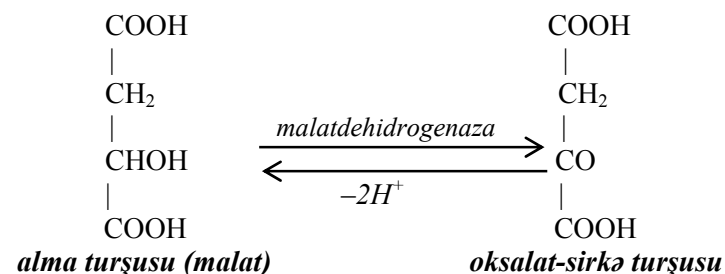


8. Əmələ gəlmiş fumar turşusu (doymamış turşu) fumarazanın təsiri ilə hidratlaşaraq alma turşusuna (malat) çevrilir.

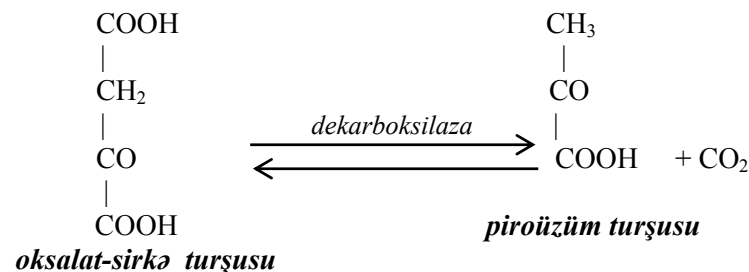


Mühitdəki şəraitdən asılı olaraq (pH, temperatur və s.) fumarazanın iştirakı ilə fumar turşusunun alma turşusuna və əksinə çevrilməsi həyata keçirilə bilər.

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 tsiklində 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 dəyişilir.

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 prosədə iştirak edən fermentlərin aktivliyinin dəyişilməsinə görə mühakimə yürütmək olar. Qlikolitik yolda iştirak edən fermentlərin əksəriyyəti, digər çevrilmə yolları (heksozomonofosfat, *Etner-Dudorov*) üçün də ümumidir.

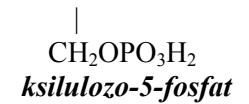
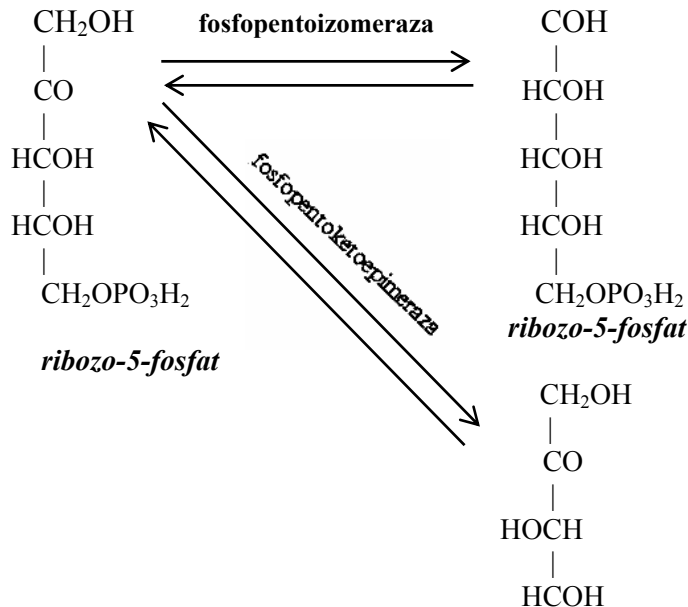
Mövcud olan məlumatlara görə göbələklərin tənəffüs prosesində, qlikolitik yolun üstünlük təşkil etməsinə baxmayaraq, onlarda heksozomonofosfat yolu da geniş yayılmışdır.

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 prosədə qeyri-üzvi fosfata

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

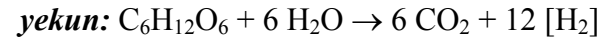
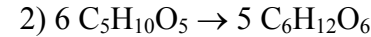
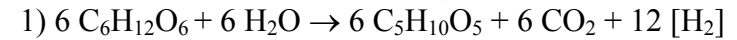
Karbohidratların heksozomonofosfat yolu ilə çevrilməsinin birinci mərhələsi, qlükozo-6-fosfatın dehidrogenazın iştirakı ilə oksidləşərək əvvəlcə 6-fosfoqlükonolaktona, sonra isə 6-fosfoqlükona çevrilməsindən ibarətdir.

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-fosfoqliserin aldehidi 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 aldehidi əmələ gəlir. 3-fosfoqliserin aldehidi 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 dehidrogenazların 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,

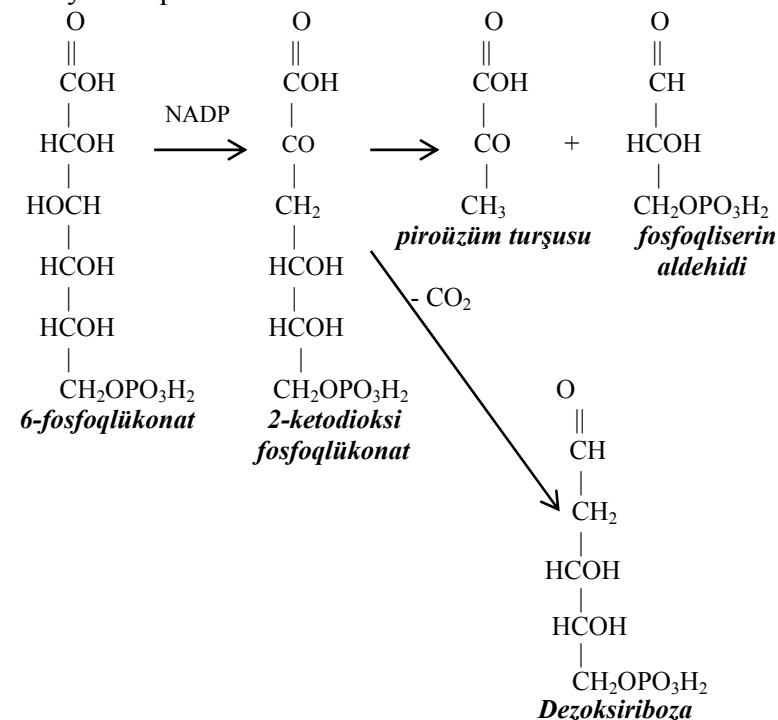
C₅-pentozofosfat

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 %	Heksozomonofosfat	Etner-Dudorov	Ədəbiyyat mənbəyi
Asperqillus niqer.....	78	—	—	Shu et al. 1954
Caldariomyces fumaqo	—	35	65	Ramachandran a Gottlieb, 1953
Claviceps purpurea	90-96	10-4	—	Mc Donald et al. 1960
Fusarium lini	83	17	—	Heath et al, 1956

Krebs tsikli aşkar olunan göbələklərin əsas nümayəndələri

Melampsora lini	62	38	—	Williams et al, 1968
Penicillium chrysoqenium	56-70	46-30	—	Lewis et al, 1954
Penicillium diqitatum	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 ştamın olan *Fusarium oxysporum* – da əsas oksidləşmə yolu heksozomonofosfat olduğu halda, bu göbələyin virulent ştamında 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 edirsə, 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).

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

3.1.7. Tənəffüsün elektronnaqliyyat dövrəsi və oksidləşdirici fosforlaşma

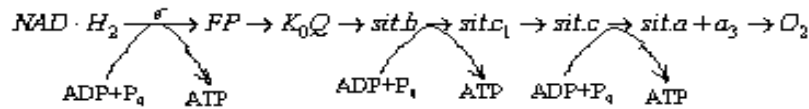
Oksidləşən substratdan elektronların oksigenə daşınması, mitoxondrilərdə yerləşən tənəffüs dövrəsi komponentləri vasitəsilə həyata keçirilir. Substratın oksidləşməsinə, oksigenin reduksiyası ilə əlaqələndirən, hidrogenin (elektronların) – $2H^+ + 2e^-$, daşınma reaksiyaları tənəffüsün elektronnaqliyyat 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 daşma 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 hiqlərdə 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 hiqlərində mitoxondrinin kristləri düzgün, Pythium debaryanum göbələyində isə qeyri-düzgündür.

Göbələk hiqlərində 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 spora və mitsellərinin tənəffüs prosesində sitoxromoksidazanın (sit.a+a₃) iştirakı Phytophthora infestans, Ustilaqo maydis, Fusarium oxysporum və digərlərində diferensial spektroskopiyaya metodu ilə müəyyən edilmişdir. 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 əlaqələnilir. 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 tsiklinə (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 ($FAD \cdot H + H^+ + 2e^-$) 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 (qlükozo 6-fosfatın) yalnız heksozomonofosfat yolu ilə baş verirsə, bu halda, tənəffüs dövrəsində 12 cüt proton və elektron ($12NADP \cdot H + H^+$) 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 ($Fe^{3+} \xrightarrow{+e^-} Fe^{2+}$) 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 ştammlar olan mikrosklerosal 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 sianid 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.

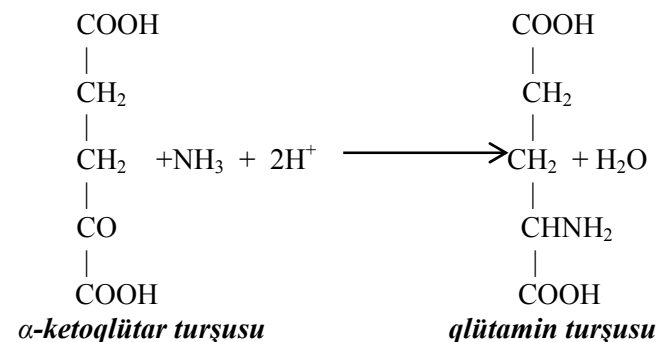
Göbələklərin patogenliyi ilə onların peroksidaz aktivliyi arasında müsbət korrelyasiyanın olması da aşkar olunmuşdur.

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

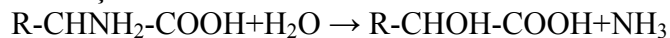
qismi zülalların tərkibinə daxil olmur və əksinə, xarici mühitə ifraz olunur. Bu zaman mühitdə, məhz qlütamin turşusu aşkar edilir. İkinci dolayı sübut, qlütamin turşusunun Penicillum chrysoqenium göbələyində oksidləşərək α -ketoqlütar turşusuna çevrilməsidir. Göbələklər tərəfindən aminturşularından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

Cədvəl 7

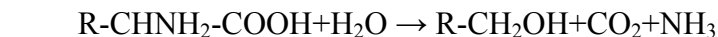
**Bir sıra aminturşularının
Krebs tsiklinin mərhələləri ilə əlaqəsi**

Amin turşusu	Krebs tsiklinin müvafiq mərhələsi																								
<i>Asparagin turşusu</i> - - - - -	oksalat-sirkə turşusu																								
<table border="0"> <tr> <td> <table border="0"> <tr> <td><i>qli sin</i></td> <td rowspan="7">}</td> <td rowspan="7">-----</td> </tr> <tr> <td><i>leysin</i></td> </tr> <tr> <td><i>serin</i></td> </tr> <tr> <td><i>sistein</i></td> </tr> <tr> <td><i>triptofan</i></td> </tr> <tr> <td><i>tirozin</i></td> </tr> <tr> <td><i>fenilalanin</i></td> </tr> </table> </td> <td>asetil – K₀A</td> </tr> <tr> <td> <table border="0"> <tr> <td><i>arginin</i></td> <td rowspan="4">}</td> <td rowspan="4">-----</td> </tr> <tr> <td><i>ornitin</i></td> </tr> <tr> <td><i>prolin</i></td> </tr> <tr> <td><i>histidin</i></td> </tr> </table> </td> <td>α-ketoqlütar turşusu</td> </tr> <tr> <td> <table border="0"> <tr> <td><i>tirozin</i></td> <td rowspan="2">}</td> <td rowspan="2">-----</td> </tr> <tr> <td><i>fenilalanin</i></td> </tr> </table> </td> <td>fumar turşusu</td> </tr> </table>	<table border="0"> <tr> <td><i>qli sin</i></td> <td rowspan="7">}</td> <td rowspan="7">-----</td> </tr> <tr> <td><i>leysin</i></td> </tr> <tr> <td><i>serin</i></td> </tr> <tr> <td><i>sistein</i></td> </tr> <tr> <td><i>triptofan</i></td> </tr> <tr> <td><i>tirozin</i></td> </tr> <tr> <td><i>fenilalanin</i></td> </tr> </table>	<i>qli sin</i>	}	-----	<i>leysin</i>	<i>serin</i>	<i>sistein</i>	<i>triptofan</i>	<i>tirozin</i>	<i>fenilalanin</i>	asetil – K ₀ A	<table border="0"> <tr> <td><i>arginin</i></td> <td rowspan="4">}</td> <td rowspan="4">-----</td> </tr> <tr> <td><i>ornitin</i></td> </tr> <tr> <td><i>prolin</i></td> </tr> <tr> <td><i>histidin</i></td> </tr> </table>	<i>arginin</i>	}	-----	<i>ornitin</i>	<i>prolin</i>	<i>histidin</i>	α -ketoqlütar turşusu	<table border="0"> <tr> <td><i>tirozin</i></td> <td rowspan="2">}</td> <td rowspan="2">-----</td> </tr> <tr> <td><i>fenilalanin</i></td> </tr> </table>	<i>tirozin</i>	}	-----	<i>fenilalanin</i>	fumar turşusu
<table border="0"> <tr> <td><i>qli sin</i></td> <td rowspan="7">}</td> <td rowspan="7">-----</td> </tr> <tr> <td><i>leysin</i></td> </tr> <tr> <td><i>serin</i></td> </tr> <tr> <td><i>sistein</i></td> </tr> <tr> <td><i>triptofan</i></td> </tr> <tr> <td><i>tirozin</i></td> </tr> <tr> <td><i>fenilalanin</i></td> </tr> </table>	<i>qli sin</i>	}			-----	<i>leysin</i>	<i>serin</i>	<i>sistein</i>	<i>triptofan</i>	<i>tirozin</i>	<i>fenilalanin</i>	asetil – K ₀ A													
<i>qli sin</i>	}					-----																			
<i>leysin</i>																									
<i>serin</i>																									
<i>sistein</i>																									
<i>triptofan</i>																									
<i>tirozin</i>																									
<i>fenilalanin</i>																									
<table border="0"> <tr> <td><i>arginin</i></td> <td rowspan="4">}</td> <td rowspan="4">-----</td> </tr> <tr> <td><i>ornitin</i></td> </tr> <tr> <td><i>prolin</i></td> </tr> <tr> <td><i>histidin</i></td> </tr> </table>	<i>arginin</i>	}	-----	<i>ornitin</i>	<i>prolin</i>	<i>histidin</i>	α -ketoqlütar turşusu																		
<i>arginin</i>	}			-----																					
<i>ornitin</i>																									
<i>prolin</i>																									
<i>histidin</i>																									
<table border="0"> <tr> <td><i>tirozin</i></td> <td rowspan="2">}</td> <td rowspan="2">-----</td> </tr> <tr> <td><i>fenilalanin</i></td> </tr> </table>	<i>tirozin</i>	}	-----	<i>fenilalanin</i>	fumar turşusu																				
<i>tirozin</i>	}			-----																					
<i>fenilalanin</i>																									

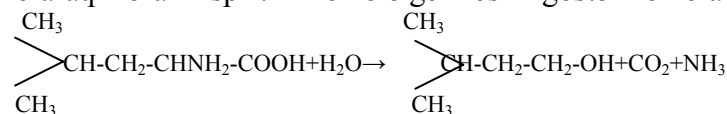
1) Oksiturşuların əmələ gəlməsilə gedən hidrolitik dezaminləşmə



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



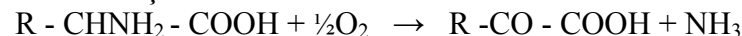
Buna aid misal kimi, spirt qıvcırması zamanı əlavə məhsul olaraq izo-allil spirtinin əmələ gəlməsini göstərmək olar.



leysin

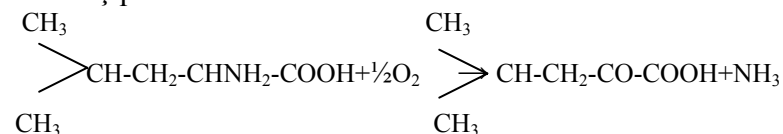
izo-allil spirti

3) α – ketoturşuların alınması ilə gedən oksidləşdirici dezaminləşmə



Burada, aminturşusundan, α – ketoturşu alınır.

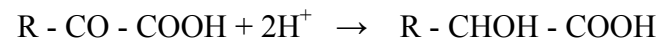
Başqa bir misalda:



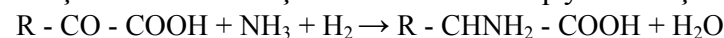
leysin

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.



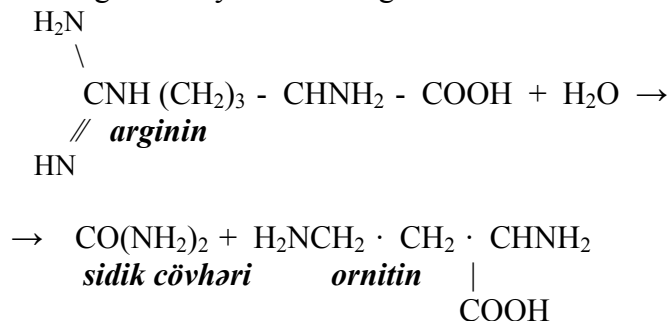
Bu proseslərin çox böyük əhəmiyyəti vardır. Belə ki, belə yollarla orqanizmlər tərəfindən aminturşularının sintezi həyata keçirilə bilər. Aminturşularının sintezi, göründüyü kimi, oksidləşdirici dezaminləşmənin əksinə olan qaydada baş verir.



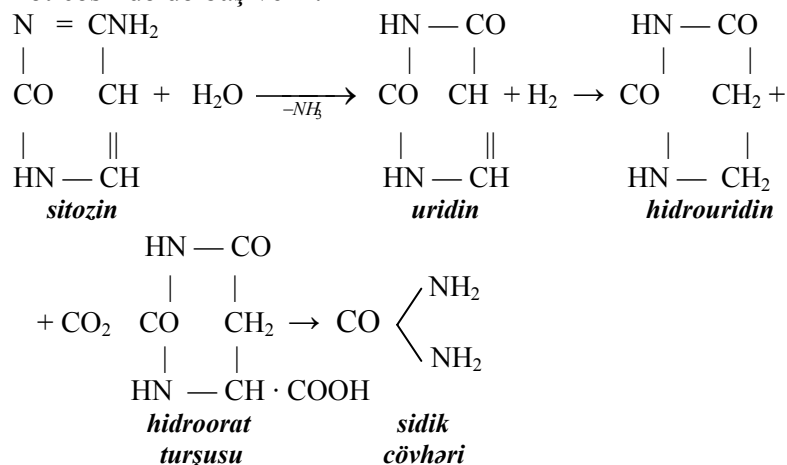
İkinci aminturşuların (ilk aminturşuları yox) sintezi, yenidəaminləşmə (təkrarəminləşmə) reaksiyaları vasitəsilə həyata keçirilir.



Göbələk orqanizmində zülalların parçalanmasının son məhsulları bir tərəfdən, ammoniyak, digər tərəfdən isə karbon turşusunun diamididir – yəni sidik cövhəridir [CO(NH₂)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 ammoniyakdan (NH₃) istifadə olunur.

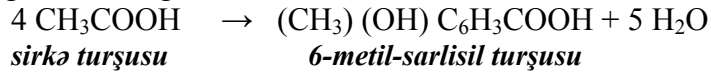
Maddələr mübadiləsinin xeyli hissəsini, xüsusilə də, azotlu birləşmələrin metabolizminə aid sahələri, biokimyəvi mutantlarla aparılan tədqiqatlar sayəsində aydınlaşdırmaq mümkün olmuşdur. Belə mutantları, göbələklərə müxtəlif təsirlərlə almaq olur (məsələn, ultrabənövşəyi və ya rentgen şüaları, kimyəvi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

3.3. Metabolizmin aralıq məhsulları

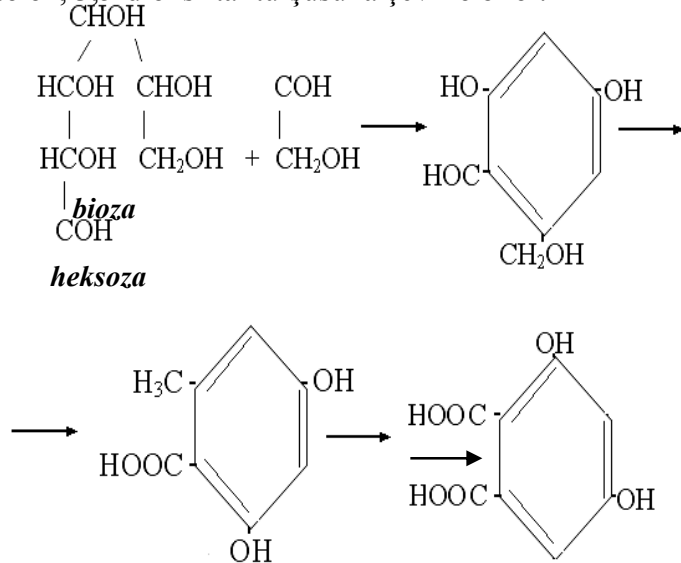
3.3.1. Aromatik birləşmələr və üzvi turşular

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.



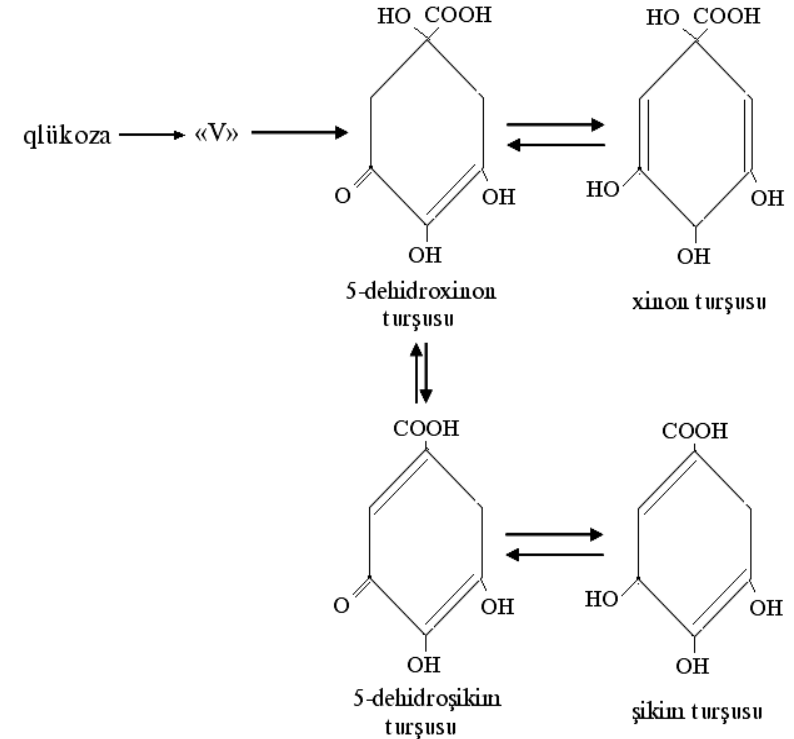
orsellinon turşusu

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.

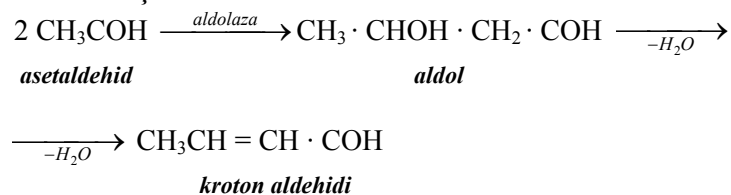
3) Aromatik birləşmələrin əmələ gəlməsinin üçüncü yolu, paraaminobenzoy turşusu və aromatik zəncirli digər aminturşularının, şikim turşusu vasitəsilə qlükozadan əmələ gəlməsidir. Bu prosesi sxematik olaraq aşağıdakı kimi yazmaq olar.



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

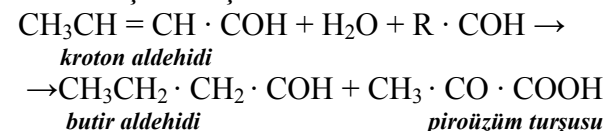
Göbələklərin metabolizmində əmələ gələn aralıq məhsullardan biri də spirtlərdir. Spirtlər, bir çox göbələk növlərində, xüsusilə də, mukor və fuzarium növlərinə aid göbələklərdə geniş şəkildə əmələ gələn maddələrdir. Asperqillus növünə məxsus olan göbələklər də müəyyən miqdarda spirt əmələ gətirirlər. Fuzarium göbələkləri, nəinki tək-cə heksozaları, onlar həm də pentozaları da qıvcırda 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.

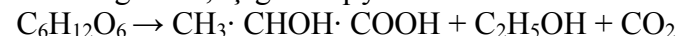


Bu reaksiyada asetaldehid kondensasiya edərək aldola

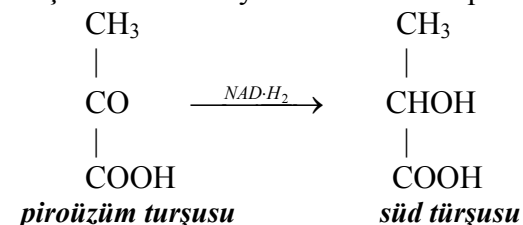
çevrilir, o isə bir molekul su itirərək, kroton aldehidinə keçir. Kroton aldehidi, fosfoqliserin aldehidi ilə birləşərək butiraldehid və piroüzüm turşusuna çevrilir.



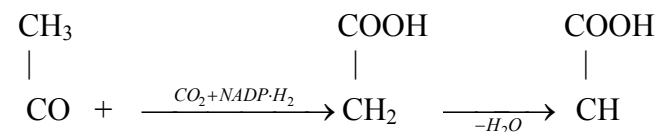
Göbələklərdə metabolizmin gedişində yağlardan başqa, həm də çoxlu üzvi turşular da sintez olunur. Mübadilə məhsullarından biri kimi, ən çox mukor göbələklərində əmələ gələn birləşmələrdən biri də süd turşusudur ($\text{CH}_3 \cdot \text{CHOH} \cdot \text{COOH}$). Anaerob şəraitdə südturşusunun əmələ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

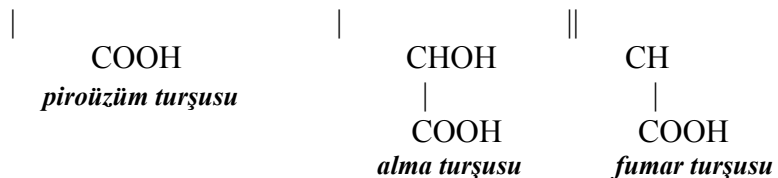


Aerob şəraitində süd turşusu, nəzərdə tutulduğundan çox alınır. Bu, piroüzüm turşusunun reduksiya olunması ilə əlaqədardır.



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 tskilində iştirak edir və piroüzüm, kəhrəba və oksalat-sirkə turşularından da əmələ gələ bilər. Lakin fumar turşusunun biosintezinin ən qısa yolu, piroüzüm turşusundan, alma turşusu vasitəsilə olan yoldur.

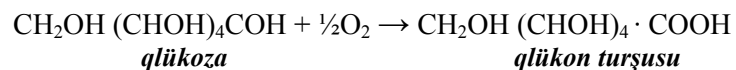




Fumar turşusu malein turşusunun *sis*-formasını almaq üçün istifadə edilir. *Sis*-malein turşusu isə lak və rənglərin, həmçinin də qatran istehsalında işlədilir. Bu turşu, həm də sintetik deterjentlərin istehsalı üçün də lazımdır.

Qlükon turşusu [CH₂OH (CHOH)₄COOH] – bir çox *Aspergillus* və *Penicillium* göbələklərində, həmçinin də, Fumaqo oaqans göbələyində əmələ gəlir. Qlükon turşusu daha çoxlu miqdarda *Aspergillus niger*, *Penicillium purpurogenium* və *Penicillium chrysogenum* göbələklərində toplanır.

Qlükon turşusu qlükozoaerodehidrogenaza (aerob dezidrogenaza) fermentinin köməyiylə qlükozanın aldehid qrupunun oksidləşməsi yolu ilə əmələ gəlir.

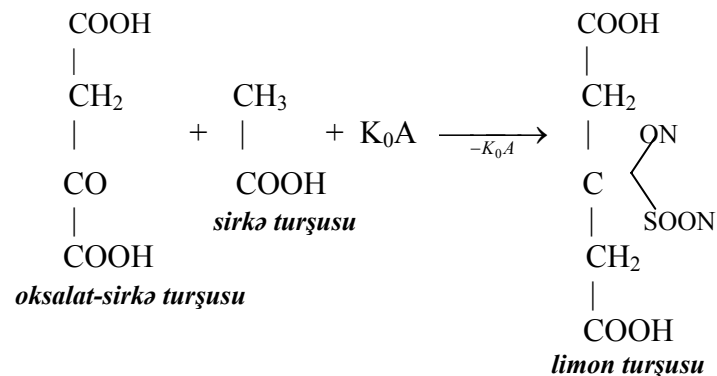


Qlükon turşusu, uşaqlar və hamilə qadınlar üçün kalsium-qlükonat şəklində müalicə vasitəsi kimi istifadə olunur.

İtakon turşusu və ya metilkəhrəba turşusu, Krebs tsiklindən şaxələnmə kimi limon turşusundan əmələ gəlir. Bu proses, bir molekulyar su və CO₂ ayrılmaqla həyata keçir. Bu turşu, *Aspergillus itaconicus* və *Aspergillus terreus* göbələklərində toplanır. İtakon turşusunun ən yüksək miqdarı, qlükoza – 20-25% olduqda və həm də mühitdə NH₄NO₃, qarğıdalı ekstraktı və 4,5-5q/l. MgSO₄ – olduqda nəzərə çarpır. İtakon turşusu, praktik və səthiaktiv maddələrin, həmçinin də, sintetik preparatların hazırlanmasında istifadə olunur. Bu turşunun efirləri polimerləşmə qabiliyyətinə malikdir. Limon turşusu (HOOC - CH₂COH · CH₂ · COOH).



Bu turşu, *Penicillium citrinum*, *Penicillium luteum*, həmçinin də *Aspergillus niger* göbələklərinin nümayəndələrində əmələ gəlir. Limon turşusunun sintezi Krebs tsikli ilə əlaqədardır və dörd atom karbon, iki karboksil qrupu olan turşu ilə, iki atom karbon və bir karboksili olan turşunun kondensasiyası hesabına gəlir. Bu prosesdə oksalat-sirkə turşusu ilə asetil-K₀A və sirkə turşusu iştirak edir.



Əgər karbon mənbəyi kimi saxaroza və fruktozadan istifadə olunarsa, onda limon turşusu daha çox miqdarda əmələ gəlir. Limon turşusu tibbdə, yeyinti və konditer sənayesində tətbiq edilir.

Quzuqulağı və ya oksalat turşusu (HOOC-COOH). Bir çox göbələklərin həyat fəaliyyəti zamanı əmələ gəlir. Çox intensiv aerasiya şəraitində olan göbələk kulturasında limon turşusunun oksidləşməsi sayəsində də, oksalat turşusu toplanma bilər.

3.3.2. Bioloji aktiv maddələr və onların praktiki əhəmiyyəti

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 mikrob metabolizminin 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.

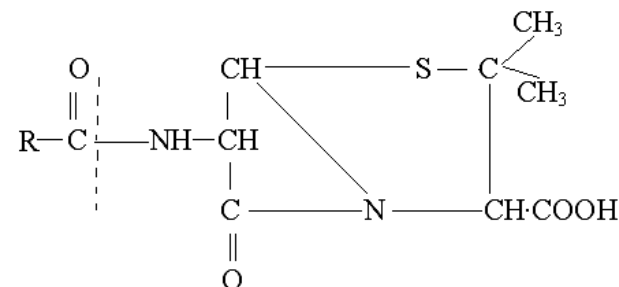
Antibiotik maddələrin kombinativ formaları da vardır ki, bu formalar yuxarıdakı iki və ya üç yolla əmələ gələn maddələri birləşdirir. Göbələklər arasında ən çox yayılan maddə birinci yolla əmələ gələnlərdir ki, bu zaman, həm də benzol halqası olan aromatik birləşmələr də yaranır. Sirkə turşusunun C₂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

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

Göbələk antibiotiklərinin cürbəcürlüyyə və quruluşca mürəkkəbliyinə baxmayaraq, onların əmələgəlmə yolları nis-

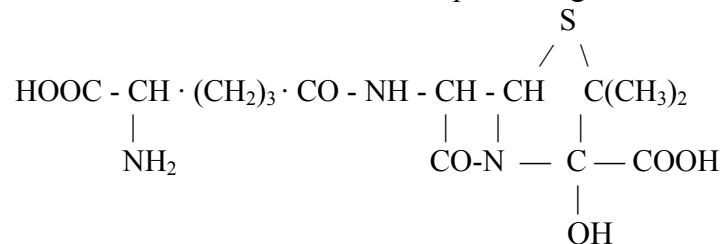
bətən çox deyildir və bu yollar orqanizmlərin maddələr mübadiləsinin ümumi sxemi ilə əlaqədardır: 1) monosaxaridlərin transformasiyası – çevrilməsi, prosesində; 2) asetatın metabolizmi prosesində – anaerob olan qlikolizdə, Krebs tsikli və ya yağ mübadiləsinin kəşidyi sərhəddə; 3) aminturşuları və peptidlərin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

Göbələklərdə ilk dəfə kəşf olunan və indiyədək ən geniş yayılmış, tibbi preparat kimi istifadə olunan antibiotik penisillinidir. 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, kimyevi baxımdan bir-birinə yaxın olan və tibbdə tətbiqinə görə perspektivli hesab olunan aralıq məhsullardan sinnematini və sefalosporini də göstərmək olar.



Bu maddənin analoqu olan sinnematini 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 məhdudiyətlər, onun suda pis həll olması və antibiotik çıxımının azlığı ilə əlaqədardır. Qrizeofulvinin ziyansızlığı aydınlaşdırıldıqdan sonra, insanları bir sıra çətin sağalan xəstəliklərdən müalicə etmək mümkün olmuşdur. Göbələk mənşəli digər antibiotiklər barəsində aşağıdakıları qeyd etmək olar.

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

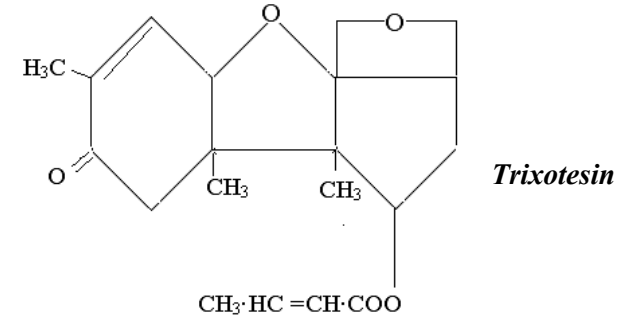
Sitrinin – dərinin və digər orqanların irinli xəstəliklərinin müalicəsində tətbiq edilir.

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.

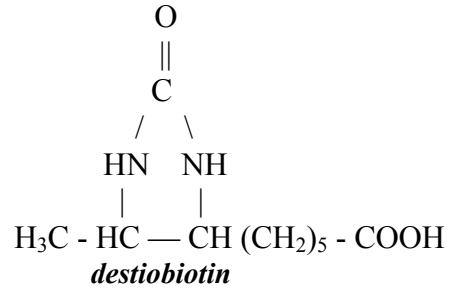


Penisillin turşusu da, göbələklərdən alınan antibiotiklərdəndir. Bu maddə, bitkiçilikdə istifadə olunur. Antibiotikləri tətbiq edərkən, bitkilərin olduğu rayonun yerli şəraiti də nəzərə alınmalıdır.

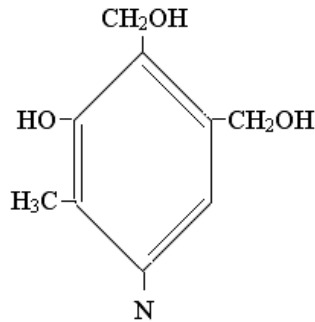
3.3.2.2. Göbələk toksinləri və piqmentləri. Göbələk toksinləri (zəhərləri), təsir spesifikliyinə və göbələk orqanizmində əmələgəlmə şəraitinə görə antibiotiklərə yaxındırlar. Bunlar arasında fərq ondan ibarətdir ki, antibiotiklərin təsiri, əsasən mikroorqanizmlərə qarşıdır, toksinlərin təsiri isə heyvanlara və ali bitkilərədir. Bununla belə, bir çox toksinlər, məsələn, bitkilərdə soluxma yarada bilən mikomazmin 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 miko-toksikozlara səbəb olur ki, bunlar da heyvanların və insanların xəstələnməsinin səbəbkarıdır.

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 –

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



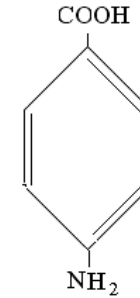
Vitamin B₆ və ya piridoksin - bir çox göbələklərin böyüməsi və inkişafı üçün lazımdır. Onun quruluşu aşağıdakı kimidir.



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 piqmentin 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: quanin, 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 dərəcəsiindən 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

sintezini 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 – proteidlərə: pepsin və tripsini də aid edirlər. Hər iki ferment yalnız zülaldan ibarətdir. Ümumiyyətlə, apofermentlərin tərkibi adi aminturşularından 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 bölünürsə, 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 (CO₂-ni qoparan fermentlər);

2) Dezaminazalar (aminturşularından NH₂ - qrupunu qoparan fermentlər);

3) Ureazalar (sidik cövhərini ammoniyak (NH₃) və karbon qazına – CO₂ 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.

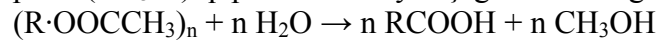
Sellülaza – sellülozanı, sellobiozalara qədər parçalayır. Sellobiozalar disaxaridlər olub, sonradan qlükozaya çevrilirlər. Bu ferment göbələklərdə geniş yayılmışdır. Belə ki, ağacların oduncaq hissəsinin çürüməsində bu fermentlərə malik olan göbələklər böyük rol oynayır. Bu cür göbələklərə samanda və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

Hadromaza – sellülozanın liqnilə 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:

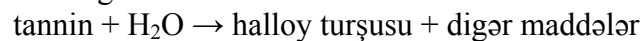
1) protopektinazalar – pektini, protopektinlərdən ayırmağa imkan verirlər;

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 yayıldıqları 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.

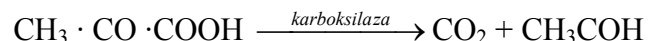
Oksidləşdirici fermentlər. Substratın hüceyrələrdə oksidləşməsi iki yolla həyata keçirilir: a) oksigenin birləşməsi; b) hidrogenin və ya, həm də elektronların substratdan qoparılması. Canlı orqanizmlərdə hər iki oksidləşmə yolu eyni vaxtda da mümkündür.

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 nitratreduktaza 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 qıvcırmasında 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, turqor təzyiqi (P) deyilir. Həmin təzyiq, sitoplazmanı hüceyrə qılafına sıxır və qılafin dartılmasına səbəb olur. Dartılmış hüceyrə qılafi da (üfürülmüş futbol topu kimi), əks təzyiq (W) göstərir. Turqor təzyiqi, əks təzyiqə bərabər olduğundan:

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

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

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 Ψ_w isə həmişə mənfi qiymət alır, çünki μ_{ow} - kəmiyyət adətən μ_w - kəmiyyətindən böyük olur.

Osmotik (Ψ^*) və turqor (P) təzyiqlərini müvafiq olaraq Ψ_{p^*} və Ψ_p ilə əvəz etsək, onda suyun potensial tənliyi aşağıdakı kimi olar:

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

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 qılafinda 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 saxlanması 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 təzyiqə (\square^*), müvafiq olaraq şişmə təzyiqi (\square) işlədilir.

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

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

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

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

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 qılaflı 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 qılafları 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 göbələklər istifadə edə bilmirlər. Torpaq suxurlarının tərkibində olan su, həmçinin də, torpaq kolloidlərindəki hidratlaşma suyu çox möhkəm birləşdiyindən göbələklər tərəfindən mənimsənilə bilmir. Lakin torpaqdakı məsamələrdə olan və kapillyar suyu adlandırılan su, göbələklər üçün asanlıqla mənimsənilir. Bunun üçün göbələklər, 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.

Aлчаq temperaturlarda 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 paylanması, 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 buxarlandırması

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 qılaflı, bəzi hallarda kutinləşir və ya mum qatı, yaxud da yağla dolur. Odur ki, belə vəziyyətdə su qılafa tamamilə hopa bilmir və qılaflın 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 qılaflın tərkibi və quruluş xüsusiyyətlərindən asılıdır.

Göbələk qılaflında, 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 inteqral və miqdarı keyfiyyəti nəzərə alınır. Burada orqanizmin quruluş elementlərinin əmələgəlmə sürəti və istiqaməti, bu proseslərin əsasını təşkil edən mürəkkəb mübadilə reaksiyalığının 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.

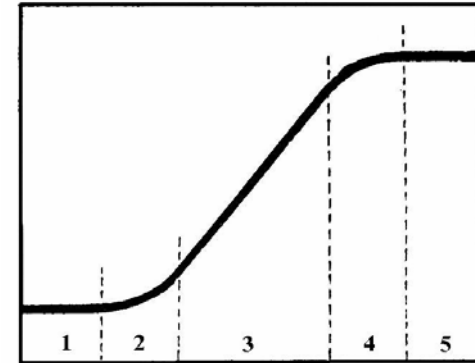
5.2. Böyümənin əsas qanunauyğunluqları və fazaları

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 diferensiasiya fazalarından ibarətdir. Embrional böyümə özündə protoplazmanın artması və hüceyrələrin bölünməsini birləşdirir. Protoplazmanın artması nəticəsində yenidən bölünmüş embrional hüceyrə, yetkin embrional hüceyrənin ölçülünə 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.



Diaqram. 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 artırma bilər. 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 kütləcə 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 (osmotənizmlənmə) 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.).

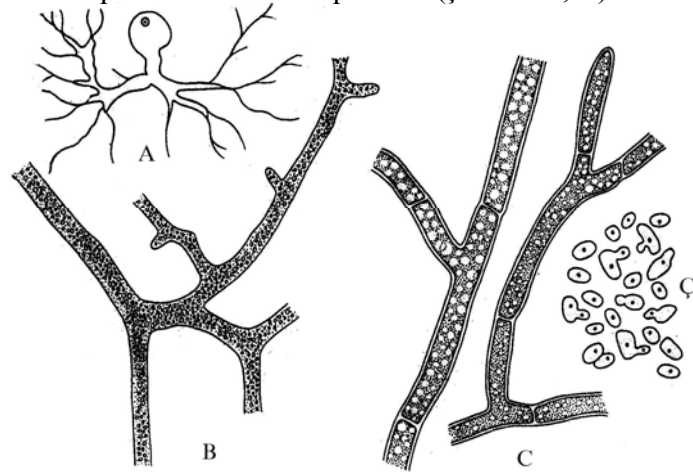
Determinasiyaya ən cavab hüceyrələr məruz qalır, onlarda artıq uzanma fazasında diferensasiya başlayır.

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 daşır. 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 – xitridiomitselərdə, 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 kilometrə 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 fazalı xarakter daşıyır. Bu fazalardan 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.

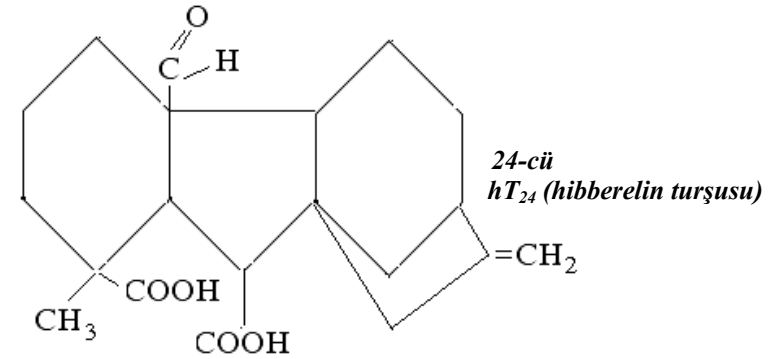
Endogen amillərə ilk növbədə hormonları, vitaminləri və digər bioloji aktiv maddələri (bu barədə 3-cü fəsildə məlumat verilmişdir) aid etmək olar. Hormonlar və ya boy maddələri göbələk orqanizmində çox az miqdarda hazırlanır və başqa sahələrə də keçməklə böyümə və inkişaf proseslərində fəal iştirak edir.

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 – Steraqlmatocystis niqer-də heteroauksin mitsellilərin 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 diferensiasiya 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 diterpenoidlərdəndir. 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, mitsellilərin 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 → DNT → mRNT → ferment (zülal) → 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 – 5⁰C, optimum 20 – 25⁰C, maksimum 30-35⁰C-dir. Məsələn, *Ustilago avenae* və *Urocystis cepulae* göbələklərində böyümə və inkişaf üçün optimal temperatur 10 – 20⁰C, hətta qar altından çıxan *Fusarium nivale* – göbələyin böyüməsindən ötrü 20 – 25⁰C temperatur tələb olunur. Bəzi göbələklərdə isə, məsələn, *sterigmatocystis* niqerdə temperatur minimumu 7 – 10⁰C, optimum – 33 – 37⁰C, maksimum isə 40 – 43⁰C-ə bərabərdir. Bir sıra kif göbələkləri, məsələn, *Aspergillus fumigatus*, 50⁰C 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 – 20⁰C arasındadır. Çox aşağı temperaturlarda (5⁰C) bəzi növ göbələklərin (məsələn, *Tilletia*) sporları cücərə bilir. Bunun əksinə olaraq *Ustilago zeae* göbələyin sporları temperatur 26 – 34⁰C 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* göbələyin 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, *Perenosporea nicotianal* göbələyin 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 təzyiğin (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 həyati qabiliyyətlərini havanın rütubətli 95 – 100%, temperatur isə 0°C olduqda 12 ay müddətində saxlaya bilər, 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 spora 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 bilər.

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) mitselilərə məhvedici 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, qırsadalğalı şüalar, xüsusilə də, ultrabənövşəyi sahə göbələklərə daha aktiv təsir edir. Çox yüksək dozalarda bu şüalar, göbələklərə məhvedici 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 məkanca 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.