

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

**MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN BIOLOGİYASI**

**Bakı - 2016**

**Elmi redaktor:** Azərbaycan MEA – nın Mikrobiologiya İnstitutunun  
laboratoriya müdiri, b. ü. f. d. İ.Ə.Əliyev

**Rəyçilər:** Azərbaycan MEA – nın Mikrobiologiya İnstitutunun  
laboratoriya müdiri, b. ü. e. d., prof. N.M. İsmayılov

Azərbaycan MEA – nın Mikrobiologiya İnstitutunun  
laboratoriya müdiri, b. ü. e. d. F. X. Qəhrəmanova

**X.Q.Qənbərov., M.M.Cəfərov., S.İ.Hüseynova., S.M. Əbdulhəmidova.**  
**Maya göbələklərinin biologiyası. Dərslik. Bakı – Elm – 2016, 204s.**

Maya göbələklərinin biologiyası adlı dərslik ali təhsilin Magistr pilləsi üçün tərtib edilmişdir. Burada maya göbələklərinin quruluşu, kimyəvi tərkibi, sistematikasını, təsnifatını, identifikasiyasını, çoxalmasını, ekologiyasını, qidalanmasını, metabolizmi, kulturalar kolleksiyasında saxlanma metodları, sənayedə tətbiqi və insanda xəstəlik törədən nümayəndələri öz əksini tapmışdır.

Dərslik ali məktəb tələbələri, müəllimləri və maya göbələyi üzərində tədqiqat aparan doktorantlar üçün faydalı vəsaitdir.

## GİRİŞ

Maya göbələklərindən bəhs edən elm zimologiya (latın dilindən zimos – maya, loqos – elm) adlanır. Bu elmin metodologiyasını müəyyənləşdirmək üçün hər şeydən əvvəl, tədqiqat obyektini kimi maya göbələklərinin biologiyası hər tərəfli öyrənilməlidir. Qeyd etmək lazımdır ki, bu günkü informasiya bolluğunda bu qrup mikroorqanizmlərin canlılar aləmində yeri və sərhədləri dəqiqləşdirilməli və müəyyən mübahisəli məqamlara aydınlıq gətirilməlidir. Maya göbələkləri *Mycota* aləminə daxil olub, geniş spektrli praktiki əhəmiyyətə malik fizioloji xüsusiyyətləri ilə xarakterizə olunurlar. Belə ki, maya göbələklərindən çörəkbişirmə sənayesində və şərəbçiliyin müxtəlif sahələrində istifadə olunması tarixi ənənələrə malikdir.

Bu orqanizmlərin göbələklərə aid olması onların ilkin elmi təsviri zamanı aydın olmuşdur. Maya göbələklərinin birhüceyrəvi quruluşa malik olması onları xarici görünüşcə iri ölçülü bakteriyalarla daha çox oxşadır. Bu orqanizmlər hüceyrələrinin ultra quruluşuna və qeyri – cinsi və cinsi çoxalma yollarına görə göbələklərə aid edirlər. Onların spirtli qıvcırma törətmə qabiliyyətinə malik olma xüsusiyyəti insanları həmişə cəlb etmişdir.

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

Maya göbələkləri arasında elə haploid birhüceyrəli orqanizmlər müşahidə olunur ki, onlar mikroskopik meyvə cisimi əmələ gətirirlər. Maya göbələklərinin bu aspektdə öyrənilməsi onların miseliumlu göbələklərə oxşar olduğunu göstərir və təsnifat baxımından göbələklərin ümumi sistemə uyğun olduğunu sübut edir.

Maya göbələklərinin qıvcırma prosesində oynadığı əvəzedilməz rolunu nəzərə alaraq onların çörəkbişirmə sənayesində, qida məhsullarının istehsalında və dərman preparatlarının alınmasında yeni tətbiq yolları araşdırılır. Bu orqanizmlər bir sıra

qiymətli maddələrin məsələn, polisaxaridlərin, enzimlərin, koenzimlərin, mikotoksinlərin, vitaminlərin, üzvi turşuların, karatinoidlərin və bir sıra digər birləşmələrin sintezi üçün çox əhəmiyyətlidir. Gen mühəndisliyi yolu ilə insulin, interferon və heteroloji zülalların biotexnoloji istehsalında maya göbələkləri əsas obyekt kimi istifadə olunur.

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

Maya göbələklərinin öyrənilməsi xüsusi bir elmi sahəyə çevrilmiş və bu sahə zimologiya adlanır. Zimologiya – maya göbələklərinin həyat fəaliyyəti, morfolojiyası, sitologiyası, çoxalma üsulları, həyat sikli, fiziologiyası, biokimyası, ekologiyası, coğrafiyası, taksonomiyası və tətbiq sahələrindən bəhs edən bir elmi sahəsi olub böyük gələcəyə malikdir.

# I FƏSİL

## MAYA GÖBƏLƏYİ HÜCEYRƏSİNİN QURULUŞU VƏ KİMYƏVİ TƏRKİBİ

### 1.1. Maya göbələklərinin morfolojiyası

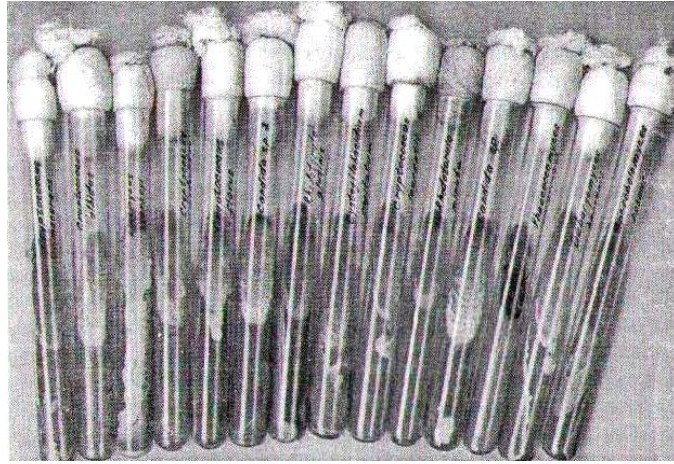
Maya göbələklərinin morfolojiyasının xarakteristikası zamanı adətən makro – və mikromorfoloji əlamətlər ayırd edilir. Birincisi vizual olaraq, ikincisi isə mikroskopun köməyi ilə öyrənilir. Makromorfolojiyə kultural əlamətlər daxildir. Bu əlamətlər kulturaların duru və bərk qidalı mühitlərdə böyüməsi ilə xarakterizə olunur. Makromorfoloji xüsusiyyətlər dəyişkəndir və qidalı mühitin tərkibindən, becərmə şəraitindən çox asılıdır. Ona görə də becərməyə təsir göstərən amillər maya göbələklərinin sistematikasındakı məhdudlaşdırıcı mənə kəsb edir. Buna baxmayaraq maya göbələklərinin bir çox növləri çəp aqarlı mühitdə böyümə xarakterinə görə fərqlənirlər (şək. 1) bəziləri gıqant koloniyalar şəklində böyüyürlər (şək. 2). Bu da onların praktik olaraq tez identifikasiya olunmasına imkan verir.

Bərk qidalı mühitlərdə bitən maya göbələyi kulturaları koloniyalar əmələ gətirirlər. Bu koloniyalar konsistensiyasına görə ən çox pastaşəkilli, həmçinin selikli, çəp aqarlı mühitdə bəzən də sınaq şüşəsinin dibinə axan yapışqanlı, özlü, ovulan dəri şəklində olurlar. Selikli inkişaf bir çox anamorf bazidiomisetli *Gyryptococcus*, *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* cinslərindən olan maya göbələkləri üçün xarakterikdir. Qeyd olunan maya göbələkləri hüceyrəxarici polisaxaridlərin aktiv produsentləri hesab olunurlar. Eyni zamanda askomisetli *Lipomyces* cinsindən olan maya göbələkləri də ekzopolisaxaridləri aktiv sintez edə bilirlər.

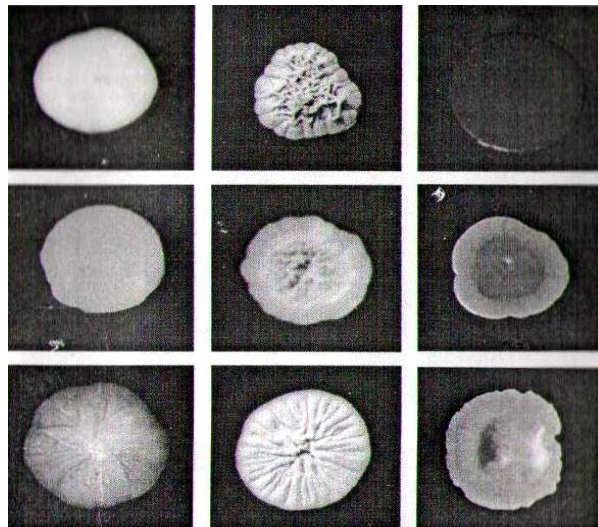
Əksər askomisetli maya göbələklərinin koloniyaları pastaşəkilli və quru olub, çəp aqarlı mühitdə sınaq şüşəsinin dibinə axmır. Həm birhüceyrəli, həm də miselium əmələ gətirən mayayabənzər göbələklər üçün kənarı tüküklü koloniyalar xarakterikdir ki, bu da işıqda adi gözlə aydın görünür.

Bir çox maya göbələklərində cavan koloniyalar ağ, yaşlaşdıqca çox vaxt krem rəngli və ya yüngül qəhvəyi rəngli olur. Bəzi askosporlu maya göbələklərində,

məsələn, *Nadsonia* və ya *Lipomyces* cinslərinin növlərində koloniyalar çox spor əmələ gətirən zaman tündləşir və şokolad rəngli olur. Bir çoxlarında koloniyaları müxtəlif rənglərə boyayan piqmentlər əmələ gəlir. Karotinoid piqmentlərin əmələ gəlməsi koloniyalara qırmızı, çəhrayı, narıncı və ya sarı rənglər verir ki, bu da *Rhodotorula*, *Sporobolomyces*, *Cystofilobasidium* cinsindən olan bazidiomisetli maya göbələkləri üçün xarakterikdir. Askomisetlərə aid olan *Metschnikovia pulcherrima* növü qidalı mühitə diffuz edən qırmızı – albalı rəngli piqment (pulxerrimin) əmələ gətirir. “Qara maya göbələkləri” adlananlar melaninə bənzər piqmentlərin hesabına qara rəngli koloniyalar əmələ gətirirlər.



**Şəkil 1. Çəp aqarlı mühütdə müxtəlif növ maya göbələklərinin böyüməsi**



**Şəkil 2. Səmənilə – aqar qidalı mühitində müxtəlif növ maya göbələklərinin qıqant koloniyaları**

Duru qidalı mühitlərdə inkişaf zamanı maya göbələkləri bulanıqlıq, çöküntü və qidalı mühütün səthində nazik pərdə əmələ gətirirlər. Sonuncu halda sınaq şüşəsinin divarında həlqə əmələ gəlir.

Maya göbələklərinin mikromorfoloji əlamətlərinə onların forması, ölçüsü, eləcə də qeyri – cinsi və ya vegetativ çoxalma zamanı əmələ gətirdikləri strukturlar daxildir. *Saccharomyces cerevisiae* növünün hüceyrələri yumru, yumurtaşəkilli və ya ellipsformalı olur. Ölçüsü: eninə 2,5 – 10 mkm, uzununa isə 4,5 – 20 mkm - ə qədər çatır.

Hüceyrələrinin bölünməsi zamanı tumurcuqların yaranması maya göbələyi populyasiyasının spesifik xüsusiyyətlərindən hesab olunur. Belə ki, qız hüceyrəsi kiçik tumurcuq şəklində əmələ gəlir və bir hüceyrə sikli ərzində böyüyür. Böyümə, ana hüceyrə ölçüsünə çatana qədər davam edir. Böyümə əsasən tumurcuqların formalaşması zamanı baş verir. Nəticədə tumurcuq ayrılan zaman yetkin hüceyrə boyda olur.

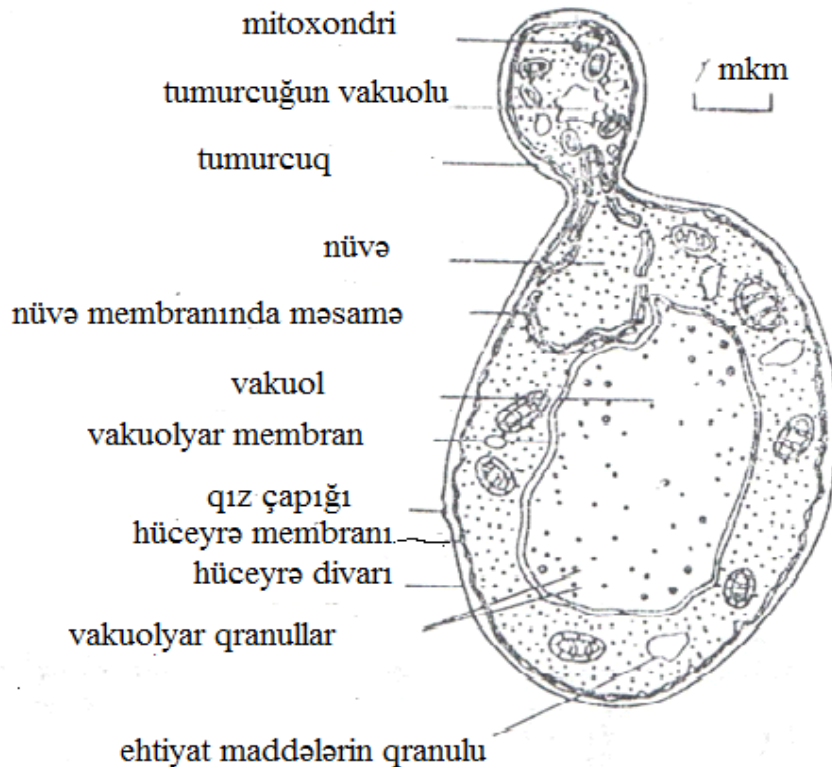
Hüceyrələr bölünmə prosesindən sonra ayrıla bilir, lakin çox vaxt ayrılmazdan əvvəl bölünmənin yeni sikli başlayır. Bunun nəticəsində də bir – birinə mexaniki olaraq yapışmış hüceyrə qrupları əmələ gəlir. Yeni hüceyrənin ana hüceyrədən ayrılmasından sonra onların birləşdiyi yerdə izlər qalır ki, ana hüceyrədə bu izlərə qız çapıqları deyilir. Lakin, qız hüceyrədə isə bu izlər doğum çapığı adlanır.

Bu çapıqlar adi mikroskopda görünmür, lakin onları flüoresent rəngləyicilərlə rənglədikdən sonra flüoresent mikroskopun köməyiylə görmək mümkündür. Qız və doğum çapıqları həmçinin skanedici elektron mikroskopu altında da yaxşı görünür. *Saccharomyces cerevisiae* – nin hüceyrə divarının eyni yerində heç vaxt ikinci tumurcuq əmələ gəlmir. Beləliklə, hər dəfə tumurcuq ana hüceyrənin divarında ayrıldıqdan sonra yeni qız çapığı qoyur. Bu çapıqların sayını hesablamaqla, həmin hüceyrənin neçə dəfə tumurcuq əmələ gətirməsini müəyyən etmək olur. Buna əsasən hüceyrənin yaşını da müəyyən etmək olar. Qeyid etmək lazımdır ki, hər hansı bir maya göbələyi populyasiyasının 50% - i son bölünmə aktı zamanı əmələ gələn hüceyrələrdən ibarət olur. Ona görə də belə hüceyrələrin səthində yalnız bir doğum

çapığı mövcud olur və bir dənə də olsun qız çapığı müşahidə olunmur. Qalan 50% hüceyrələrdən, 25% - i bir qız çapığına, 12,5% - i iki, 12,5% - i isə ikidən çox qız çapıqlarına malik ola bilər. Bəzi ştamlarda hüceyrələr duru qidalı mühütdə çoxalma zamanı bir – birinə yapışib yığıntılar əmələ gətirirlər. Bu yığıntılar qabın dibinə çökür. Flokulyasiya adlanan bu hadisə pivə istehsalında vacib əhəmiyyət kəsb edir.

### 1.2.Maya göbələyi hüceyrəsinin quruluşu

Maya göbələklərinin hüceyrəsi (şək. 3) eukariot hüceyrələrə aid olan bütün əsas strukturlara malikdir və göbələklərə xas olan bütün xüsusiyyətləri özündə əks etdirir. Hüceyrələr həm bitki, həm də heyvani hüceyrələrin bəzi xüsusiyyətlərinə malikdir. Belə ki, bunlar bitkilərdə olduğu kimi rigid hüceyrə divarına malikdirlər. Lakin, onların hüceyrəsində xloroplastlar yoxdur və heyvanlarda olduğu kimi qlikogen toplanır, metabolizm məhsulu kimi sidik çövhəri əmələ gəlir.

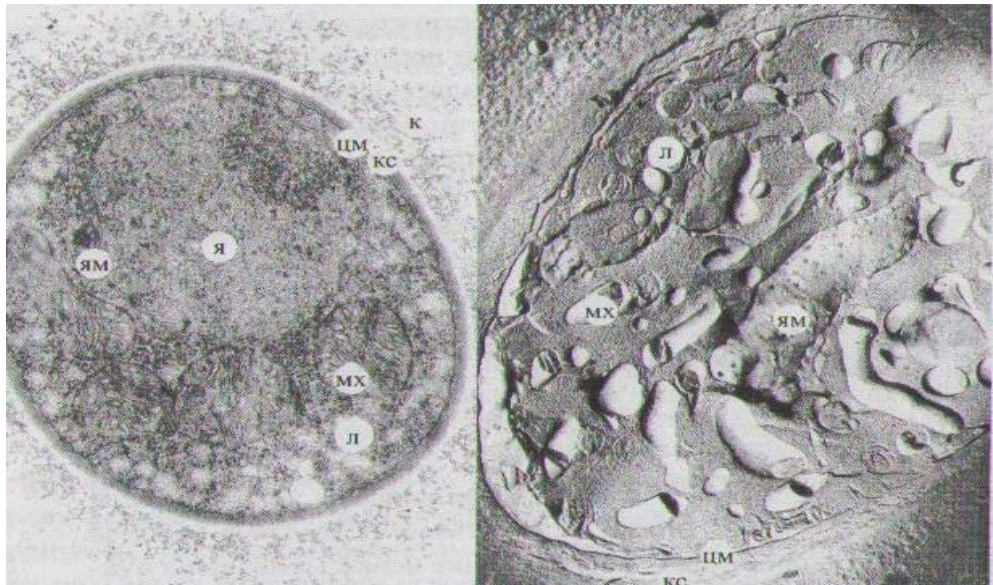


**Şəkil 3. Tipik maya göbələyi hüceyrəsinin kəşiyində onun əsas komponentləri və onların yerləşməsi**



Adi mikroskopda rənglənməmiş hüceyrələrdə demək olar ki, onların strukturuna aid heç nə ayırd etmək olmur. Lakin spesifik rəngləyicilər istifadə etməklə müəyyən məlumatlar əldə etmək olur. Elektron mikroskopun yaranması ilə maya göbələyi hüceyrəsinin strukturu aydınlaşdırıldı. Tipik maya göbələyi hüceyrəsinin xarakterik görünüşü şəkl. 4 – də göstərilmişdir. Buradan görünür ki, hüceyrə qalın divarla əhatə olunmuşdur. İçərisində hüceyrənin orqanelləri ayırd edilir: plazmollema, nüvə, mitoxondrilər, endoplazmatik retikulum, vakuollar, qabarcıqlar və qranulalar.

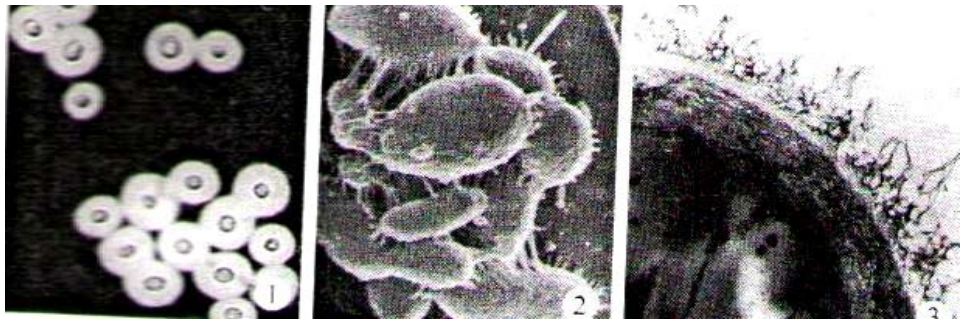
İkiqat membranlı nüvə, mitoxondrilər, endoplazmatik retikulum kimi strukturlar hüceyrə siklinin bütün mərhələlərində maya göbələyi hüceyrələrinin hamısında rast gəlinir. Bütövlükdə isə hüceyrənin yaşından, xarici şəraitdən, ontogenezin mərhələlərindən asılı olaraq hüceyrənin ultrastruktur siklində və ayrı – ayrı orqanellərin quruluşunda çox az fərqlər müşahidə olunur. Qeyd etmək lazımdır ki, bu göbələklərin sitologiyasına dair bir çox məlumatlar *Saccharomyces cerevisiae* və askomisetlərə aid olan digər növlərin öyrənilməsi zamanı əldə olunmuşdur. Digər növlərdə sitoloji quruluşun detalları bir qədər fərqli xüsusiyyətlərlə xarakterizə olunur.



**Şəkil 4. Elektron mikroskopunda maya göbələyi hüceyrəsinin quruluşu : цм – (sitoplazmatik membra), кс – (hüceyrə divarı), к – (kapsula), я – (nüvə), ям – (nüvə membranı), мх – (mitoxondrilər), л – (lipidlər)**

### 1.2.1. Kapsula

Maya göbələyinin bir çox növləri hüceyrə divarı ətrafında (xaricdə) selik şəklində polisaxarid qatı əmələ gətirirlər ki, buna kapsula deyilir. Şəffaf kapsulalı işıq mikroskopu altında preparatın rənglənməsindən sonra görmək olur. Bu halda kapsula tünd fonda hüceyrə ətrafında açıq rəngli haşiyə şəklində görünür. Elektron mikroskopu üçün preparatların hazırlanması zamanı kapsula quruyur və deformasiyaya məruz qalır (şək. 5). Kapsula əsasən bərk qidalı mühütün səthində əmələ gəlir və qalınlığı hüceyrənin diametrindən 2 – 3 dəfə çox olur.



**Şəkil. 5. Müxtəlif mikroskoplama üsulu ilə alınmış maya göbələyi kapsulasının görünüşü: 1 – işıq mikroskopunda, rənglənməmiş preparat; 2 – skanedici elektron mikroskopunda; 3 – transmission elektron mikroskopunda**

Kapsulanın ölçüsü həm maya göbələyi hüceyrəsinin ölçüsündən və həm də yaşadığı mühit şəraitindən asılıdır.

Hüceyrəxarici polisaxaridlər göbələyin növündən asılı olaraq müxtəlif olur və aşağıdakı qruplara aid edilir:

1. Fosfomannanlar – *Pichia* cinsindən olan bəzi askomisetli maya göbələklərində sintez olunur və hüceyrə divarının səthində nazik qat əmələ gətirir. Bu birləşmələr oliqosaxarid zəncirlərə malikdir və  $\alpha$  (1 – 3) mannozadan təşkil olunmuşdur. Bunlar isə öz aralarında fosfoefir əlaqələri ilə birləşirlər.

2.  $\alpha$  – Qlükanlar – Mayayabənzər *Aureobasidium pullulans* göbələyi tərəfindən sintez olunur. Bu, maltotrioz blokların öz aralarında  $\alpha$  (1 – 6) qlikozid əlaqəsi ilə birləşməsindən əmələ gələn polimerdir.

3.  $\beta$  – Mannanlar – *Rhodotorula* və *Sporobolomyces* cinslərindən olan piqmentli maya göbələklərində rast gəlinir. Onlar  $\beta$  (1 – 3) və  $\beta$  (1 – 4) əlaqələri ilə növbələşən düzxətli mannoza polimerlərindən ibarətdir.

4. Heteropolisaxaridlər – *Cryptococcus* cinsli bazidiomiset affinitetinə daxil olan natamam göbələklər və həmçinin də askosporlu *Lipomyces* cinsindən olan maya göbələklər üçün xarakterikdir. Kriptokokların və lipomycetlərin heteropolisaxaridləri öz tərkib və quruluşuna görə çox müxtəlifdir. Adətən onlar şaxələnmiş struktura malikdir və qlükuron turşusunun qalığından, qalaktoza, qlükoza, mannoza, ksiloza, fukozadan ibarət olur. Bəzi növlərin kapsula polisaxaridinin tərkibinə uron turşuları da daxildir.

Kapsulanın funksiyası çox şaxəlidir. Kapsula hüceyrənin bərk substratın səthinə birləşməsinə kömək edir, xüsusi hüceyrə arası mühit yaradır və hüceyrənin susuzlaşmasının qarşısını alır. Kapsulanın hüceyrənin qidalanmasında rolu böyükdür. Bir tərəfdən, hüceyrə öz kapsulasında olan polisaxaridləri ehtiyat qida mənbəyi kimi istifadə edir, digər tərəfdən, kapsulanın polisaxarid seliyi hüceyrə tərəfindən istifadə olunan qidalı maddələrin adsorbsiyasını həyata keçirir. Təbii mühitlərdə kapsula maya göbələyi ilə birgə fəaliyyət göstərən bakteriyaların akkumulyasiyasında da mühüm rol oynayır.

### 1.2.2. Hüceyrə divarı

Maya göbələyi hüceyrəsi rigid strukturlu – hüceyrə divarı ilə əhatə olunur ki, bu da protoplastı osmotik dağılmadan qoruyur və hüceyrəyə müəyyən forma verir. Hüceyrə divarı göbələyin quru çəkisinin 10 – 30 % - ni təşkil edir. Uzun müddətli zəif böyümə zamanı onun miqdarı artır, sürətli böyümədə isə – azalır. Onun qalınlığı 25 nm – ə qədər olur. Hüceyrə divarı əsasən polisaxaridlərdən təşkil olunub və digər maddələr, məsələn, zülallar, lipidlər və digər maddələr çox azlığı təşkil edirlər. Askomisetli maya göbələklərinin hüceyrə divarlarının hidrolizatlarında 3 monosaxarid üstünlük təşkil edir: D – qlükoza, D – mannoza və N – asetilqlükozamin. Bunlardan da hüceyrə divarının əsas polimerləri olan –  $\beta$  qlükən,

$\alpha$ – mannan və xitin əmələ gəlir. Müxtəlif maya göbələklərinin hidrolizatlarında digər monosaxaridlərə də rast gəlinir; Məsələn, askomisetli maya göbələklərində D – qalaktoza və D – qlükoza, bazidiomisetli maya göbələklərində isə L – fruktoza və L – ksiloza mövcud olar.

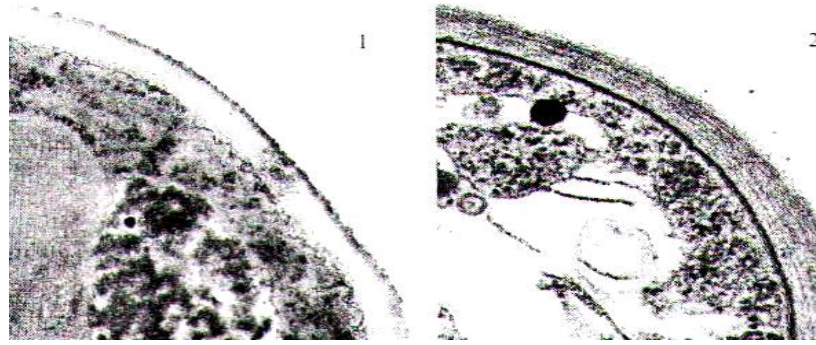
Bütün maya göbələklərində hüceyrə divarının quruluşu hələ tam öyrənilməmişdir. *Saccharomyces cerevisiae* maya göbələyinin hüceyrə divarının quruluşu nisbətən tam öyrənilmişdir. Hüceyrə divarının əsas struktur komponenti - onun rıgıtlıyını təmin edən  $\beta$  – qlükan polisaxarididir. O, sitoplazmatik membranın ətrafında mikrofibrilyar şəbəkə yaradır. Struktur mannanoproteidlər zülallarla kompleksdə xarici amorf qat əmələ gətirirlər. Bu iki qat yüksək tərkibli zülallara malik aralıq qatla ayrılmışdır. Mannan zəncirlərinə adətən zülaldakı asparagin qalıqları və ya serin qalıqları birləşir. Mannan hüceyrə tərəfindən ehtiyat karbon mənbəyi kimi də istifadə oluna bilər. Ona görə onun miqdarı müəyyən qədər böyümə şəraitindən asılı olaraq dəyişir.

Elektron mikroskopunda hüceyrə kəsiklərinin analizi göstərir ki, askomisetli maya göbələklərinin hüceyrə divarı daxili açıq qata, xaricdən isə nazik tünd rəngli bərk qata malikdir ki, bu da qlükan və mannan karkaslara uyğundur. Bazidiomisetli maya göbələklərində hüceyrə divarı əsas etibarilə müxtəlif tip qlükanlardan ibarətdir və kəsikdə nazik lamellyar strukturun tünd və açıq rəngli qatlarının ardıcıl dəyişməməsi görünür (şək. 6). Bu xüsusiyyət natamam maya göbələklərində affinitetin müəyyənlişməsi zamanı taksonomik məna kəsb edir.

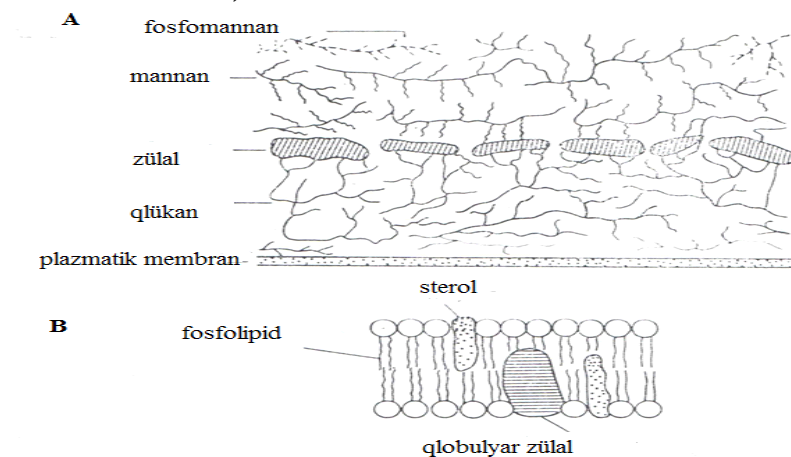
Askomisetli maya göbələklərində hüceyrə divarının qlükan birləşmələri tənək ilbizinin hüceyrə şirəsinin təsiri altında həll olur. İlbizin hepatopankreatik sekresiyası 30 – dan çox müxtəlif enzimlərə malikdir və tədqiqat məqsədilə maya göbələklərinin hüceyrə divarının parçalanmasında və protoplastların alınmasında istifadə olunur. Bazidiomisetli maya göbələklərində belə işlənmə zamanı protoplastlar əmələ gəlmir.

Hüceyrə divarının litik enzimlərlə işlənməsi zamanı qız hüceyrələrinin ayrılması göstərir ki, xitin, qız çapığının ətrafında halqa əmələ gətirir.

Zülal, hüceyrə divarının quru çəkisinin 10% - ni təşkil edir. Bu zülalın bir hissəsi hüceyrə divarında olan enzimlərdir. Maya göbələklərində belə enzimlərin bir neçəsinin, o cümlədən invertaza, turş fosfataza, lipaza, həmçinin də qlükanaza və mannanın mövcudluğu sübut olunmuşdur. Sonuncu iki enzim ola bilər ki, tumurcuqların formalaşmasına səbəb olur, hüceyrə divarının yumşalmasında iştirak edir. Bu enzimlərin bəziləri (məsələn, invertaza) mannoproteinlərdən ibarətdir və molekulun əsas hissəsi kimi 50% - ə qədər mannandan ibarətdir. Hüceyrə divarının digər zülallarının çoxu mannanla asosiasiya olunmuş və hüceyrə divarında enzimatik deyil, struktur funksiya yerinə yetirir. Hüceyrə divarının quruluşu hələlik, tam olaraq aydınlaşdırılmayıb, lakin müasir nəzəriyyəyə görə üçqatlı struktur modelinə daha çox üstünlük verilir. Mövcud nəzəriyyəyə əsasən daxili qlükan qatı, xarici mannan qatından, tərkibində yüksək miqdarda zülal olan aralıq qatla ayrılır (şək. 7A).



**Şəkil 6. Elektron mikroskopu altında maya göbələklərin hüceyrə divarı: 1 – Askomisetlərin; 2 – Bazidiomisetlərin**



**Şəkil 7. A – maya göbələyi hüceyrə divarının strukturunun sxematik təsviri; buradan görünür ki, qlükan və mannan müxtəlif qatlarda yerləşmişdir; B – fosfolipid membranın sxematik təsviri, buna misal olaraq plazmolemma göstərilmişdir**

### 1.2.3. Hüceyrə membranı

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

Elektron mikroskopu vasitəsilə hüceyrə membranının üçqatlı struktura malik olduğu göstərilmişdir. Membran 2 qatlı fosfolipidlərdən və zülal molekullarından ibarətdir. Başqa sözlə, membranın quruluşu bütün hüceyrə membranlarının ümumi prinsiplərinə uyğundur. Lakin, kimyəvi tərkibinə görə fərqlənənlər var.

*Saccharomyces cerevisiae* göbələyində membranın tərkibi əsasən fosfolipidləridən, o cümlədən fosfatidilxolin (lesitin), fosfatidiletanolamin və fosfatidilserindən təşkil olunmuşdur. Maya göbələklərinin membranının tərkibinə həmçinin steroid təbiətli lipidlər – erqosterol, zimosterol və başqaları daxildir. Zülallar əsasən maddələrin transmembran ötürülməsində iştirak edən enzimlərlə təmsil olunublar. Göründüyü kimi membran 90% lipidlərdən təşkil olunmuşdur.

Sitoplazmatik membranın funksiyası müxtəlifdir: hüceyrə divarının biosintezinin tənzimlənməsi, hüceyrəyə üzvi maddələrin və ionların nəqli, ifrazat məhsullarının və metabolitlərin hüceyrədən xaric olması.

Adətən plazmolemma səthi hamar olur, lakin hüceyrənin böyüməsinin müəyyən mərhələlərində onun üzərində çıxıntılara rast gəlmək olur. Plazmolemma kimyəvi tərkibinin öyrənilməsi üçün, onu elə üsulla ayırmaq lazımdır ki, bu zaman membranı digər hüceyrə komponentlərindən, həmçinin digər membranlardan sərbəst şəkildə almağa imkan versin. Bu üsullardan biri protoplastların alınma üsuludur. Protoplastlar, *Helix pomatia* ilbizinin həzm şirəsindən əldə edilən litik enzimlərin köməyi ilə hüceyrə divarının parçalanmasından alınır. Əgər protoplastları şəkərlərin izotonik məhlulunda saxlasaq, protoplastlar intakt olaraq qalır, lakin bir qədər durulaşdırılmış mühitə yerləşdirildikdə asanlıqla parçalanırlar. Plazmolemma da daxil olmaqla müxtəlif orqanoidləri, partlamış protoplast preparatlarını ultrasentrafuqalaşdırma yolu ilə ayırmaq olur. Digər üsul

isə, hüceyrənin mexaniki yolla parçalanmasından və hüceyrə tərkibinin hüceyrə divarı fraqmentlərindən ayrılmasından ibarətdir. Plazmolemma hüceyrə divarına birləşmiş şəkildə qalır və hüceyrə divarının litik enzimlərlə işlənməsi zamanı ondan ayrılır.

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

*Saccharomyces cerevisiae* hüceyrələri anaerob şəraitdə doymamış yağ turşuları və sterolları sintez etmək qabiliyyətindən məhrum olurlar. Ona görə də onların anaerob şəraitdə becərilməsi zamanı mühitə bu maddələri daxil etmək lazım gəlir. Qidalı mühitə əlavə olunan yağ turşuları və sterollar plazmolemma kimyəvi tərkibinin formalaşmasına təsir göstərir. Membranın lipid tərkibinin dəyişilməsi hüceyrənin osmotik xassəsində, temperatura həssaslığında, hüceyrə tərəfindən həll olmuş maddələrin udulmasında əsaslı dəyişikliklər yaradır.

#### **1.2.4. Nüvə**

Maya göbələyi hüceyrəsində bölünmə fazaları arasında həmişə yalnız bir nüvə olur. Nüvə adətən vakuolla tumurcuq arasında yerləşir və onu xüsusi rənglənmədən sonra faza – kontrastlı mikroskopda görmək olur. Maya göbələyi hüceyrəsinin ultranazik kəsiklərinə elektron mikroskopunda baxdıqda nüvə bu və ya digər dərəcədə yumru orqanoid şəklində görünür. Nüvə membranında yumru oyuqlar şəklində məsamələr var ki, bunlar da sadəcə oyuq olmayıb, nüvə məsamələrinin kompleksi hesab olunurlar. Nüvə məsamələrinin əsas funksiyası

ribosom subvahidlərini sitoplazmaya nəql etməkdir. Nüvə qlafı çox funksiyalı olub, əsas etibarilə baryer rolunu oynayır.

Nüvənin tərkibi, başqa sözlə nüvə matriksi adlanır və mürəkkəb komponentli struktura malikdir. Nüvənin əsas funksional vahidləri olan DNT molekulları, hüceyrədə əsas genetik informasiyanın daşıyıcısıdır. DNT, nüvənin əsas komponenti olan xromatinin əsas hissəsini təşkil edir. Xromatin xromosomun interfazada tam dekonvensasiyası zamanı diffuz vəziyyətdə yerləşə bilər. Kondensasiya olunmuş vəziyyətdə nüvənin bölünməsi zamanı DNT kompaktlaşır və sıx xromosom əmələ gətirir. Müxtəlif növ maya göbələyi hüceyrələrinin nüvəsində xromosomların sayı 2 – dən (*Candida utilis*) 16 – ə qədər (*Saccharomyces cerevisiae*) dəyişə bilər. Elektron mikroskopunda nüvə matriksində digər komponentlərdən olan nüvəciklər və müxtəlif qranulalar görünür. Lakin, bunlar xüsusi orqanoidlər hesab olunmur və ayrı – ayrı xromosom lokuslarının aktivlik məhsullarıdır. Nüvəciyə – ribosomal RNT – nin sintez sahəsi kimi baxılır.

Nüvənin əsas funksiyası irsi materialın böyük hissəsinin replikasiyası və saxlanmasıdır. Nüvədə nukleinin turşularının sintezinə nəzarət yerinə yetirilir. Bundan başqa o, nukleolemmada yeni membranların formalaşmasına və bölünməyə nəzarəti yerinə yetirir. Cinsi proses zamanı diploidləşmiş nüvə meiotik bölünməyə keçir və cinsi spora haploid nüvələr daxil olur. Müxtəlif növ maya göbələklərinin vegetativ hüceyrələri cinsi siklin inkişaf xüsusiyyətindən asılı olaraq haploid və ya diploid ola bilərlər.

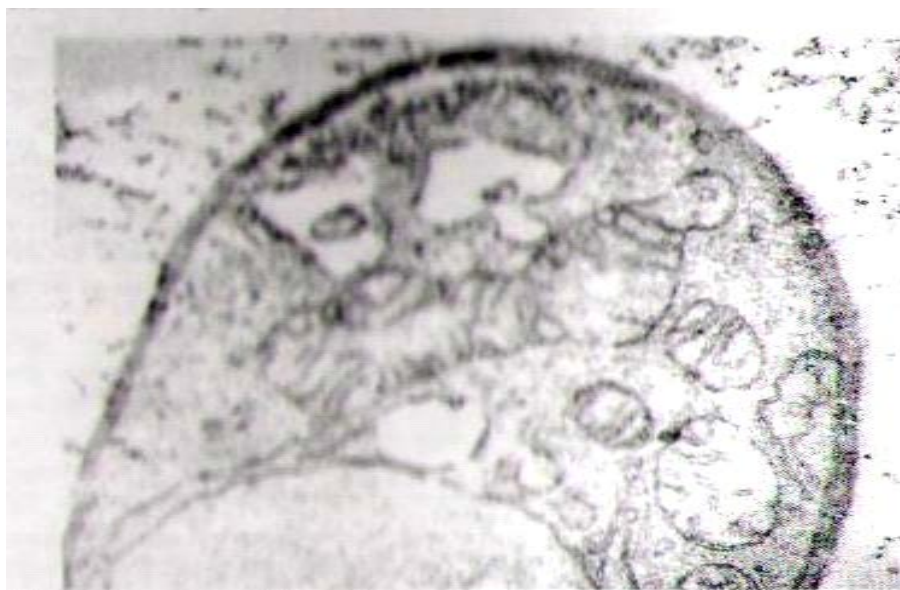
Maya göbələyi hüceyrəsinin tumurcuqlanma yolu ilə çoxalması zamanı nüvə adətən ana hüceyrə ilə tumurcuq arasında yerləşir. Bu zaman onun nüvə membranının bütövlüyü pozulmadan mitotik bölünməsi baş verir. Bölünmədə mərkəzi disk adlanan sahə iştirak edir ki, bu da ikiləşir və sentriolların funksiyasını yerinə yetirir, nəticədə nüvədaxili iylər aparatını təşkil edir.



### 1.2.5. Mitoxondri

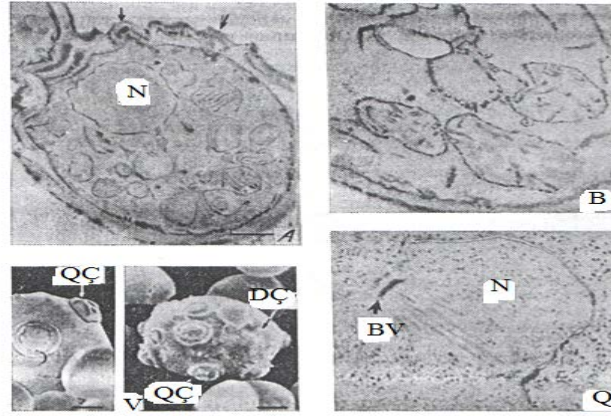
Aerob şəraitdə becərilən maya göbələyi hüceyrəsində mitoxondrilər elektron mikroskopu altında daha yaxşı görünürlər. Onlar sferik və ya çubuq şəkilli strukturlar kimi ikili membranla əhatə olunurlar (şək. 8). Bu membranlar oxşar deyil və daxili membran qırışıqları (kristlər) əmələ gətirirlər. Kristlər oksidləşdirici fosforlaşmanın enzimləri ilə bilavasitə əlaqəlidir. Mitoxondrinin matriksində üç karbonlu turşular siklinin enzimləri yerləşir. Mitoxondrinin əsas funksiyası – tənəffüs prosesində ATF sintez etməkdən ibarətdir.

Mitoxondrilərdə xüsusi mitoxondrial DNT ( m – DNT), zülal sintezinin bütün aparatı, o cümlədən matriks RNT və 70 S ribosomlar (sitoplazmada olan 80 S ribosomlardan fərqli) yerləşir. Maya göbələklərinin m – DNT – si hüceyrənin 5 – 20 – ni % təşkil edir və mitoxondrial matriksin bəzi enzimlərini kodlaşdırır. Məsələn, sitoxrom – C – oksidazanı, ATF – aza kompleksi enzimlərini, RNT prosesinin enzimlərini göstərmək olar. Mitoxondrial matriksin digər enzimləri ona sitoplazmadan daxil olur və nüvə DNT – si ilə kodlaşdırılır. Mutasiya nəticəsində m – DNT – nin bir hissəsini və ya bütöv itirən hüceyrələr (petite mutantlar ) bərk qidalı mühitlərdə çox kiçik (petite) koloniyalar əmələ gətirirlər. Belə ki, onların böyüməsi tənəffüsün deyil, yalnız qlikolizin hesabına baş verir.



**Şəkil 8. Maya göbələyi hüceyrələrində mitoxondrilər**

Bir maya hüceyrəsində mitoxondrilərin sayı şəraitdən və böyümənin müxtəlif mərhələlərindən asılı olaraq 1 – 20 arasında dəyişilir. Bir qayda olaraq hüceyrədə böyük mitoxondrilərin sayı bir və ya iki ola bilər. Digər mitoxondrilər xırda və budaqlanmış formaya malik olur. Hüceyrənin ultranazik kəsiklərinin rekonstruksiyası göstərir ki, bəzi hallarda (tumurcuqlanmanın hazırlıq mərhələsində) hüceyrə yalnız bir dartılmış və güclü budaqlanmış mitoxondriyə malikdir (şək. 9). Mitoxondrilər öz – özünü əmələ gətirmə qabiliyyətinə malikdirlər və heç vaxt de novo əmələ gəlmirlər.



**Şəkil 9. Maya göbələyi hüceyrəsinin elektron mikroskopunda görünən Ultrastrukturları: A – üzərində qız çapıqları olan tumurcuqlanan hüceyrələrin kəsiyi (oxlarla göstərilmişdir); Nüvə (N) və böyüyən hüceyrə arakəsməsi; B – zərində mitoxondrilər görünən aerob hüceyrənin kəsiyi; V – skanedici elektron mikroskopunun köməyilə alınan maya hüceyrələrinin mikro şəkilləri, burada da qız (QÇ) və doğum çapıqları (DÇ) göstərilmişdir; Q – nüvənin bölünmə mərhələlərində hüceyrənin kəsiyi; mikro borucuqlu iylərin törəmələri (BV) görünür**

Mitoxondri strukturunun öyrənilməsi nəticəsində mitoxondrial enzimlərin membran və membranın matriksi arasında paylanması müəyyən edilmişdir. Üçkarboksilli turşular siklinin enzimlərinin çox hissəsi mitoxondrinin matriksində yerləşir. Bununla bərabər, oksidləşdirici fosforlaşma və elektronların nəqlində iştirak edən enzimlər mitoxondrinin daxili membranında və həmçinin kristlərdə lokalizə olunurlar.

Əvvəllər hesab olunurdu ki, anaerob şəraitdə və ya katabolit repressiya şəraitində böyüyən maya göbələklərində mitoxondri yoxdur. Belə hüceyrələrdə nə

mitoxondrilərin özünü, nə də onlarla assosiasiya olunan bir çox enzimləri aşkar etmək mümkün olmamışdır. Lakin son vaxtlar dondurulmuş nümunələr üsulunu tətbiq etməklə məlum oldu ki, mitoxondrilərin tapılmamasına səbəb hüceyrələrin qeyri adekvat fiksə olunması olmuşdur. Lipidlər olmayan qidalı mühitdə anaerob şəraitdə yetişdirilən hüceyrələr çox sadə mitoxondrilərə malik olurlar. Bu mitoxondrilər ikili xarici membrandan ibarət olub, kristlərə malik deyil. Beləliklə, məlum olur ki, hüceyrələrin anaerob şəraitdən aerob şəraitə köçürülməsi zamanı mitoxondrinin strukturunun dəyişilməsi baş verir.

### **1.2.6. Endoplazmatik şəbəkə (və ya endoplazmatik retikulum)**

Maya göbələyi hüceyrəsinin daxilində membranlar sistemi vardır ki, hüceyrə daxili sahəni bölmələrə ayırır. Bu, endoplazmatik retikulum və ya endoplazmatik şəbəkə adlanır. Bu membranların bir hissəsi, digər orqanizmlərdə olduğu kimi ribosomlarla bağlıdır. Lakin endoplazmatik retikulum digər bir hissəsi hüceyrədə başqa funksiyalar daşıya bilir. Endoplazmatik retikuluma digər orqanoid arasında əlaqə məlum deyil. Endoplazmatik retikulum həmçinin hüceyrədə qovuqcuların əmələ gəlməsində iştirak edir. Tərkibində enzimlər olan bu qovuqcug vezikula adlanır. Vezikullar vasitəsilə enzimlər hüceyrənin müxtəlif sahələrinə məsələn, tumurcuğ əmələ gələn nahiyəyə çatdırılır. Endoplazmatik şəbəkə plazmolemma ilə mitoxondri membranı arasında əlaqə yaradır. Endoplazmatik retikulum bir hissəsi hamar səthə malikdir (hamar EPR), digərləri isə ribosomlarla örtülü olub nahamar səthə malikdir.

### **1.2.7. Holci aparatı və lizosomlar**

Maya göbələklərində əsl Holci aparatının olması məlum deyildir. Lakin maya göbələyi hüceyrələrində paralel yerləşən membran dəstləri (diskləri) aşkar olunmuşdur ki, bunlara **diktiosomlar** deyilir. Bu diktiosomlar Holci aparatının funksiyasını yerinə yetirirlər. Periferik sahələrdə bu disklər genişlənir və qabarcıqlarla və ya ulduz şəkilli faqosomlarla əhatə olunur. Bunlar ekskretor və

sekretor funksiyalar yerinə yetirir, yeni membranların əmələ gəlməsində və böyüyən hüceyrələrin divarının formalaşmasında iştirak edirlər. Holci aparatı xüsusi vezikulyar strukturların – **lizosomların** formalaşmasının mənbəyi hesab olunur. Lizosomlar hidrolitik enzimlərə malik çox kiçik ölçülü vakuollardır. Bunlar hüceyrənin yad maddələrdən və hüceyrənin zədələnmiş subvahidlərinin komponentlərindən azad olunmasında bilvasitə iştirak edirlər. Lizosomların parçalanması zamanı azad olan enzimlər hüceyrənin tam lizisinə gətirib çıxara bilər. Buna görə də onlara obrazlı şəkildə «özlərini məhv edən torbalar» adı verilmişdir.

### 1.2.8. Digər sitoplazmatik strukturlar

Faza – kontrastlı mikroskopda maya göbələyi hüceyrələrində açıq, dairəvi formalı şəffaf strukturlar görünür. Bunlar **vakuollardır**. Adətən hüceyrədə 1 – 3 vakuol olur. Hər bir vakuol birqatlı membranla əhatə olunub və tərkibində müxtəlif enzimlər, polifosfatlar, lipidlər, metabolizmin kiçik molekullu məhsulları (məsələn, amin turşular), metal ionları olur. Vakuollarda adətən çoxlu miqdarda kalium ionları toplanmış olur. Bəzən vakuolun içərisində bəzən hərəkətli danələr (qranulalar) rast gəlinir ki, bunlara “rəqs edən” danələr (qranulalar) deyilir. Bu metaxromatik qranulalara **valyutin** də deyilir. Onların tərkibində zülal və lipidlərlə örtülmüş polimerləşmiş şəkildə fosfat qalıqları olur. Deməli, valyutin hüceyrədə polifosfat ehtiyatıdır. Yetkin hüceyrələrdə vakuol böyük olur. Tumurcuğun əmələ gəlməsi başlayan zaman vakuol daha xırda vakuollara bölünür və bunlar ana hüceyrə ilə tumurcuq arasında bölüşdürülür. Gələcəkdə bu xırda vakuollar yenidən qarışır, ana və qız hüceyrələrdə bir – iri vakuol əmələ gəlir.

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

### 1.2.9. Sitoplazma

Sitoplazmanın əsas maddəsi – matriks adlanır və onun tərkibində hüceyrənin bütün orqanoidləri yerləşir. Matriksin tərkibində çoxlu miqdarda ribosom, polifosfatlar, ehtiyat karbohidratlar – qlikogen və treqaloza, bir çox enzimlər və siklik DNT vardır. Ribosomal RNT ribonuklein turşularının ümumi miqdarının 85 % - ni təşkil edir. Bunların da miqdarı DNT – nin qatılığından 50 – 100 dəfə artıqdır və maya göbələyi hüceyrəsinin quru kütləsinin 12 % - ni təşkil edir.

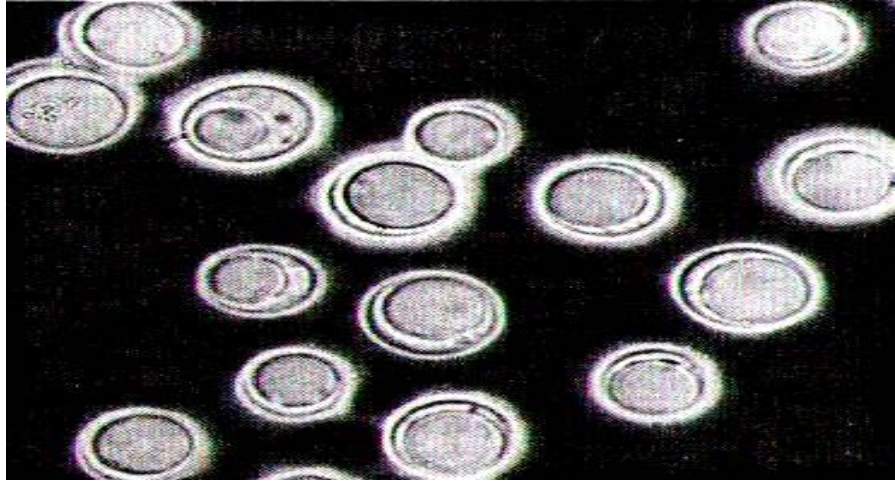
Sitoplazmatik matriksdə güclü polimerləşmiş valyutin danələri şəklində polifosfatlara rast gəlinir. Bu, müxtəlif metabolizm proseslərində istifadə olunan energetik materialın ehtiyatıdır.

Qlikogen maya göbələyi hüceyrəsinin əsas ehtiyat polisaxarididir və ultranazik kəsiklərdə diametri 40 nm olan xırda sferik danələrdən (qranulalardan) ibarətdir. Bu danələr hüceyrələrin lyüqol məhlulu ilə işlənməsindən sonra tünd – qonur rəngə boyanır. Qlikogen  $\alpha$  – qlükozadan əmələ gəlmiş çoxşaxəli polimerdir.

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

Sitoplazmada lipid danələrinə də rast gəlinir. Bunlar endoplazmatik retikulumda sintez olunub ehtiyat qida maddəsi kimi toplanır (şək. 10).

Lipidlər, fosfatlar və zülallar birləşdikdə fosfolipid və fosfolipoproteid danələri əmələ gətirirlər. Işıq mikroskopunda hüceyrədəki lipidlər yumru və parlaq, «yağ damcıları» şəklində görünürlər. Hüceyrədə belə damcılar bir neçə sayda və ya bir iri qlobula şəklində toplanır. Bu qlobullar *Cryptococcus terricola* və *Lipomyces starkeyi* növlərində hüceyrənin böyük bir hissəsini tutur.



**Şəkil 10. *Lipomyces starkeyi* hüceyrələrində lipidlər**

### **1.3. Maya göbələyi hüceyrəsinin kimyəvi tərkibi**

Maya göbələyinin hüceyrə divarı amorf matriksdən ibarətdir. Matriks plastik geldən və mikrofibrildən təşkil olunub ki, bunlar da onun möhkəm (riqid) skeletini əmələ gətirir. Hüceyrə divarının amorf matriksini qaynatma yolu ilə xlorid turşusu məhlulunda həll etmək olar. Qlükandan təşkil olunmuş fibrillər, həll olmuş turşularda qaynadılma zamanı hidroqlükana çevrilir ki, bunu da qələvilərdə həll etmək mümkündür. Mikrofibrillər hüceyrə divarında müxtəlif vəziyyətlərdə olurlar. Onlar divarın səthinə paralel olaraq bütün istiqamətlərdə keçən şəbəkə əmələ gətirirlər. Silindrik formalı hüceyrələrdə mikrofibrillər borulu şəbəkə yaradır ki, burada da onlar hüceyrənin eninə münasibətində  $90^{\circ}$  – dən az olan bucaq əmələ gətirirlər.

Hüceyrə divarının xloroformlu rəngləyici ilə spesifik rənglənmədən istifadə etməklə, aydınlaşdırılmışdır ki, nəinki hüceyrə divarı, həmçinin onun səthində əmələ gələn çixıntılar, septalar da fluoroxromlaşır. Rənglənmənin bu üsulu çox incə strukturları aşkar etməyə imkan yaradır. Hüceyrə divarının arxitektonik xüsusiyyətlərini nəzərə alaraq maya göbələyi hüceyrələrinin dörd tipini müəyyən etmək mümkün olmuşdur. Lakin tətqiq olunan maya göbələklərinin hamısında olan çapıqlar hüceyrə divarının arxitektonikasına çox təsir edir.

Birinci tipə tumurcuqlanan maya göbələklərini aid edirlər. Bunlarda tumurcuqlanma zamanı iki növ çapıq əmələ gəlir: rüşeym və ana çapığı. Çapıqda iki quruluş elementi ayırd edilir: çapığın kənarı və digər struktura malik olan tıxac.

İkinci tipə hüceyrə divarında çoxsaylı çapıqlar mövcud olan maya göbələkləri aiddir. Bunlar da qız hüceyrələrinin ayrılması zamanı əmələ gəlir. Çapıqlar halqalardan ibarətdir ki, bunlar da çapıq kənarı ilə bitir.

Üçüncü tipə hüceyrə divarında struktur dəyişikliklərə malik olan maya göbələkləri aiddir. Bunlar da bölünmə zamanı baş verir və hüceyrənin bütün səthinə toxunur. Bu hüceyrələrin divarında bir qayda olaraq 1 – 3 sayda çapıq əmələ gəlir.

Dördüncü tip, hüceyrə divarının arxitektikasına görə fərqlənir və silindrik formada olan maya göbələklərində müşahidə olunur. Bunlarda hüceyrə divarının bütün səthi bölünmə prosesində iştirak edir və qütblərdə bir neçə qatdan ibarət çapıqlar mövcud olur.

Maya göbələyi hüceyrə divarının quruluşu haqqında bir neçə hipotez mövcuddur. Hüceyrə divarının kimyəvi tərkibi aşağıdakı kimidir: mannan (31%), qlükan (29%), zülal (13%), lipidlər (8-9%), qlükozamin (1-3%). Sonuncunun bir qismi hüceyrə divarında olan xitin tərkibinə daxildir. Hüceyrənin mannan birləşmələri əsas zəncirdə mannozanın 1,6 – rabitələri ilə birləşmiş qalıqlarına malikdir ki, bunlar da  $\alpha - 1,3$  və  $\alpha - 1,2$  rabitələri ilə birləşmişdir. Mərkəzi zəncirdə qlükan qlükoza qalıqlarına  $\beta - 1,6$  rabitələri ilə uzun yan zəncirlərdə isə  $\beta - 1,3$  rabitələri ilə birləşmişdir. Zülallar bütün amin turşu dəstinə malikdir. Hüceyrə divarının tərkibinə daxil olan heksozamin qlikoproteidlərin komponenti hesab olunur və bu aminosaxaridin təxminən 1/10 hissəsi xitin formasında olur. Lipidlərin miqdarı hüceyrənin becərilmə şəraitindən və kulturanın yaşından asılı olaraq dəyişir.

Belə hesab edilir ki, maya göbələklərinin hüceyrə divarının xarici qatı bir – biri ilə 1,6 fosfodiefir rabitələri ilə birləşmiş mannan molekulundan ibarətdir. Mannan qatı hüceyrənin səthində yerləşənə qədər qlükonaza enzimi intakt hüceyrəyə təsir etmir. Mannan qatı bilavasitə zülal qatına yapışır. Zülal molekulları isə hüceyrə divarında disulfid rabitələri ilə birləşmişdir. Bu da onların yüksək davamlılığını təmin

edir və hüceyrə divarında bir sıra mannopeptid enzimlərini (invertaza, turş fosfataza) saxlamağa imkan yaradır. Bilavasitə membranla toxunan hüceyrə divarının son qatı qlükan qat hesab olunur ki, bu da yuxarıda adı çəkilən zülal molekulları ilə sıx əlaqəlidir.

Sonrakı tədqiqatlar *Saccharomyces cerevisiae* üzərində aparılmışdır. Aşkar olunmuşdur ki, invertaza bu göbələyin intakt hüceyrələrindən tiol reagentlərlə və ya ultrasəsle işlənmə zamanı ayrılı bilər. Bu müşahidələr əsasında hesab olunur ki, invertaza hüceyrə divarı ilə kovalent rabitə vasitəsilə birləşməyib. Maya göbələklərinin bundan əvvəlki hüceyrə divarının quruluş modeli də elə buna əsaslanır.

Müəyyənləşdirilmişdir ki, invertaza hüceyrə divarının mannan – zülal molekullarından ibarət olan qatını asanlıqla keçir. Bu molekullar da bir – birinə yalnız fosfodiyefir əlaqələri ilə, həmçinin disulfid əlaqələrlə də birləşirlər. Beləliklə disulfid əlaqələri parçalayan tiol reagentləri invertazanın hüceyrə divarından çıxmasına səbəb olur.

Məlumdur ki, proteaza və  $\beta$  – qlükanaza maya göbələklərinin hüceyrə divarını təmamilə həll edirlər. Həmçinin göstərilmişdir ki, hüceyrə divarının lizisi xüsusi litikaza enziminin iştirakı ilə də baş verir. Bu zaman endoqlükonaza və proteaza aktivliyi müşahidə olunur. Proteazanın təsirini bir sıra tiol reagentləri ilə əvəz etmək olur. Bu nəticələr, zülallar hüceyrə divarında disulfid əlaqələrlə saxlanılır və endogen qlükonazaların daxil olmasına qarşı müdafiə qatı yaradır kimi fərziyyələri təsdiqləməyə imkan yaradır. Əldə olunan bu nəticələr həmçinin onu göstərir ki, invertaza hüceyrə divarının yuxarı qatlarında yerləşir. Lakin onun bir hissəsi qlükan qatının altında da yerləşə bilər. Belə ki, invertaza aktivliyinə malik enzimlərin müəyyən miqdarı yalnız endoqlükanaza və proteazanın birlikdə təsiri zamanı ayrılır.

Maya göbələyi hüceyrə divarının quruluşunun yeni sxemi 1980 – ci ildə təklif olunmuşdur (şəx. 7). Bu sxem skanedici elektron mikroskopun nəticələrinə və hüceyrələrin sitrat buferlə və helikaza enzimi ilə işlənməsi zamanı əldə olunan faktlara əsaslanır. Belə ki, hüceyrə divarlarının sitrat buferlə ekstraksiyası zamanı



əldə olunan hidrolizatlarda yalnız mannoza olduğu üçün, belə fərz edilir ki, hüceyrələrin xarici qatı mannandan ibarətdir və bunun da molekulu fosfodiefir əlaqələri ilə birləşmişdir. Xarici qatın mannan – protein kompleksi SH qrupuna malikdir. Bu modelə əsasən, qlükan yalnız daxili qatda deyil, həm də mannan molekulları ilə ardıcıl olaraq əvəzlənir. Hüceyrə divarının daha dərin qatı qlükan-xitin kompleksindən ibarətdir.

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

Hüceyrə divarının məsamələrinin ölçüsünün öyrənilməsi üçün molekullarının ölçüsü müxtəlif olan polietilenqlikoldan, metilamfoterin B efirindən, həmçinin mikonazoldan istifadə olunur. Son iki birləşmənin molekul çəkisi 938 və 479 – a uyğun gəlir və onlar hüceyrə divarlarının məsamələrinin ölçüsünün yaxşı markerləri kimi xidmət göstərə bilirlər. Bu birləşmələrdən istifadə edərək, *Candida albicans* göbələyinin hüceyrə divarında məsamələrin miqdarı və ölçüsünün müxtəlifliyi aşkar olunmasa da, bunlar hüceyrələrin stasionar fazada xarici faktorlara qarşı davamlılığını izah edə bilər.

Yuxarıda göstərilən məlumatlar məsamələrin əmələ gəlməsinin çox labil proses olduğu haqqında olan fərziyyələri inkar etmir. Bundan başqa, məsamələrin ölçülərində olan dəyişiklikləri, yuxarıda adı çəkilən üsullarla həmişə müəyyən etmək mümkün olmur.

## II FƏSİL

### MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN SİSTEMATİKASI

#### 2.1. Maya göbələklərinin sistematikasına giriş

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

Bioloji müxtəlifliyin öyrənilməsinin müasir mərhələsi filogenetik sistematikanın intensiv inkişafı ilə xarakterizə olunur və orqanizmlərin tarixi inkişafının (təkamülünün) konkret yollarının rekonstruksiyasına istiqamətlənmişdir. Mikrobiologiyada filogenetik sistematika XX əsrin sonunda güclü inkişaf etməyə başladı. Bu da rRNT – nin konservativ nukleotidlər ardıcılığının müqayisəli öyrənilməsi ilə əlaqədar olmuşdur. Maya göbələklərində bu cür sistematika əsas etibarını ilə rDNT – nin 600 nukleotid cütündən ibarət olan 2 sahəsinin öyrənilməsinə əsaslanır. Belə hesab olunur ki, bu sahələrin konservativliyi (sabitliyi) nəticəsində

onların arasında mövcud olan fərq onların təkamülə oxşarlığı dərəcəsini göstərir. Buna görə də maya göbələklərinin filogenetik klassifikasiyasının qurulmasında rDNT – nin nükleotidlər ardıcılığının sekvensiyası əsas metod kimi istifadə olunur.

Hal – hazırda bütün maya göbələyi nümayəndələrində rRNT – nin nükleotidlər ardıcılığı müəyyən edilmiş və internet şəbəkəsi ilə əldə oluna bilən kompyüter bankına yerləşdirilmişdir. Bu, ribosomal genlərin təkamülünü əks etdirən filogenetik ağacın qurulmasına imkan yaratdı.

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

Vacib məsələdən biri maya göbələklərinin ümumi göbələklər sistemində tutduğu yerdir. Bunlar, mürəkkəb quruluşa malik olan asko – və bazidiomisetlərin primitiv əjdadları hesab olunurmu? Bu sualın cavabı molekulyar filogenetik sistematikanın inkişafı nəticəsində məlum oldu. Hal –hazırda maya göbələklərinin polifiliyetik mənşəyə malik olması hesab olunur. Onların askomisetli və bazidiomisetli göbələklər arasında asılı olmadan əmələ gəlməsi qəbul olunur. Bazidiomisetli maya göbələklərinin aşkar olunmasından sonra, zimologiyada maya göbələkləri haqqında taksonomik tərkibi olmayan təmiz morfoloji və ya ekomorfoloji göbələklər qrupu (həyati forma) kimi təsəvvür yarandı. Eyni zamanda maya göbələkləri yalnız bəzi göbələklərin filogenetik qruplarında rast gəlinir. Bunlar əsasən miseliumlu formada mövcuddur. Məsələn, askomisetlərə aid olan *Endomyces*, *Blastobotrys* bazidiomisetlərə aid olan *Tilletiopsis*, *Trichosporonoides* cinsli göbələklərdə tumurcuqlanan tək hüceyrələr yoxdur. Tək hüceyrəli assimilyativ mərhələlərinin olmamasına baxmayaraq filogenetik cəhətdən əsl tək hüceyrəli maya göbələklərinə yaxın olduqları üçün onlar maya göbələklərinin təyinedicisinə daxil edilmişlər. Ona

görədə filogenetik sistematika nöqteyi nəzərindən maya göbələyi anlayışını bütövlükdə yalnız təkhüceyrəli həyati formaya malik olan göbələklərə aid etmək düzgün deyil.

Maya göbələklərinin sistematikası, göbələklərin ümumi sistemində onların yerinin axtarışı aktiv olaraq davam etdirilir və bu sahədə stabil təsəvvirlər hələ də formalaşmayıb. Buna baxmayaraq zimoloqlar saxaromisetlərin ilkin təsvirlərindən maya göbələklərinin müxtəlifliyinin öyrənilməsi istiqamətində çox böyük yol keçmişlər. Bu yolun əsas mərhələləri holland zimoloji məktəbin təyinedicilərində əks olunmuşdur.

## **2.2. Maya göbələklərində növ konsepsiyası**

Növ anlayışı biologiyanın mürəkkəb anlayışlardan biridir. Mikroorqanizmlərə, xüsusən də göbələklərə aid növ konsepsiyasının hazırlanması çox çətin məsələdir. Bu çətinlik onların pleomorfizmi, həyat siklinin mürəkkəbliyi, stabil natamam formalarının olması, populyasiyada fərdin həddlərinin qeyri – müəyyənliyi ilə bağlıdır.

Biologiyada “növ” termini müxtəlif mənalarda işlənir. Bir tərəfdən, növ, klassifikasiyanın ən kiçik vahidi kimi baxılır. Bunu biz müəyyən taksonomik xüsusiyyətlərin (əlamətlərin) köməyi ilə tanıya bilirik. Maya göbələklərinin taksonomiyasında istifadə olunan bu cür əlamətlər həmişə artır, bu da daha çox “kiçik” cinsləri ayırmağa imkan yaradır. Nəticədə məlum maya göbələyi növlərinin sayı son illərdə bir qədər yalnız təbiətdə yeni formaların aşkar olunması hesabına deyil, həm də artıq məlum heterogen növlərin parçalanması hesabına da artmışdır. Növlər arasında sərhədlərin təyini sistematikin təcrübəsi və intuisiyası əsasında aparılır. Buna növün tipoloji konsepsiyası deyilir. Əgər bu, sistematiyə arasında razılıq əsasında aparılırsa buna nominalistik konsepsiya deyilir. Sonuncu halda növ – abstrakt məvhumdur və növün sərhədləri şamlar arasındakı oxşarlıq səviyyəsindən irəli gələn utilitar təsəvvürlərdən qurulur.

Bununla yanaşı, biologiyada növ haqqında başqa bir təsəvvür də mövcuddur. Bu təsəvvürə görə növ – bütöv, davamlı və kifayət qədər heterogen sistemdir. Bu halda əsas diqqət növün fərdləri arasındakı fərqlərə yox, ən çox diskretlik dərəcəsinə, yəni növlər arasında keçid formalarının olmamasına diqqət yetirilir. Bu cür diskretlik heyvan və bitkilərdə, yəni cinsi yolla çoxala bilən orqanizmlərdə daha çox görünür. Cinsi çoxalma zamanı genlərlə mübadilə elə bir mexanizmdən ibarətdir ki, bu mexanizm növün bütövlüyünü saxlayır və bu cür mübadilənin olmaması isə müxtəlifliyin diskretliyinin əmələ gəlməsinə gətirib çıxarır. Ona görə də heyvan və bitkilər üçün növün bioloji konsepsiyası uyğundur. Növ – genetik olaraq digər növün populyasiyalarından izolyasiya olunmuş və interfertilliyi (cütləşərək çoxala bilən nəsəl verən) ilə xarakterizə olunan populyasiyalar sistemidir. Müxtəlif növ orqanizmlər çarpazlaşa bilər, lakin bu halda əmələ gələn nəsəl çoxalma qabiliyyətinə malik olmur. Bu konsepsiya cinsi çoxalmaya malik olan göbələklərə də şamil olunur. İnterfertilliyin öyrənilməsi cinsi yolla çoxala bilən maya göbələklərində növlərin həddlərinin dəqiqləşdirilməsində mühüm rol oynayır. İnterfertillik asan yoxlanılır. Heterotallik maya göbələklərinin müxtəlif tip cütləşməsinə malik ştamlar mövcud olduqda, interfertillik asan yoxlanılır. Lakin heterotallizm, diploid mərhələdə vegetativ çoxalma, askda sporların aqlyutinasiyası maya göbələyi növləri üçün interfertilliyin tətbiqini çətinləşdirir. Növün bioloji konsepsiyasının maya göbələklərinə tətbiqi, həm də onunla çətinləşir ki, bunlarda cinsi çoxalma mütləq deyil və ali heyvan və bitkilərdə olduğu kimi müxtəlifliyin formalaşmasında mühüm rol oynamır. Deməli, növün bioloji konsepsiyası qeyri – cinsi yolla çoxalan natamam maya göbələklərinə və təkamül prosesində cinsi çoxalma mərhələsini tamamilə itirən maya göbələklərinə tətbiq oluna bilməz. Bu cür maya göbələklərində növlərin ayrılması nominalistik xarakter daşıyır.

Molekulyar – filogenetik sistematikanın inkişafı ilə əlaqədar olaraq, son zamanlar maya göbələklərində növün təbiəti haqqında təsəvvürlər dəyişilmişdir. Genosistematikanın inkişafı yeni üsulların yaranmasına və tətbiq olunmasına gətirib çıxartdı. Bu metodlara ilk növbədə nukleotidlər ardıcılıqlarının açılması və

müqayisəsi aiddir. Bu da növün identifikasiyasında obyektiv metodların yaranmasına təkan verdi. Ön plana elementar monofiletik növlər konsepsiyası keçdi. Başqa sözlə, növ olaraq elə ştammlar qrupu qəbul olunur ki, bunların tərkibində filogenetik struktur tamamilə yoxdur. Bu struktur konservativ genlərin nukleotidlərinin ardıcılıqlarının analizi əsasında üzə çıxır. Bir çox sərbəst maya göbələyi növləri molekulyar – genetik nöqtəyi nəzərdən yenidən baxılır. Molekulyar – genetik üsulların mürəkkəbliyi ilə əlaqədar olaraq, çoxlu sayda ştammların kütləvi təyini tələb edən tədqiqatların aparılması zamanı düzgün növ identifikasiyasında problemlər yaranır. Bununla yanaşı molekulyar genetik üsullarla növün təyini ilə ənənəvi (morfoloji və fizioloji) xüsusiyyətlərə əsaslanan növlərin təyini arasında uyğunsuzluq problemi üzə çıxdı. Bu problemin həlli yaxın gələcəkdə maya göbələklərin sistematikasının inkişafını müəyyənləşdirəcəkdir.

### **2.3. Maya göbələklərinin sistematikasında istifadə olunan kriteriyalar**

Taksonomik əhəmiyyət daşıyan yeni metod və texnologiyaların yaranması ilə bağlı olaraq maya göbələklərinin növünü təyin etmək üçün istifadə olunan əlamətlər həmişə dəyişir və yeniləşir. Son zamanlara qədər göbələklərin sistematikası əsas etibarlı ilə pigment əmələ gətirməyə, konidi daşıyıcılarının və sporların formasına, digər morfoloji xüsusiyyətlərə əsaslanırdı. Təkhüceyrəli göbələklər miseliumlu göbələklər kimi mürəkkəb və rəngarəng morfolojiyaya malik deyil. Buna görə də maya göbələklərinin növlərinin təyini yalnız morfoloji deyil həm də fizioloji xüsusiyyətlərə əsaslanır. Bu xüsusiyyətlər müxtəlif karbohidratların aerob assimilyasiyası və qıvcırtma qabiliyyətidir. Bu kriteriyalar maya göbələklərinin klassifikasiyasında və identifikasiyasında hal – hazırki dövrə kimi istifadə olunur.

Öz təbiətinə görə maya göbələklərinin sistematikasında istifadə olunan əlamətləri aşağıdakılara bölmək olar.

**1. Makromorfoloji (kultural) əlamətlərə** müxtəlif qidalı mühütlərdə ştammların böyüməsinin xarakteri (məsələn, duru qidalı mühütlərdə çöküntünün, bulanıqlığın və səthdə nazik örtüyün əmələ gəlməsi, bərk qidalı mühütdə nəhəng

koloniyaların formalaşması və onların təsviri, meyvə cisimlərinin yaranması) daxildir.

**2. Mikromorfoloji əlamətlərə** hüceyrənin morfolojiyası (formasını və ölçüsü, kanidiogenezin tipi, miseliumun quruluşu, qeyri – cinsi sporların formalaşması və cinsi çoxalma üsulu) aiddir.

**3. Sitoloji əlamətlərə** hüceyrənin və hüceyrə orqanoidlərinin quruluşunun xüsusiyyətləri, məsələn, hüceyrə divarının quruluşu, miseliumdakı arakəsmələrin (septlərin) quruluşu və s. aiddir.

**4. Fizioloji əlamətlərə** qidalanma tipi və müxtəlif şəraitlərdə böyümə qabiliyyəti (Bunlara qıvcırma törətmə qabiliyyəti, müxtəlif karbon mənbələrinin aerob assimilyasiya etməsi, pH – ın müxtəlif qiymətlərində, osmatik təzyiqdə, müxtəlif temperaturda böyümə qabiliyyəti və müxtəlif inhibitorlara davamlılığı) daxildir.

**5. Biokimyəvi əlamətlərə** hüceyrənin və onun komponentlərinin kimyəvi tərkibi, enzimlərin, spesifik metabolitlərin, hüceyrə xarici məhsulların əmələ gəlməsi, hüceyrəxarici polisaxaridlərin monosaxarid tərkibi daxildir.

**6. Genetik əlamətlərə** genomun xarakteristikası (Genetik əlamətlərin arsenalı, DNT – nin nukleotid tərkibi, müxtəlif növlərdə DNT – nin homolojiya dərəcəsi, genomda unikal nukleotid ardıcılıqlarının, müəyyən genlərdə nukleotid ardıcılığının təyini) aiddir.

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

Bütün bu əlamətlərin üzə çıxarılması üçün standart metod və üsullar hazırlanmış və müvafiq təyinedicilərdə verilmişdir.

#### **2.4. Anamorf maya göbələklərin sistematikasının xüsusiyyətləri**

Askomisetli və bazidiomisetli göbələkləri cinsi çoxalmanın xarakterinə görə: askomisetlərdə endogen sporların, bazidiomisetlərdə isə ekzogen sporların formalaşmasına görə ayırd etmək olar. Maya göbələklərin cinsi çoxalması zamanı

da analogi strukturlar əmələ gəlir. Anamorf maya göbələklərin həyat siklində cinsi çoxalma mərhələsi olmadığı üçün onların təsnifatında müəyyən qeyri – müəyyənlik yaranır. Formal olaraq bu cür göbələkləri *Deuteromycota* adlanan şöbəyə aid edirlər. Bu göbələklər askomisetlərin və ya bazidiomisetlərin yalnız qeyri – cinsi həyat siklinə malik nümayəndələrinə tam bənzəyirlər. Bu maya göbələklərində cinsi çoxalma müxtəlif səbəblərə görə olmaya bilər. Birincisi, bir çox maya göbələkləri heterotallikdir və onlarda cinsi prosesi həyata keçmək üçün müxtəlif tip cütləşmə ştamları lazımdır. Bir tip cütləşməyə malik olan kulturalarda cinsi çoxalma mümkün olmur. İkincisi, cinsi proses yalnız müəyyən şəraitlərdə (məsələn, müəyyən kimyəvi amillərin olması zamanı) baş verə bilər. Bu amillər laboratoriya şəraitində olmaya bilər. Nəhayət, bir çox növlərdə cinsi çoxalma qabiliyyəti təkamül prosesində ola bilsin ki, tamamilə itib.

Morfoloji və fizioloji əlamətlərin cəmi əsasında askomisetli və bazidiomisetli maya göbələklərini anamorf vəziyyətdə fərqləndirmək mümkün deyil. Buna görə natamam maya göbələklərin bəzi böyük cinsləri sırasına askomisetlərin və bazidiomisetlərin anamorfları daxil edilmişdir. Bu, ilk növbədə 1923 – ci ildə tapılan *Candida* cinsinə aiddir. 1970 – ci ildə maya göbələklərinin tam təyinedicisi hazırlanmışdır. Bu təyinedicidə *Candida* cinsinə 81 növ daxil edilmişdir və o, maya göbələkləri arasında ən çox növü olan cinsdir.

Növlərin sayına görə maya göbələkləri içərisində ikinci yeri 1895 – ci ildən mövcud olan *Torulopsis* cinsi tutur. Bu göbələklər yalnız bir əlamətə görə – arakəsməli substrat miseliumu və ya psevdomiseliumu əmələ gətirə bilmədiklərinə görə *Candida* cinsli göbələklərdən fərqlənirlər. Lakin təsvir olunmuş növlərin müxtəlifliyindən aydın olmuşdur ki, psevdomiselium əmələ gətirmə qabiliyyəti etibarsız əlamətdir. Belə ki, ştamdan və becərilmə şəraitindən asılı olaraq bu əlamət dəyişə bilər. Buna görə də 1978 –ci ildə *Candida* və *Torulopsis* cislərini bir cinsdə birləşdirmək təklif olunmuşdu. Nəticədə *Candida* cinsinə 196 növ daxil edilmişdir.

*Candida* cinsinə daxil olan bəzi növlərin cinsi çoxalması tapıldıqdan sonra bu cinsin polifiletik olduğu məlum oldu. Nəticədə *Candida* cinsinin bəzi növlərinin cinsi



çoxalması məlum oldu və aşağıdakı anamorf – telemorf cütlər yarandı: *Candida famata* – *Debaromyces hansenii*, *Candida pulcherrima* – *Metschnikowia pulcherrima*, *Candida robusta* – *Saccharomyces cerevisiae*. 1966 – cı ildə Yenizelandiyalı tədqiqatçı Dimenna *Candida* cinsinin 3 yeni növünü aşkar etmişdir. *Candida gelida*, *Candida nivalis*, *Candida frigida*. Bu növlər onun tərəfindən Antarktik torpaqlardan ayrılmışdı. Cəmi bir neçə il sonra bu maya göbələklərində cinsi mərhələ aşkar edilmiş və onların bazidili göbələklərə aid olduğu sübut edilmişdir. Beləliklə, natamam maya göbələklərini birləşdirən *Candida* cinsi həm askomiset, həm də bazidiomisetlərin anamorflarını özündə birləşdirir.

*Candida* kimi çoxnövlü maya göbələyi cinsinin polifiletik olduğu sübut olunduqdan sonra zimologiyada askomisetlərin və bazidiomisetlərin anamorflarını differensiyasiya edə bilən əlamətlərin axtarışına başlandı. Hal – hazırda maya göbələklərinin sistematikasında affinitetin bu cür əlamətləri istifadə olunur (cədv. 1).

#### Cədvəl 1

#### Askomisetli və bazidiomisetli maya göbələklərini fərqləndirən əlamətlər

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

Bu əlamətlər hesabına bütün maya göbələklərini telemorf və ya anamorf vəziyyətindən asılı olmayaraq dəqiq 2 qrupa askomisetli və bazidiomisetli maya

göbələklərinə ayırmaq mümkündür. Demək olar ki, rRNT sekvensiya metodunun sistemikada tətbiqi natamam maya göbələklərinin affinitetinin müəyyənəşməsi problemini həll etdi.

### III FƏSİL

#### MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN TƏSNİFATI

Bu bölmədə daha çox yayılmış maya göbələyi cinslərinin qısa xarakteristikası verilmişdir. Bunlardan bəziləri məsələn, *Saccharomyces*, *Candida*, *Cryptococcus* cinsləri artıq uzun tarixə malikdir. Son illər ərzində bu cinslərin həcmi və tərkibi müəyyən qədər, istifadə olunan əlamətlərdən asılı olaraq, dəyişilməsinə baxmayaraq bunlar maya göbələyi sistemində öz təsdiqini tapmış ümumi qəbul edilmiş cinslərdir. Digərləri yalnız son illər aşkar olunmuşdur ki, bunlar da bir neçə ştamların öyrənilməsinə əsaslanır və istisna deyil ki, gələcəkdə digər növlərlə birləşmiş şəkildə olacaq. Belə cinslərin zəif öyrənilməsinə baxmayaraq, müasir təsəvvürlərə görə onlar müxtəlif göbələklər olduğu hesab olunur. Maya göbələklərinin təsnifatı fəsilə və sıra səviyyəsində çox zəif işlənmişdir. Aşağıda göstərilən təsnifat 2000 – ci ilə qədər mövcud olan son məlumatlar əsasında götürülmüşdür.

#### 3.1. Askomisetli maya göbələkləri

Ənənəvi olaraq bütün askomisetli göbələkləri 2 taksonomik sinifə bölmüşdür: *Hemiascomycetes* (çılpaq kisəlilər) və *Euascomycetes* (əsl askomisetlər). Birincilər, meyvə cisimi əmələ gətirmir və asklar (kisələr) bilavasitə miselium üzərində və ya tək hüceyrələr şəklində yerləşir. Euaskomisetlər bəzi istisnalar olmaqla adətən askları xüsusi meyvə cisimlərinin içərisində və ya səthində əmələ gətirirlər. Əvvəllər bütün askomisetli maya göbələkləri sərbəst *Endomycetalis* sırası kimi *Hemiascomycetes* sinifinə daxil edilirdi. Əsl maya göbələklərindən başqa endomisetlərə bəzi çılpaq kisəli göbələklər də aid edilmişdi. Sonralar endomisetli maya göbələklərinin fəsilələrə və cinslərə bölünməsi hər şeydən əvvəl onların vegetativ və cinsi çoxalma tiplərinə, askosporların formasına görə aparılırdı. Məsələn, *Schizosaccharomyces* cinsinə aid olan maya göbələkləri bölünmə yolu ilə çoxaldıqlarına görə ayrılırlar. *Hanseniaspora*, *Nadsonia*, *Saccharomycodes* cinsləri geniş səthdə bipolyar tumurcuqlanma ilə seçilirlər. *Saccharomyces*, *Pichia*, *Metschnikowia*, *Meilliopsis*

cinsləri şarşəkilli, papaqşəkilli, iynəşəkilli, saturnşəkilli askosporlar əmələ gətirməklə xarakterizə olunurlar.

Endomisetli maya göbələklərindən başqa hemiaskomisetlərə formal olaraq *Taphrinales* sırasına aid olan göbələkləri də aid etmişlər. Bu sıranın bütün nümayəndələri bitkilərin obliqat parazitləridir ki, bunlar da askları meyvə cisimciklərində deyil, sahib bitkinin kutikulası altında bərk qatda əmələ gətirirlər. Bunların bəzi növlərinin askosporları tumurcuqlanma qabiliyyətinə malikdir və saprotrof maya göbələyi fazasını əmələ gətirirlər. Lakin, *Taphrinales* sırasının nümayəndələri digər hemiaskomisetlərdən müəyyən qədər onunla fərqlənirlər ki, onların inkişaf siklində dikariotik faza bazidiomisetlərdə olduğu kimi üstünlük təşkil edir. Fitopatogen göbələk olan *Protomyces* cinsinin nümayəndələri də tafrinlərə çox yaxın olub saprotrof maya göbələyi fazasını əmələ gətirmək qabiliyyətinə malikdirlər.

Euaskomisetli göbələklər arasında təkhüceyrəli formada vegetativ çoxalmaya malik olma qabiliyyəti çox az rast gəlinir. Daha çox “qara maya göbələkləri” adlanan formalar məlumdur ki, bunlarda milanoid piqmentlərin toplanması müşahidə olunur və koloniyaları qara rəngdə olur.

Taksonomik praktikaya biokimyəvi və molekulyar bioloji üsulların daxil edilməsi, xüsusəndə son vaxtlar rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığına görə aparılan analizlər, askomisetli maya göbələklərin filogenetik təsnifatı haqqında təsəvvürləri müəyyən qədər dəyişdi. Bu tədqiqatlar askomisetlərin iki əsas filetik qrupa bölünməsinə təsdiqlədi: hemiaskomisetlər və euaskomisetlər. Bununla yanaşı, müəyyən olunmuşdur ki, *Schizosaccharomyces* cinsinin nümayəndələri rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığına görə *Taphrinales* sırasına daha yaxındır və onlar bu yerdə maya göbələklərinin əcdadları hesab olunan qrupu əmələ gətirirlər. Bu qrup göbələklər arxiaskomisetlər (qədim askomisetlər) adlandırılmışdır. Beləliklə, bütün askomisetli maya göbələkləri hal – hazırki dövrdə 3 sinifə ayrılır: *Archiascomycetes*, *Hemiascomycetes*, *Euascomycetes* (cə. 2).

## Askomisetli maya göbələklərin təsnifatı

Siniflər	Sıralar	Fəsilələr	Cinslər
1	2	3	4
Archiascomycets	<i>Schizosaccharomyces</i>		<i>Schizosaccharomyces</i>
	<i>Taphrinales</i>		<i>Taphrina</i> (Anamorf – <i>Lalaria</i> )
	<i>Protomyzetales</i>		<i>Protomyces</i>
Hemiascomycetes	<i>Saccharomycetales</i>	<i>Ascoideaceae</i>	<i>Ascoidea</i>
		<i>Cephaloascaceae</i>	<i>Cephaloascus</i>
		<i>Dipodascaceae</i>	<i>Dipodascus</i> <i>Galactomyces</i> <i>Sporopachydermia</i> <i>Stephanoascus</i> <i>Wickerhamiella</i> <i>Yarrowia</i> <i>Zygoascus</i>
		<i>Endomycetaceae</i>	<i>Endomyces</i>
		<i>Eremotheciaceae</i>	<i>Eremothecium</i> <i>Coccidiascus</i>
		<i>Lipomycetaceae</i>	<i>Babjevia</i> <i>Dipodascopsis</i> <i>Lipomyces</i> <i>Zygozoma</i>
		<i>Metschnikowia</i> <i>ceae</i>	<i>Clavispora</i> <i>Metschnikowia</i>
		<i>Saccharomyceta</i> <i>ceae</i>	<i>Arxiozoma</i> <i>Citeromyces</i> <i>Cynicomyces</i> <i>Debaryomyces</i> <i>Dekkera</i> <i>Issatchenkia</i> <i>Kluyveromyces</i> <i>Lodderomyces</i> <i>Pachysolen</i> <i>Pichia</i> ( <i>Hasenula</i> ) <i>Saccharomyces</i> <i>Saturnispora</i> <i>Torulasporea</i> <i>Williopsis</i> <i>Zygosaccharomyces</i>
		<i>Saccharomycopsidaceae</i>	<i>Hanseniaspora</i> <i>Nadsonia</i> <i>Saccharomycodes</i> <i>Wickerhamia</i>
		<i>Saccharomycopsidaceae</i>	<i>Ambrosiozoma</i> <i>Saccharomycopsis</i>

1	2	3	4
<b>Euascmycetes</b>			<p>Oosporidium(qara maya göbələkləri)  Anamorf cinslər  <i>Aciculoconidium</i>  <i>Arxula</i>  <i>Blastobotrys</i>  <i>Botryozyma</i>  <i>Brettanomyces</i>  <i>Candida</i>  <i>Geotrichum</i>  <i>Kloeckera</i>  <i>Myxozyma</i>  <i>Schizoblastosporion</i>  <i>Sympodiomyces</i>  <i>Trigonopsis</i></p>

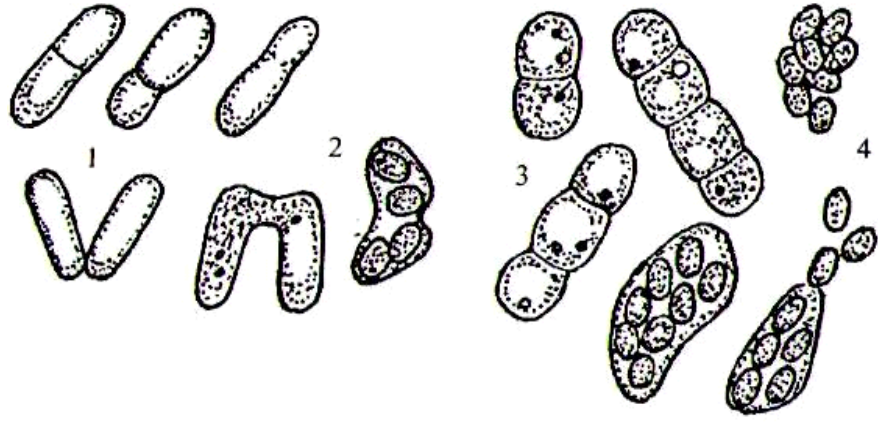
### **Sınıf Archiascomycetes**

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

### **Sıra *Schizosaccharomycetales***

#### **Cins *Schizosacchoromyces***

Hüceyrələri yumrudan silindrik formaya qədər dəyişir. Vegetativ çoxalma bölünmə yolu ilə gedir. Əsl hiqlər formalaşa bilir ki, bunlar da artrosporlara çevrilirlər. Asklar kopulyasiya olunan hüceyrələrdən formalaşır. Askosporları yumru və ya ovaldır. Müxtəlif növlərdə askda 4 – dən 8-ə qədər spor olur, bəzən ilkin mərhələlərdə asklardan ayrılırlar (şək. 11). Şəkərləri aktiv qıvcırdır. Qıvcırma prosesindən sənayədə xüsusən də isti iqlimli ölkələrdə istifadə edilir.



**Şəkil 11. *Schizosaccharomyces*: 1, 2 – *Schizosaccharomyces pombe*; 3, 4 - *Schizosaccharomyces actosporus*; 1 – vegetativ bölünən hüceyrələr; 2, 4 – sporlarla dolu asklar**

### **Sıralar *Taphrinales* və *Protomycetales***

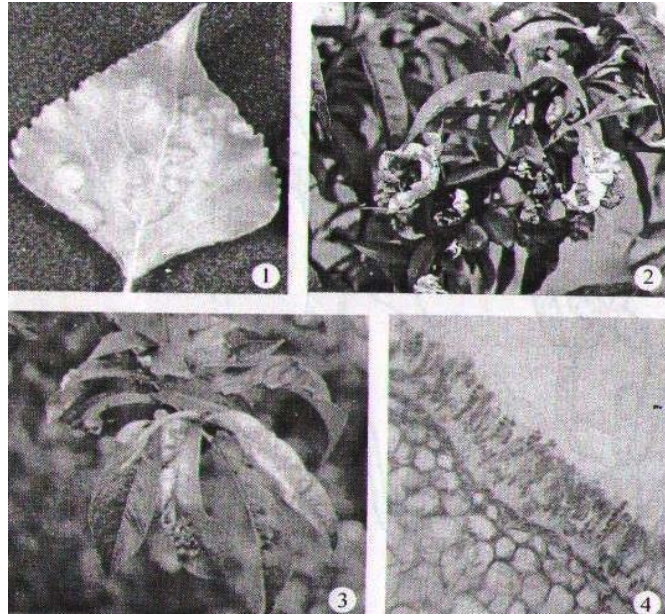
Dimorf göbələklər olub telemorf miseliumlu və anamorf maya göbələyi fazalarına malikdirlər. Miseliumlu fazada bitkilərin yüksək ixtisaslaşmış obliqat parazitləri hesab olunur. Maya göbələyi mərhələsi saprotrof olaraq qidalanır.

### **Cins *Taphrina***

Dikariotik arakəsməli miseliumu sahib bitkinin toxumalarında inkişaf edir. Yetkin hiqlərdə kardioqamiya baş verən iki nüvəli askogen hüceyrələr ayrılır və sonra hüceyrə uzanmağa başlayır. Bu vaxt diploid nüvə mitoz yolla bölünür, bir qız nüvə hüceyrənin əsasında qalır, digəri isə böyüyən uca tərəf gedir. İki nüvə arasında arakəsmə formalaşır və yuxarıdakı hüceyrədən 8 askospor əmələ gəlir. Askılar sahib bitkinin epidermisindən yuxarıda çəpər qatı formalaşdırırlar (şək.12). Onların olması yarpaqların səthinə xarakterik mum parlaqlığı verir. Askosporlar bilavasitə askda tumurcuqlaya bilirlər. Askosporlar və ya onların tumurcuqları askda əmələ gələn uzununa kəsikdən xaricə çıxı bilirlər. Səpələnən askosporlar tumurcuqlanma yolu ilə vegetativ çoxalma qabiliyyətinə malik olurlar. Yay və payız vaxtlarında bu cür tumurcuqlanan sporelər sahib bitkinin budaqları üzərində mayayabənzər koloniyaları formalaşdırırlar. Bu koloniyalar bitki qabığının deşiklərində ya da zoğ pulcuqları arasında qışlayırlar. Cavan yarpaqlarda sporelər cücərir, onları yoluxdurur və yarpaqların toxumalarında miseliumunu yenidən formalaşdırır. Növlərin çoxu

homotallik inkişaf edir, bəziləri isə heterotallikdir. Sonuncularda dikariotik miselium yalnız hüceyrələrin bitki toxumasına konyuqasiyasından sonra inkişaf edir.

*Taphrina* cinsinin bəzi növlərinin anamorf tumurcuqlanan mərhələsi təmiz kulturalarda alınmışdır. Belə anamorflar ayrıca *Lalaria* cinsində cəmləşdirilmişdir. Laboratoriya şəraitində böyümə zamanı *Lalaria* cinsli növlər karotinoidlərin olması hesabına çəhrayı və sarımtıl koloniyalar əmələ gətirirlər. Tumurcuqlanma holoblastikdir. Şəkərləri qıvcırtmır və hüceyrəxarici nişastayabənzər maddələr əmələ gətirir.



**Şəkil 12. *Taphrina*: 1 – 3 – müxtəlif növlərlə yoluxmuş bitkilər: 1 – *T. populina* ağcaqovaq yarpağında; 2 – şaftalı yarpaqlarının buruqluğunu əmələ gətirən *T. Deformans*; 3 – gavalıda *T. Deformans*; 4 – yarpağın səthi üzərində *T. deformans* asklarının çəpər qatı**

### **Cins *Protomyces***

Bu göbələklərin diploid miseliumlu parazit mərhələsi sahib bitkinin toxumalarında inkişaf edir. Miseliumda askogen hüceyrələr adlanan qalın divarlı sferik strukturlar formalaşır ki, bunlarda meyoza baş verir. Əmələ gələn haploid nüvələr çoxsaylı olaraq bölünür və asklar əmələ gətirir. Askların içərisində 50 – 200



qədər ellipsvari askosporlar olur. Askosporlar askogen hüceyrədəki kiçik dəlikdən xaric olurlar.

Askosporlar tumurcuqlama qabiliyyətinə malik olub, haploid maya göbələyi mərhələsini formalaşdırır. Əks tip cütləşməyə malik hüceyrələr qovuşaraq diploid hala düşür. Əmələ gələn ziqotdan bitkiləri yoluxdurmaq qabiliyyətinə malik diploid miselium inkişaf edir. Bərk qidalı mühitlərdə böyümə zamanı karotinoid piqmentlərin hesabına narıncı, sarımtıl, çəhrayı koloniyalar əmələ gəlir. Bu maya göbələkləri şəkərləri qıvcırtmır və onlardan bəziləri nişastaya bənzər birləşmələr əmələ gətirə bilir.

### **Sınıf *Hemiascomycetes***

Bunlar tumurcuqlanma ilə və ya hifal böyümə ilə vegetativ çoxalan göbələklərdir. Əmələ gələn hiflər sonradan fraqmentləşir. Hiflər həmişə arakəsməlidir və hiflərin arakəsməsi mikroməsəməli, sadə və ya bazidiomisetlərdə olduğu kimi doliporlu olur. Hüceyrə divarı qlükən və mannan qatına malikdir. Cinsi proses – qametangiyaların qovuşması, somatoqamiya və pedoqamiya yolu ilə baş verir. Bazidiomisetlərdən və digər askomisetlərdən fərqli olaraq hemiaskomisetlərdə dikariotik faza yoxdur və hüceyrələrin cinsi konyuqasiyasından sonra bilavasitə karioqamiya baş verir. Bu zaman diploid hüceyrələr əmələ gəlir. Diploid ziqot ya bilavasitə aska çevrilir, ya da tumurcuqlanma yolu ilə və ya hiflərin bölünməsi ilə vegetativ çoxalır. Sonuncu halda meyoza daha gec baş verir. Meyvə cisimcikləri əmələ gəlmir.

### **Sıra *Saccharomycetales***

*Hemiascomycetes* sinifi *Saccharomycetales* sırası ilə təmsil olunur. Bu sərəya, *Schizosaccharomyces*, *Taphrina* və *Protomyces* cinsindən olan göbələklər müstəsna olmaqla bütün askomisetli maya göbələkləri aid edilir. Saxaromisetlərin fəsilələrə ayrılması hələ çox şübhələr doğurur və istisna deyil ki, gələcəkdəki tədqiqatlar bu barədə fikri dəqiqləşdirəcək. Aşağıda göstərilən fəsilə və cinslər morfoloji və molekulyar – bioloji əlamətlərə əsaslanaraq bölünmüşdür. Bu zaman monofiletik cinslərin, məsələn, *Ambrosiozyma*, *Nadsonia*, *Dekkera*, *Lipomyces* və başqalarının

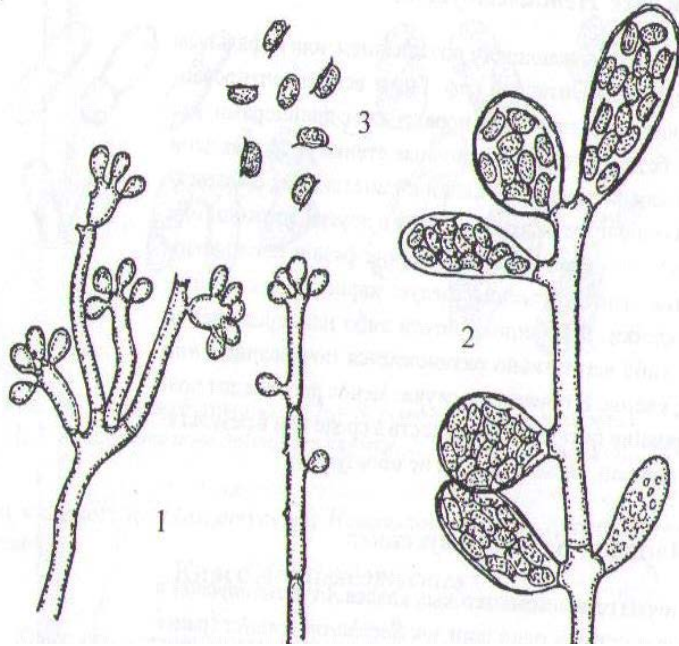
mövcudluğu aşkar olunmuşdur. Bunlardan başqa yalnız müəyyən morfoloji əlamətlər əsasında ayrılan bəzi cinslər də bu sıraya aid edilir. Molekulyar – bioloji tədqiqatlar nəticəsində bu cinslər çox saylı qruplara bölünmüşdür. Bu qrupların hər biri müxtəlif askomisetli maya göbələkləri ilə qohumluğa malikdir.

### **Fəsilə *Ascoideaceae***

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

### **Cins *Ascoidea***

Kənarlarında miselium inkişaf etmiş selikli və ya pastayabənzər koloniya əmələ gətirən dimorf göbələklərdir. Əsasən əsl arakəsməli blastokonidili hiqlər olub, bəzən tumurcuqlanan hüceyrələrə və psevdomiseliyuma malik olur. Askılar hiqlərdə lateral və ya terminal, ellipsoidal və ya dartılmış şəkildə olub, çoxlu sayda askosporlara malikdir ki, bunlar da askın təpəsindəki deşikdən xaric olurlar (şək. 13). Sporlar askdan xaric olandan sonra, köhnə askın yerində yeni ask əmələ gəlir. Askosporlar ovaldır, qarışıq halqalıdır. Şəkərləri qıvcırtmır. Ksilofaq həşəratların qazıb çıxartdıqları unun tərkibində və ağacların qabığında rast gəlinir.

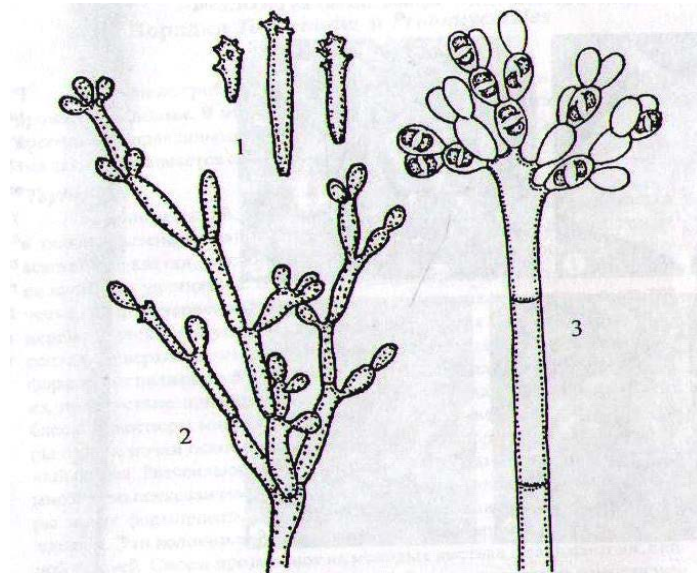


**Şəkil 13. *Ascoidea*: 1 – konidi dəstləri olan hiqlər; 2 – miselium üzərində asklar; 3 – askdan xaric olan askosporlar**

## Fəsilə *Cephaloascaceae*

### Cins *Cephaloascus*

Bunlar mayayabənzər göbələklər olub əsl arakəsməli miseliumdan təşkil olunmuşdur. Lakin, tumurcuqlanan hüceyrələr və psevdomiselium əmələ gələ bilər. Konidilər çıxıntılar üzərində qısa zəncir şəklində simpodial olaraq əmələ gəlir. Asklar düz, şaxələnməyən hiqlərin başında süpürgə formasında formalaşır (şək. 14). Asklar oval, nazik divarlıdır, təpə tərəfi deşiklə açılındır. Askosporlar askda dörd – dörd əmələ gəlir, papaqşəkillidir. Təbiətdə çürüyən oduncaqda rast gəlinir və ksilofaq həşaratlarla assosiasiya olunur.

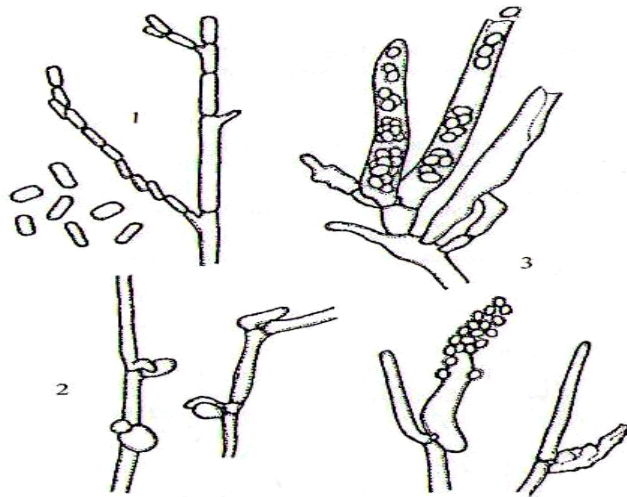


**Şəkil 14. *Cephaloascus*: 1 – konidiləri saxlayan dişikli hüceyrələr; 2 – psevdomiselium; 3 – üzərində asklar olan miselium**

## Fəsilə *Dipodascaceae*

### Cins *Dipodascus*

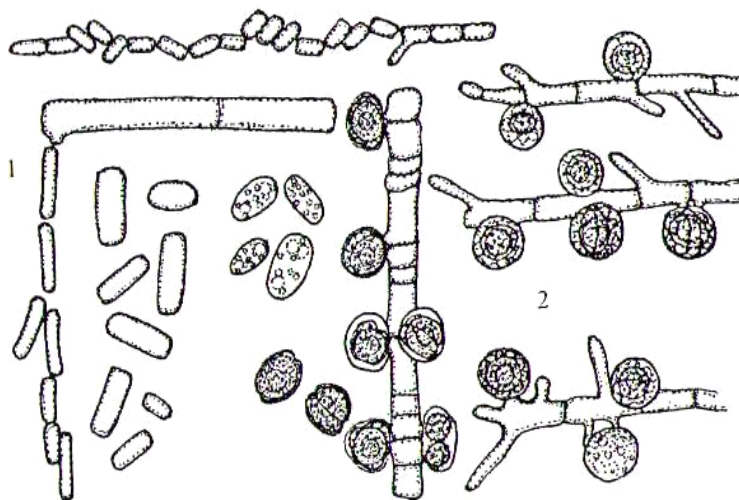
Mayayabənzər göbələklər olub çoxlu miselium əmələ gətirir və bunlar da silindrik artrokonidilərə parçalanır. Askları iynəşəkilli, silindrik və ya ellipsoidaldir və lateral olaraq hiqlərdə yerləşən qametangiyaların birləşməsindən sonra əmələ gəlir (şək. 15). Askların ucunda dəliklər açılır. Askosporları ellipsoidal və hamar səthə malik olub, selikli qışa ilə əhatəlidir. Adətən qıvcırma törətmirlər. Anamorf mərhələləri *Geotrichum* cinsində təsnifləşmiş olur.



**Şəkil 15. *Dipodascus* : 1 – artrokonidilərə parçalanmış miselium; 2 – qametangiyaların qovuşması; 3 – askdan askosporların azad olması**

### **Cins *Galactomyces***

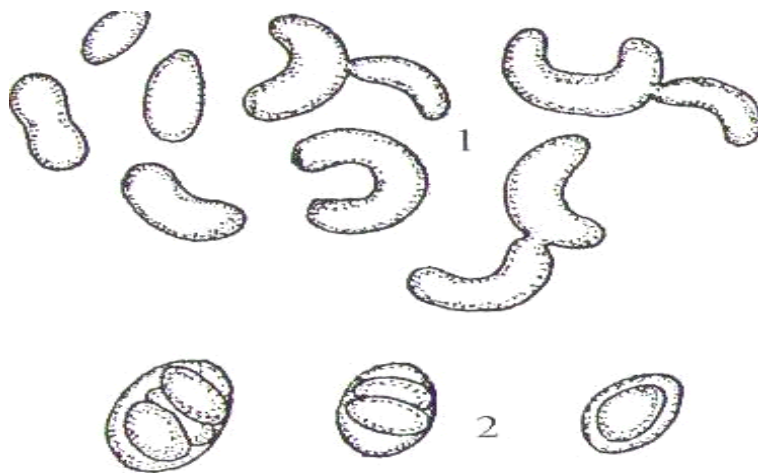
Artrosporlara parçalanmış əsl miseliuma malikdir. Bunlarda tumurcuqlanma yoxdur. Cinsi proses – arakəsməli miseliumda lateral əmələ gələn qametangiyaların kopulyasiyası yolu ilə gedir. Arakəsmənin əks tərəfində yerləşən iki qametangiyanın kopulyasiyası yerində (sahəsində) ask əmələ gəlir (şək. 16). Asklar sferikdir, 1 və ya 2 askospora malikdir, bunlar da askın divarının parçalanmasından sonra xaric olurlar. Askosporlar yumru, qəhvəyi, qalındivərli, ekzosporiumla örtülüdür. Qıvcırma törətmir və ya zəif törədir. Anamorf mərhələ *Geotrichum* cinsində təsnifləşdirilir.



**Şəkil 16. *Galactomyces*: 1 – artrokonidilərə parçalanmış miselium; 2 – üzərində asklar olan miselium**

### **Cins *Sporopachydermia***

Hüceyrələri oval və ya uzanmış, bəzən də əyilmiş formada olur (şək. 17). Vegetativ çoxalması əsl tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Miselium və ya psevdomiselium əmələ gətirmir. Bərk qidalı mühitlərdə böyüyən kulturalar kəskin xoşagəlməz qoxuya malikdir.



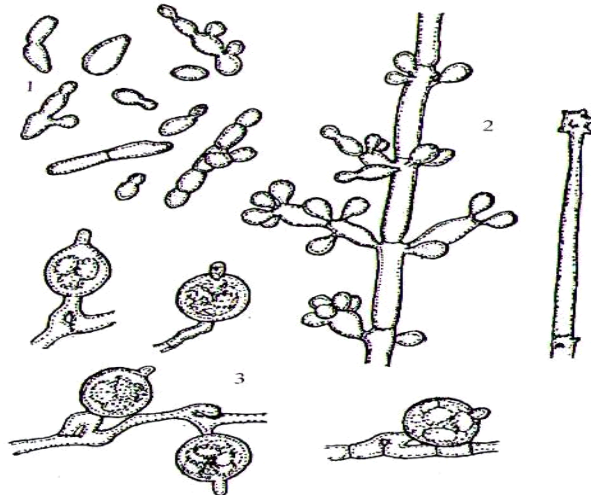
**Şəkil 17. *Sporopachydermia*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – sporlu asklar**

Askaların formalaşması hüceyrələrin konyuqasiyasından əvvəl baş verir. Ştamların çoxunda sporəmələgəlmə konyuqasiyasız gedir. Askalar yumru və ya ovaldır, 1 – 4 sayda askosporlara malikdir. Askosporlar sferikdir, ellipsoidal və ya çubuqşəkilli olub adətən kip, refraktik örtüklə örtülüdür. Askosporlar xaric olandan sonra birlikdə bitişik vəziyyətdə qalırlar. Qıvcırtma qabiliyyəti zəif və ya yox dərəcəsindədir.

### **Cins *Stephanoascus***

Mayayabənzər göbələklərdən olub, ayrı – ayrı hüceyrələrinin çoxtərəfli tumurcuqlanması ilə (anamorfları *Candida* cinsi kimi təsnifləşir) və ya konidilərin qısa zəncirlərinin formalaşması ilə çoxalırlar. Sonuncu halda konidilər hiflər üzərində salxım şəklində toplanmış olur. Bunların anamorf cinsi *Blastobotrys* kimi təsnif olunur. Cinsi proses – qametangiyaların kapulyasiyası ilə baş verir. Kapulyasiya hiflər üzərində interkalyar hüceyrələrdə və ya qonşu hiflərin lateral çıxıntılarında əmələ gəlir. Askalar qalın hüceyrə divarına malik olub, yumrudur, 2 – 4 askospora

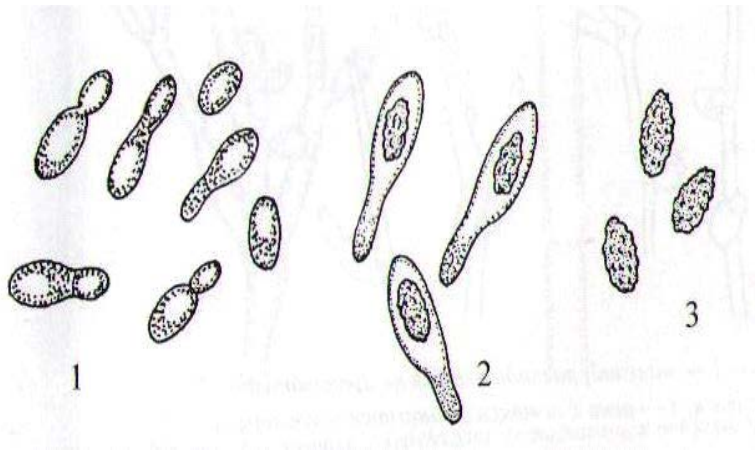
malikdir (şək. 18). Askın yuxarı hissəsində steril hüceyrələr yerləşir. Askosporlar formaca yanlardan basıq papaqşəkilli və ya slemşəkillidir. Şəkərləri qıvcırda bilirlər.



**Şəkil 18. *Stephanoascus*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – blastokonidili miselilum; 3 – miseliumda asklar**

### **Cins *Wickerhamiella***

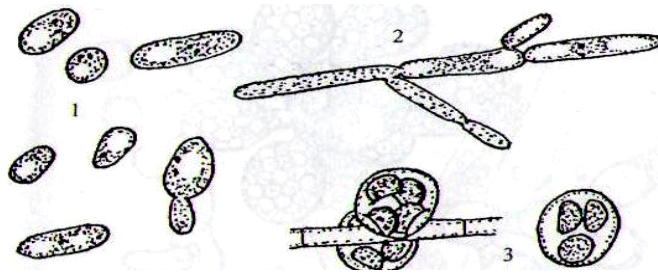
Hüceyrələri xırda, yumru və ya elipsoidal olub, vegetativ çoxalması dar və ya geniş səthdə tumurcuqlanma yolu ilə baş verir. Miselium və ya psevdomiselium əmələ gətirmir. Homotallikdir. Askılar iki asılı olmayan hüceyrələrin konyuqasiyası nəticəsində əmələ gəlir. Askıda oval, kələ - kötür səthli bir askospor olur (şək. 19). Askosporlar askın yuxarı hissəsində əmələ gələn deşikdən xaric olur və bundan sonra askılar büzülür. Şəkərləri qıvcırtmır.



**Şəkil 19. *Wickerhamiella*: 1 – vegetativ hüceyrələr; 2 – bir sporlu asklar; 3 – askosporlar.**

### Cins *Yarrowia*

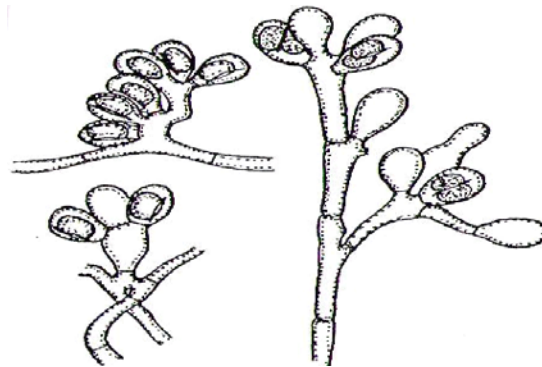
Hüceyrələri yumru, ellipsoidal və ya uzanmış formadadır. Qeyri – cinsi yolla çoxalması dar səthdə çox tərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Pseudomiselium və əsl miselium əmələ gətirir. Bunlar da bəzən artrosporlara parçalanır. Askar konyuqativ deyil, hiflərin diploid hüceyrələrindən əmələ gəlir (şək. 20). Askın qılafi tez həll olur. Askda 1 – 4 sayda askospor olur. Onlar morfolojiyasına görə şarşəkilli, yarımşferik və ya papaqşəkilli olur. Şəkəlləri qıvcırtmır. Cins bir *Y.lipolytica* növü ilə təmsil olunur. Bu növ lipolitik və proteolitik enzimlərin produsenti kimi tanınır.



**Şəkil 20. *Yarrowia lipolytica*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – pseudomiselium; 3– askosporlarla dolu asklar**

### Cins *Zygoascus*

Hüceyrələri yumru, yumurtaşəkilli, silindirikdir, tumurcuqlanma çoxtərəflidir, dar səthdə baş verir. Pseudomiselium və blastosporlu əsl miselium əmələ gətirir. Askar hif hüceyrələrinin qovuşmasından əmələ gəlir. Askar yumurtavari sferik, uzunömürlü olub, 1 – 4 sayda papaqşəkilli askosporlara malikdir. Şəkəlləri qıvcırtmır (şək. 21).

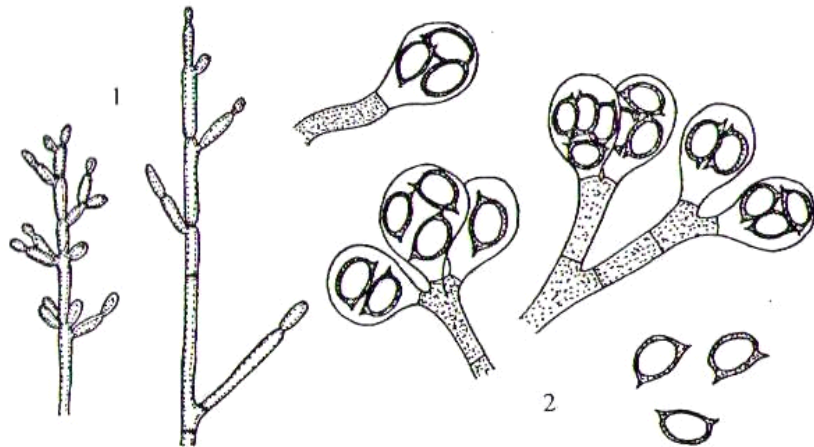


**Şəkil 21. *Zygoascus*: sporlu asklar**

## Fəsilə *Endomycetaceae*

### Cins *Endomyces*

Bunlarda əsl miselium yaxşı inkişaf edir və asanlıqla artrosporlara parçalanır. Miseliumda həmçinin qısa zəncirlər şəklində konidilər formalaşa bilər. Bəzən xlamidosporlar əmələ gəlir. Tumurcuqlanan hüceyrələr yoxdur. Cinsi proses hiflərin qametangial uclarının kopulyasiyası hesabına baş verir. Askılar yumru, oval və ya sancaqvari olub nazik divarlıdır və 2 – 12 askospora malikdir. Yuxarı ucunda dəlik vardır. Askosporlar ellipsoidal, bir tərəfdən yastılaşmış və ya slemşəkillidir. Digər göbələklərdə parazitlik edir. Asporogen formaları *Geotrichum* cinsinə aid edilir. *Endomyces* cinsinə çox yaxın olan *Helicogonium*, *Myriogonium*, *Phialoascus*, *Trichomonascus* – kimi mikoparazitar nadir göbələk cinsləri də mövcuddur (şək. 22).



**Şəkil 22. *Endomyces*: 1 – psevdomiselium və miselium; 2 – sporlu askosporlar**

## Fəsilə *Eremotheciaceae*

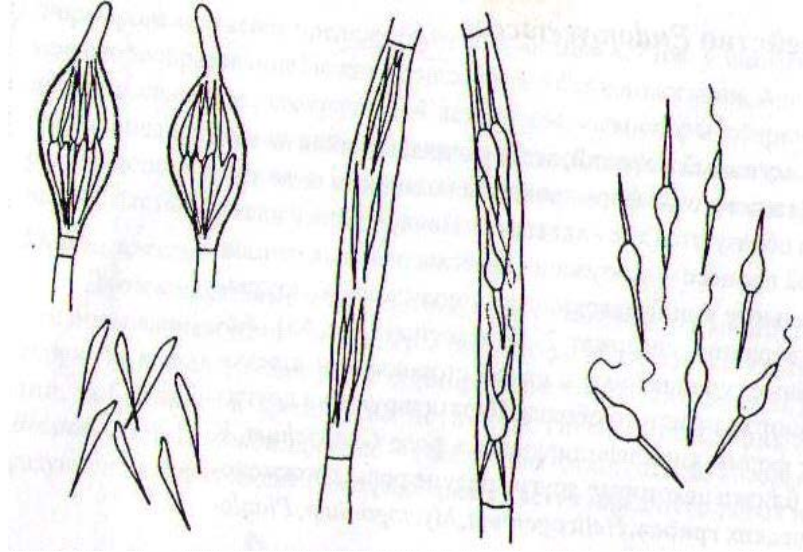
### Cins *Eremothecium*

*Eremothecium* maya göbələyi hüceyrələri iri, oval və ya silindirik olub çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə çoxalırlar. Bəzi növlərin tumurcuqlanan hüceyrələri yoxdur. Nadir hallarda arakəsməli əsl miselium və ya blastokonidili miselium əmələ gətirir. Askılar uzunsov vegetativ hüceyrələrdən əmələ gəlir. Bəzi hallarda miseliumun hüceyrələri konyuqasiyaya uğramadan askılar əmələ gətirir, yetişdikdən



sonra parçalanır və sporlar xaric olur. Askda 8 – 32 sayda askosporlar ola bilir. Formaca iyşəkili, iynəşəkili, qamçışəkili çıxıntılı olur. Bəzi növlər eninə arakəsmələrə malik olub, mərkəz hissəsi şişmiş vəziyyətdə olur (şək. 23).

Əsasən bitkilərdə parazitlik edirlər. *Eremothecium* cinsinin ilk növləri *Ashbya*, *Holleya*, *Nematospora* cinslərinə daxil edilmişdi. r – RNT – nin nukleotid ardıcılığının oxşarlığına görə bu cinslər *Eremothecium* cinsinə birləşdirilmişdir (şək.23).



**Şəkil 23. *Eremothecium*: müxtəlif növlərdə xaric olan askosporlar və asklar**

### **Cins *Coccidiascus***

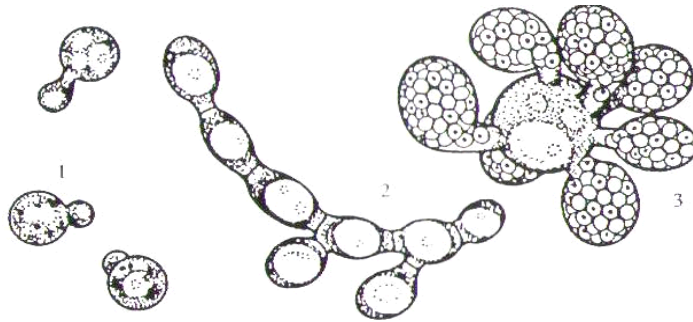
Droziyofillərin bağırsağının epitel hüceyrələrində yaşayan hüceyrədaxili parazit göbələklərdir. Hüceyrələri sferik və ya ovaldır, tumurcuqlanma ilə çoxalır. Miselium və ya psevdomiselium əmələ gətirmirlər. Vegetativ hüceyrələri uzanmış bananşəkili qalın divarlı içərisində 8 spor olan asklara çevrilirlər. Askosporlar iyşəkili, yanlardan bir qədər sıxılmış şəkildə olurlar və qidalı mühütlərdə bitmirlər.

### **Fəsilə *Lipomycetaceae***

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

## Cins *Babjevia*

Kulturalar yavaş böyüyəndir və böyümənin vizual əlamətləri bərk qidalı mühitlərdə otaq temperaturunda yalnız 5 – 7 gündən sonra nəzərə çarpır. Təzə ayrılmış kulturalarda cavan hüceyrələr müxtəlif qəribə çıxıntılara malikdir. Dövri əkilmə zamanı hüceyrələrin morfoloqiyası tez dəyişir. 10 günlük kulturalarda hüceyrələr yumru və ya ovaldır, tumurcuqlanma hərtərəflidir, geniş əsaslıdır. Hüceyrələrin çoxu primitiv psevdomiselium zəncirlərində birləşmiş olur. Köhnə kulturalarda çoxlu sayda tumurcuqlara malik olan (15 – 20) iri hüceyrələrə rast gəlinir. Kapsula əmələ gətirmirlər. Asklar torbaşəkilli olub bir hüceyrədə 2 və daha çox sayda əmələ gələ bilər. Askda sporların sayı 4 – dən 30 – a qədər və daha çox sayda ola bilər. Sporlar yumru, qeyri – hamar, büküslü səthə malikdir. Bu cinsə bir növ – *B. anomala* daxildir (şək. 24). Əvvəllər növ *Lipomyces anomalus* kimi təsvir edilmişdir. Sərbəst cins kimi rRNT – nin nukleotid ardıcılıqlarının fərqi əsasında ayrılmışdır.

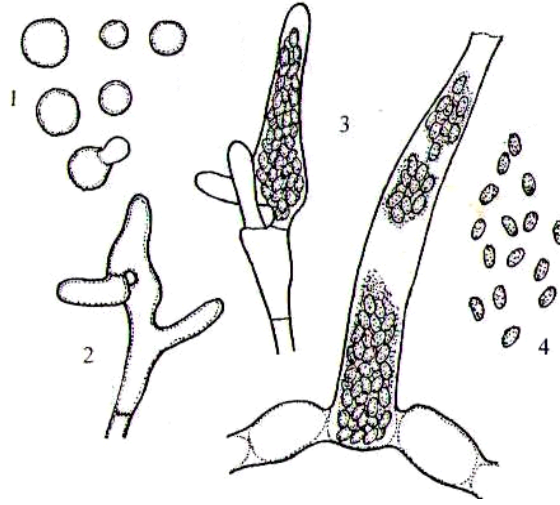


**Şəkil 24. *Babjevia anomala* (*Lipomyces anomalus*): 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – primitiv psevdomiselium; 3 – askosporlu asklar**

## Cins *Dipodascopsis*

Dimorf göbələklər olub, yaxşı inkişaf etmiş miselium əmələ gətirir, artrokonidlərə parçalanmır. Tumurcuqlanan hüceyrələr çox olmayıb, çox vaxt asklarda olan askospordan əmələ gəlir. Askdan çıxan sporlar qalın divarlı olur və cücərərək hiflər əmələ gətirir. Hiflər çoxqatlı hüceyrə divarına malik olub çoxlu miqdarda seliklə örtülüdür. Asklar hiflərdə lateral olaraq qametangilərin qovuşmasından sonar əmələ gəlirlər. Asklar iynəşəkilli və ya silindrik olub, təpə

hissədə olan dəlikdən açılırlar. Askın icində 32 – 128 askospor əmələ gəlir. Askosporlar ellipsoidal şəkildə və ya paxla şəkilli olub hamar səthli, selikli örtüklə örtülmüşlər (şək. 25).



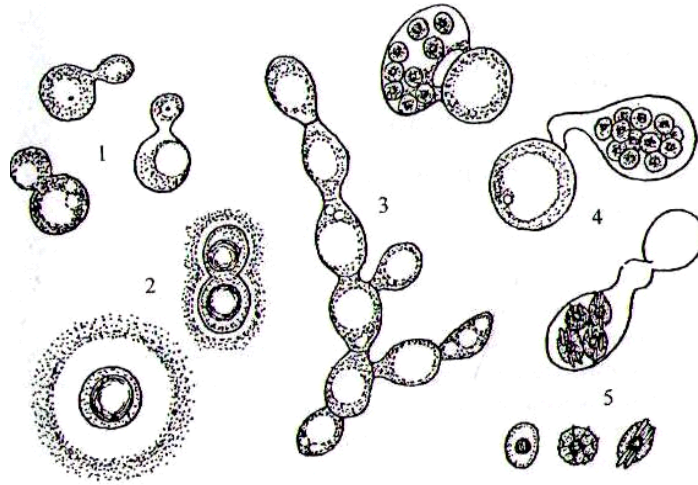
**Şəkil 25. *Dipodascopsis*: 1 – birhüceyrəli mərhələ; 2 – qametangilərin qovuşması; 3 – sporlu asklar; 4- sərbəst askosporlar**

### **Cins *Lipomyces***

Hüceyrələri iri (8 – 10 mkm ) və yumrudur. Yaşlı kulturalarda hüceyrələr demək olar ki, tamamilə böyük yağ damcısı ilə dolu olur. Adətən yaxşı görünən kapsulalara malikdirlər. Çoxalma hərtərəfli tumurcuqlanma yolu ilədir. Çox vaxt ana hüceyrə eyni zamanda bir neçə tumurcuq əmələ gətirir. Primitiv psevdomiselium formalaşdırma bilər. Hüceyrələr arasında septalar var. Bərk qidalı mühitlərdə selikli böyüyürlər. Asklar torbaşəkillidir və müxtəlif üsullarla əmələ gəlirlər (şək. 26). Bunlar iki tumurcuq hüceyrəsinin öz aralarında və ya cücartı əmələ gətirən sərbəst hüceyrə ilə kopulyasiyası nəticəsində əmələ gəlirlər. *L.tetrasporus* növündə həmişə askda 4 spor olur. Onlar oval olub işıq mikroskopunda yaxşı görünən köndələn struktura malikdirlər.

Digər növlərdə askda sporların miqdarı sabit olmayıb 30 – a qədər ola bilər. Sporlar formasına görə yumrudur, bir qədər ovaldır, hamar və ya bükümlü səthə malikdir. Bütün növlər qızcırma törətmirlər və adi qidalı mühitlərdə yaxşı bitirlər. Bunlar yalnız torpaqdan ayrılır və praktiki olaraq digər yaşama yerlərində rast gəlinməzlər və torpağın avtohton sakinlərindən hesab olunurlar. Onların həyat sikli

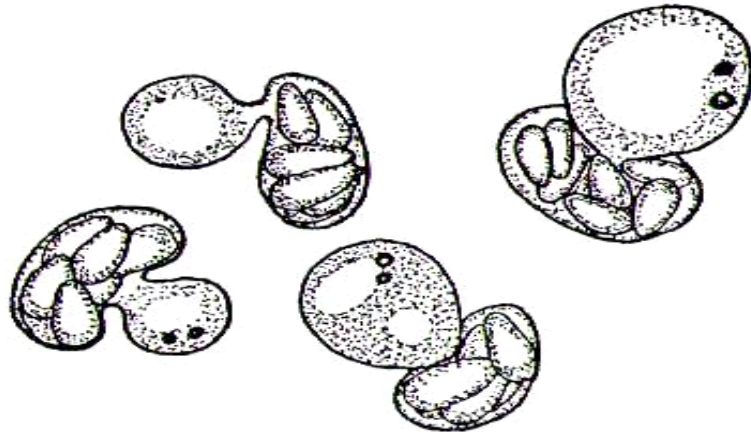
yalnız torpaqda keçir. Müxtəlif növlər məhdud areallara malik olub yalnız müəyyən tip torpaqlarda yayılırlar.



**Şəkil 26. *Lipomyces*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – kapsulalı hüceyrələr; 3 –primitiv psevdomiseliyum; 4 – torbaşəkilli asklar; 5 – müxtəlif növ askosporlar**

### **Cins *Zygozoma***

Hüceyrələri yumru və ya ovaldır, kapsula əmələ gətirirlər, koloniyaları seliklidir. Vegetativ çoxalma hərtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Lakin, bəzən plazmodesmalı septlərin əmələ gəlməsi aşkar olunur. Psevdomiseliyum və ya əsl miseliyum əmələ gətirmirlər. Askıları torbaşəkillidir, hüceyrələrin xüsusi çıxıntılarında və ya bilavasitə hüceyrələrdən formalaşırlar (şək. 27). Askosporlar allantoidlidir, hamardır, kəhraba rənglidir. Askılar tez parçalanır, xaric olmuş spora aqlyutinasiyaya uğrayaraq salxımlar (dəstlər) əmələ gətirirlər. Şəkərləri qıvcırtmırlar.

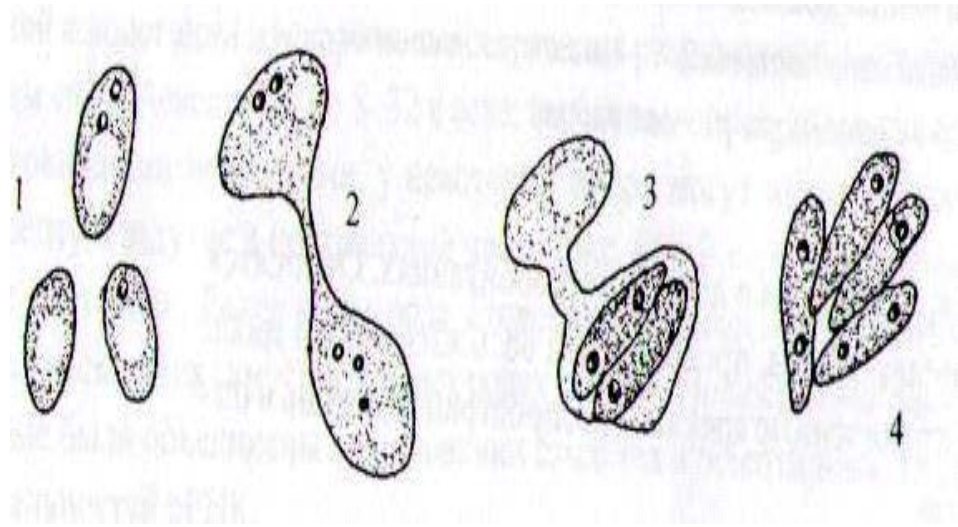


**Şəkil 27. *Zygozoma*: Sporlarla dolu torbaşəkilli asklar**

## Fəsilə *Metschnikowiaceae*

### Cins *Clavispora*

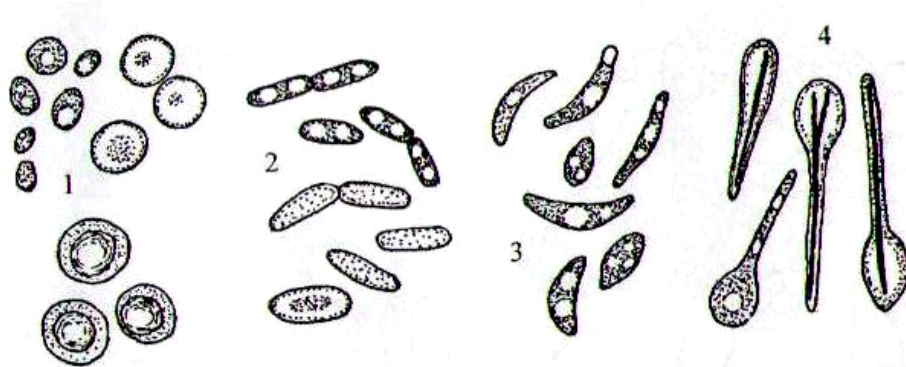
Qeyri – cinsi çoxalması tumurcuqlanma yolu ilədir. Hüceyrələri yumurtaşəkilli, ellipsoidal və ya uzunsovdur. Bunlarda psevdomiseliyum formalaşma bildiyi halda, əsl miseliyum yoxdur. Sporogenez prosesi haploid hüceyrələrin konyuqasiyasından əvvəl baş verir. Askosporlar sancaqşəkillidir, adətən lipid damcılı olur, askda 1 – 2 bəzən 3 və ya 4 ədəd olur (şək. 28). Elektron mikroskopunda çəkilmiş sporların səthi ziyilli görünür. Sporlar askdan asanlıqla xaric olur. Qıvcırma törədə bilirlər.



**Şəkil 28. *Clavispora*: 1 – hüceyrələr; 2 – hüceyrələrin konyuqasiyası; 3 – askosporluask; 4 – askdan xaric olunuş askosporlar**

### Cins *Metschnikowia*

Hüceyrələr yumru, oval, ellipsşəkilli, silindrik, oraqvaridir. Kulturalarda çox vaxt iri xlamidospora bənzər hüceyrələr formalaşır. Asklar sancaqvari və ya pazşəkilli olub xlamidosporlardan əmələ gəlirlər. Askosporlar iynəşəkillidir, bir və ya iki iti ucla bitirlər. Askda 1 – 2 ədəd spor olur (şək. 29). *M. pulcherrima* növü pulxerrimin adlanan qırmızı piqment əmələ gətirir, bu da asanlıqla mühitə diffuziya olunur. Növlərin bir hissəsi suda yayılmışdır ki, burada onlar su onurğasızlarında parazitlik edirlər. Digər növlər fillosferin, çiçək nektarının tipik nümayəndələridir. Tozlanmada iştirak edən həşəratlar bu göbələklərin yayılmasında iştirak edirlər.



**Şəkil 29. Metschnikowia: 1 – müxtəlif formalı hüceyrələr; 1 - *M. Pulcherrima*; 2 – *M.reukaufii*; 3 – *M.lunata*; 4 – iynəşəkilli askosporlar olan asklar**

### **Fəsilə *Saccharomycetaceae***

Bu tipik maya göbələklərini özündə əks etdirən *Saccharomycetales* sırasının əsas fəsiləsidir. Bu fəsilənin əksər növləri aktiv spirtli qıçırma törədə bilirlər. Kulturada adətən tək hüceyrələr üstünlük təşkil edir. Bunlar əsl hərtərəfli tumurcuqlanma ilə çoxalırlar. Əksəriyyəti miselium əmələ gətirmək qabiliyyətinə malik deyil. Təbiətdə bu maya göbələklərinə adətən, tərkibində yüksək miqdarda sadə şəkərlər olan substratlarda rast gəlinir.

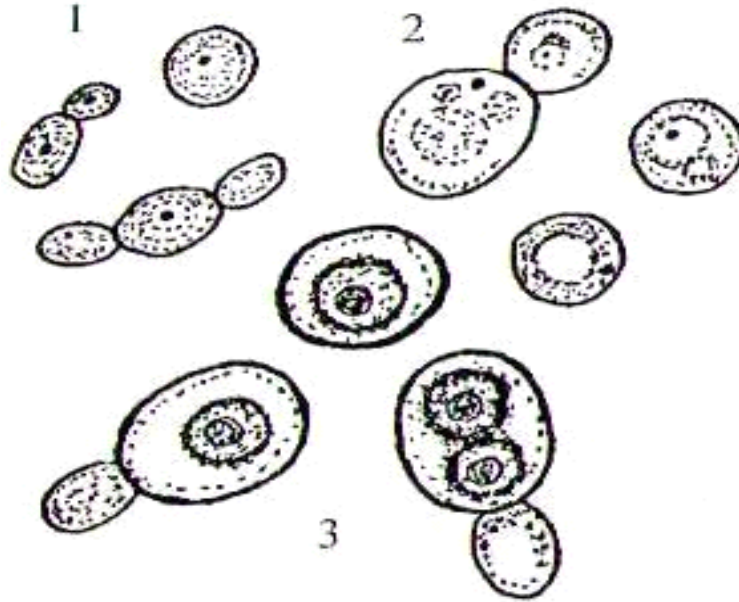
#### **Cins *Arxiozyma***

Hüceyrələri yumru, oval və ya bir qədər uzunsov olub, vegetativ çoxalması hərtərəfli tumurcuqlanma ilə baş verir. Miselium əmələ gətirmirlər. Hüceyrələr konyuqasiyasız 1 və ya 2 sferik askosporlara malik asklara transformasiya olunurlar. Askosporların səthi hüceyrə divarının xarici qatından əmələ gələn ziyillərə (çıxıntılara) malikdir. Aktiv qıçırma törədirlər. Bu cinsin bir növü – *A.telluris* məlumdur. Torpaqda, otyeyən heyvanların bağırsağ traktında və ifrazatında aşkar olunur.

#### **Cins *Citeromyces***

Hüceyrələri sferik və ya ellipsoidal formalarda olur. Vegetativ çoxalması çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Miselium və ya psevdomiselium əmələ gətirmir və heterotallikdir. Təbii substratlardan həm diploid, həm də haploid şamlar ayrıla bilər. Birincilərdə vegetativ hüceyrələr bir və ya iki ədəd ziyilli askosporlara malik qalındivərli aska çevrilirlər. Haploid şamlarda isə spor əmələ gəlmə əks tipli

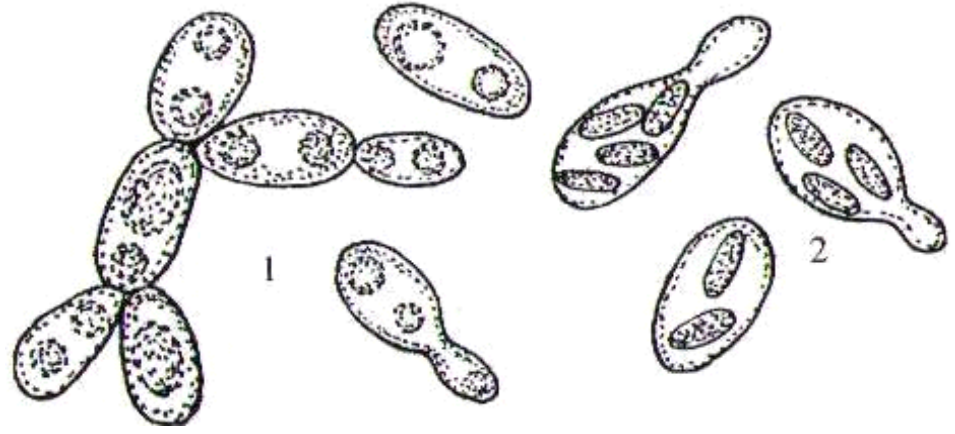
hüceyrələrin konyuqasiyasından əvvəl baş verir. Konyuqasiyadan əvvəl hüceyrələrin aqlütinasiyası baş verir. Haploid kulturalar bir cinsli diploidlərə çevrilir. Şəkərləri aktiv qıvcırdırlar. Şəkərin miqdarı çox olan substratlarda daha çox rast gəlinir. Cinsin yalnız bir növü məlumdur – *C. matritensis* (şək. 30).



**Şəkil 30. *Citeromyces*: 1 və 2 – haploid və diploid tumurcuqlanan hüceyrələr; 3 – askosporlu asklar**

### **Cins *Cyniclomyces***

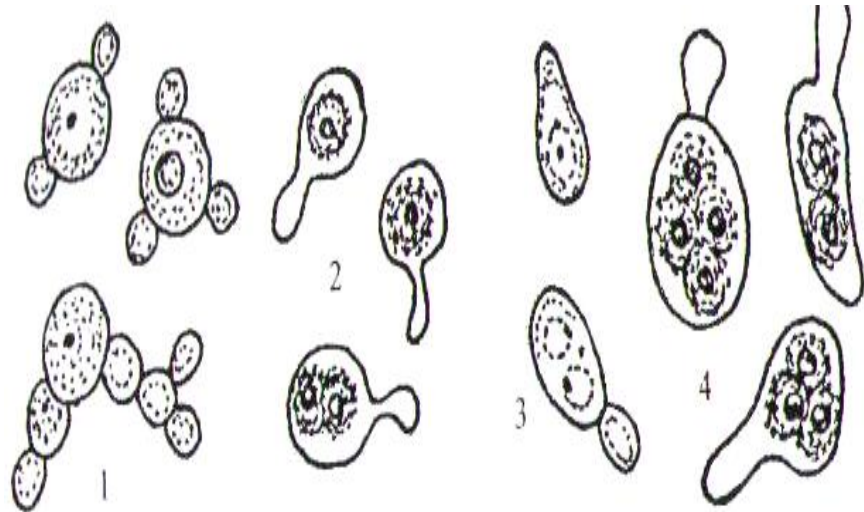
Hüceyrələri iri (20 mkm – ə qədər), oval və silindrikdir. Tumurcuqlanma geniş əsasda gedir və polyardır. Pseudomiseliyum əmələ gətirir (şək. 31). Vegetativ hüceyrələr konyuqasiyadan əvvəl 1 – 4 ədəd iri uzunsov – oval askosporlu asklara çevrilirlər. Askosporlar bilavasitə vegetativ hüceyrələrə çevrilir ki, bu zaman xarici qatdan (ekzosporiumdan) azad olurlar və əvvəlcədən öz aralarında konyuqasya edirlər. Şəkərləri zəif qıvcırdırlar. Yalnız 30 – 40<sup>0</sup>C temperatur intervalında böyüyürlər. Yüksək şəkər tərkibli, amin turşuları, B qrupu vitaminləri və CO<sub>2</sub> olan qidalı mühitdə yaxşı böyüyürlər. Otaq temperaturunda kulturalar tez məhv olur. Dovşanların bağırsağ traktında yaşayırlar. Cinsin yalnız bir növü *C. guttulatus* məlumdur.



**Şəkil 31. *Cyniclomyces*: 1 – vegetativ hüceyrələr; 2 – askosporlu asklar**

### **Cins *Debaryomyces***

Hüceyrələri yumru və ovaldır. Vegetativ çoxalması hərtərəfli – tumurcuqlanma ilə gedir. Miselium adətən olmur, bəzən primitiv psevdomiselium əmələ gətirir. Asklar hüceyrə və onun tumurcuğu (pedoqamıya) arasında gedən konyuqasiya nəticəsində əmələ gəlir (şək. 32). Tumurcuq 1 – 4 ədəd yumru və ya oval şəkilli askosporlara malik aska çevrilir. Bəzi növlərdə sporelar ekvatorial həlqəyə malikdir.



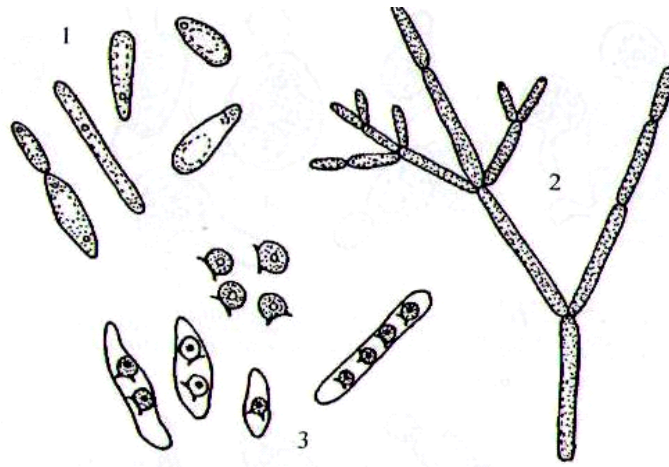
**Şəkil 32. *Debaryomyces*: 1 və 2 - *D. hansenii*; 3 və 4 – *D. vanrijae*; 1 və 3 – tumurcuqlanmış hüceyrələr; 2 və 4 – pedoqam kopulyasiyadan sonra əmələ gələn askosporlu asklar**



Ekvatorial həlqəyə malik olan sporları olan növlər, əvəllər sərbəst olan *Schwanniomyces* cinsinə aid edilmişdi. Askosporlar adətən uzun müddət askdan xaric olmur. Şəkərləri qıvcırtmır və ya zəif qıvcırdırlar.

### **Cins *Dekkera***

Tumurcuqlanan hüceyrələri yumru, oval, uzunsov, çox vaxt bir qütbdən sivriləmiş olur. Tumurcuqlanma çoxtərəflidir, dar əsasda baş verir. Pseudomiselium, bəzən isə şaxələnmiş arakəsməsiz miselium əmələ gətirirlər. Asklar bilavasitə vegetativ hüceyrələrdən konyuqasiya getmədən əmələ gəlir. Askda 1 – 4 ədəd askospor əmələ gəlir (şək. 33). Askosporlar şlyapaşəkillidir və askdan xaric olandan sonra bir – birinə yapışırlar. Qlükoza olan mühitdə böyümə zamanı kulturaya xarakterik qoxu verən sirkə turşusu əmələ gətirir. Qidalı mühitlərdə zəif böyüyürlər və çoxlu miqdarda sirkə turşusunun toplanması nəticəsində tez məhv olurlar. Şəkərləri qıvcırdırlar və aerasiya zamanı qıvcırma azalmır. Kultura çox vaxt qıvcırma məhsullarında aşkar olunur. Asporogen formaları *Brettanomyces* cinsində təsnifləşdirilir.

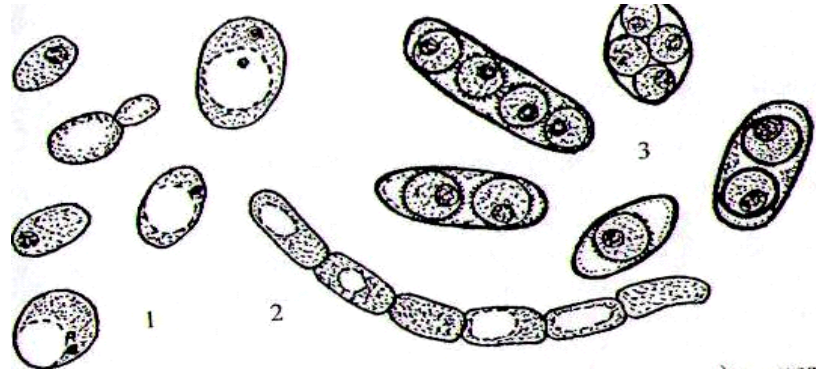


**Şəkil 33. *Dekkera*: 1 – hüceyrələr; 2 – psevdomiseliyüm; 3 – askosporlu asklar**

### **Cins *Issatchenkia***

Hüceyrələri yumru, oval və uzunsovdur. Dar əsasda çoxtərəfli tumurcuqlanma gedir. Asklar diploid hüceyrələrdən (aziqotik) və ya bilavasitə haploid hüceyrələrin konyuqasiyasından sonra formalaşır. Askda 1 – 4 ədəd yumru sporlar əmələ gəlir və

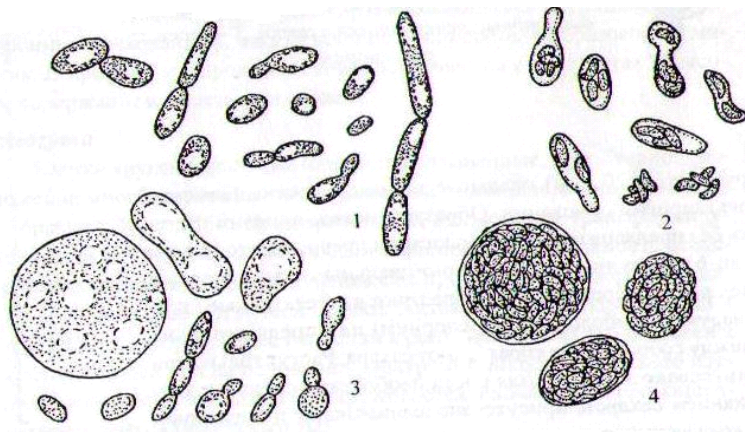
bunlar ziyilli səthə malik qalın hüceyrə divarına malik olurlar. Qlükozanı qıvcırdırlar və maye qidalı mühitlərdə böyümə zamanı yaxşı görünən təbəqə (plyonka) əmələ gətirirlər (şək.34).



**Şəkil 34. *Issatchenkia*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – psevdomiseliyum; 3 – sporlu asklar**

### Cins *Kluyveromyces*

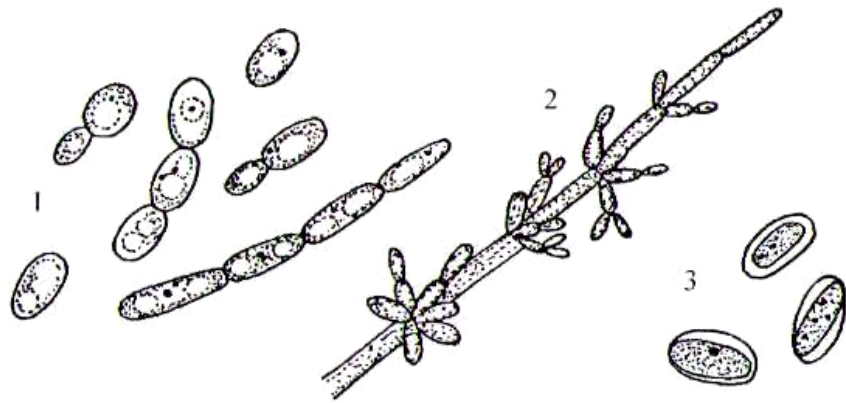
Hüceyrələri yumurtavari, ellipsoidal, silindrik və uzunsovdur. Vegetativ çoxalması dar əsasda çox tərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Psevdomiseliyum formalaşa bilər, lakin əsl miseliyum əmələ gətirmirlər. Askalar bilavasitə vegetativ hüceyrələrdən ya da onların konyuqasiyasından sonra formalaşır. Askosporlar hamar, paxlavari, tumurcuqşəkilli, çubuqşəkilli, ellipsoidal və ya sferikdir. Adətən askda 1 – 4 ədəd, bəzi növlərdə isə 70 - ə qədər spor olur (şək. 35). Askalar tez partlayır, xaric olmuş askosporlar adətən bir – birinə yapışırlar. Şəkərləri qıvcırdırlar.



**Şəkil 35. *Kluyveromyces*: 1, 2 – *K.marxianus*; 1 – hüceyrələr; 2 – dörd sporlu asklar; 3, 4 – *K.polysporus*; 3 – hüceyrələr; 4 – polisporlu asklar**

### Cins *Lodderomyces*

Hüceyrələri yumru, yumurtaşəkilli və ya uzunsovdur. Vegetativ çoxalması dar əsasda çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Əsl miselium yoxdur, lakin psevdomiselium formalaşa bilər. Homotallikdir. Asklar konyuqativ deyil, bilavasitə vegetativ hüceyrələrdən əmələ gəlir (şək. 36). Askda bir, nadir halda iki ellipsoidal və ya silindrik, bəzən birqədər əyilmiş askosporlar var ki, bunlar da uzun müddət askdan xaric olmur. Şəkərləri zəif qıvcırdırlar.

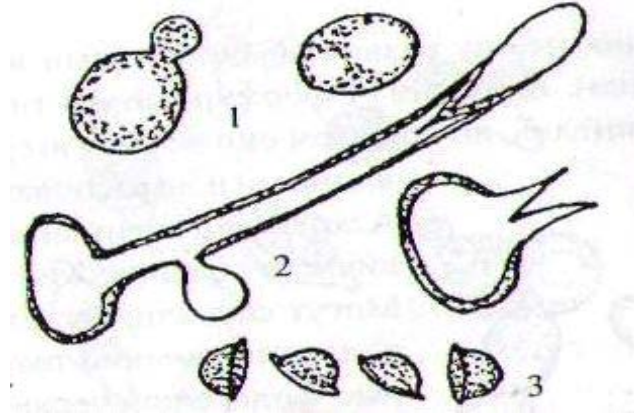


**Şəkil 36. *Lodderomyces elongisporus*: 1 – vegetativ hüceyrələr; 2 – psevdomiselium; 3 – bir askosporlu asklar**

### Cins *Pachysolen*

Hüceyrələri oval, yumru, bəzən apikulyantlıdır. Tumurcuqlanma dar əsasda çoxtərəflidir. Psevdomiselium rudimentaldır və ya yoxdur və əsl miselium əmələ gətirmirlər. Asklar çox xarakterik formaya malikdirlər. Bu formaya görə cinsin nümayəndələrini asanlıqla ayırd etmək olur. Spor əmələ gəlmə zamanı hüceyrə uzun borulu, çıxıntı əmələ gətirir ki, bunun da sonluğunda, 4 spor yerləşir. Sonluğun divarı nazik olur və sporların yetişməsi zamanı asanlıqla partlayır (şək. 37). Hüceyrənin qalan hissəsi yaşlaşdıqca qalın divarlı olur. Sporları formaca yarımsferik, şlyapaşəkillidir. Hüceyrələr homotallikdir. Askların əmələ gəlməsi konyuqasiyadan əvvəl baş verir və yetkin asklarda adətən yandan bitmiş kiçik konyuqant hüceyrələr olur. Qlükozanı qıvcırtmaqla yanaşı ksilozanı da aktiv

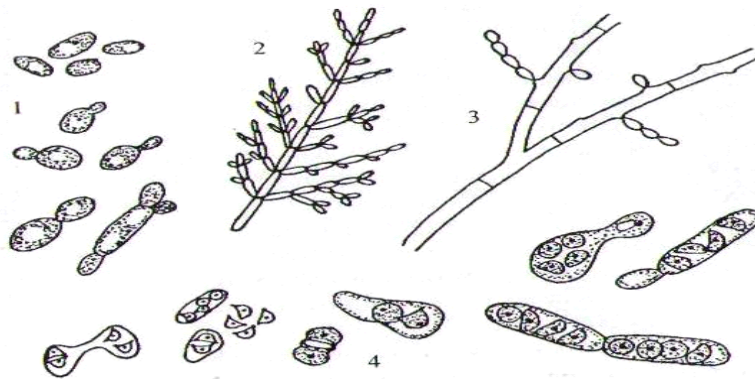
qıçqırtmaq qabiliyyəti nümayiş etdirirlər. Cinsin yalnız bir növü *P. tannophilus* məlumdur. Oduncaq hidrolizatlarından etil spirtin alınmasında istifadə olunur.



**Şəkil 37. *Pachysolen tannophilus*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – borulu çıxıntılı ask; 3 – askosporlar**

### Cins *Pichia*

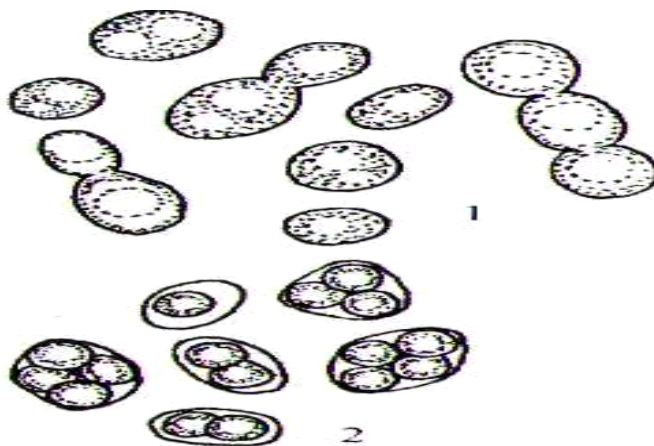
Hüceyrələr dairəvi formadan ovala qədər, bəzən də çox uzunsov olur. Çoxalması çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Bir çox növlər primitiv və ya mürəkkəb blastosporlu miselium əmələ gətirirlər. Əsl miseliuma az rast gəlinir. Növlər homo – və heterotallikdir. Askılar bilavasitə tək hüceyrələrdən əmələ gəlir. Eyni zamanda askılar həm miseliumun, həm də psevdomiseliumun hüceyrələrindən formalaşa bilər. Lakin bu zaman onlar şişmiş və ya iynəşəkilli olub askoforlarda yerləşirlər (şək. 38). Askosporlar şlyapaşəkilli yarımsferik və ya halqalı sferik olur. Şəkərləri qıçqırda bilir. Çoxnövlü cins olub 100 – ə qədər növü var ki, bunlar da filogenetik cəhətdən heterogendir.



**Şəkil 38. *Pichia*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – psevdomiselium; 3 – əsl blastokonidili miselium; 4 – müxtəlif növlərdə sporlu askılar**

### Cins *Saccharomyces*

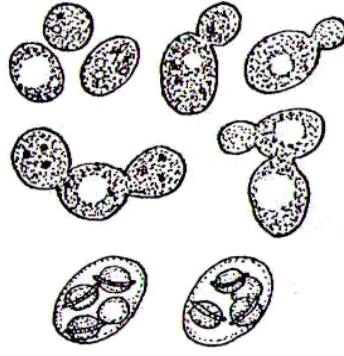
Hüceyrələr yumru və ya oval bəzən uzunsov halda olur. Çoxalması çoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Primitiv psevdomiseliyum formalaşa bilər, lakin əsl miseliyum əmələ gətirmir. Diploidləşmə iki haploid hüceyrənin qovuşması (holoqamiya) nəticəsində gedir. Diploid hüceyrələr vegetativ çoxalmaya məruz qalırlar. Askılar əsasən vegetativ diploid hüceyrələrdən əmələ gəlir. Askılar dairəvi və ya oval olub, sporların yetişməsi zamanı partlayır. Askosporlar dairəvi, rəngsiz, hamar olub, askıda 1 – 4 ədəd olur (şək. 39). Bütün növləri aktiv olaraq şəkərləri qıvcırdırlar. Bu cinsə aid maya göbələyi növləri qədim zamanlarda fərdi şərabçılıqda geniş yayılmışdı və hazırda qıvcırma sənayesinin müxtəlif sahələrində geniş istifadə olunur. Onların sistematikasına da bir neçə dəfə dəyişiklik edilmişdir. Əsas növlərdən biri olan – *S. cerevisiae* – nin onlarca sinonimləri məlumdur ki, onlara sərbəst növlər kimi yox, növün törəmələri (ırqlar) kimi baxılır.



**Şəkil 39. *Saccharomyces cerevisiae*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – askosporlu askılar**

### Cins *Saturnispora*

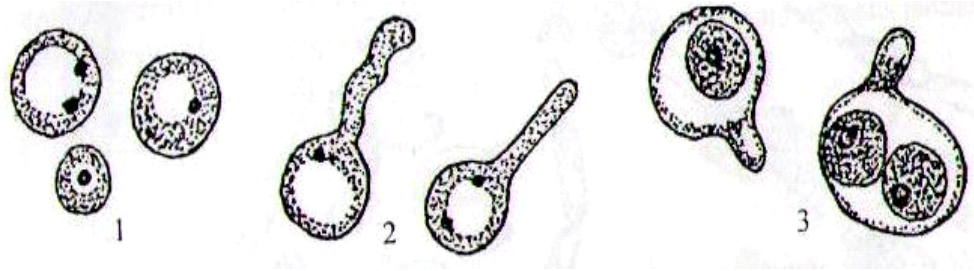
Hüceyrələr dairəvi, oval və ya bəzən zəif dartılmış formada olurlar. Vegetativ çoxalması çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Əsl miseliyum yoxdur, lakin psevdomiseliyumun formalaşması mümkündür. Askılar bilavasitə hüceyrələrdən və ya ana hüceyrə ilə tumurcuq arasında gedən konyuqasiya (pedoqamiya) nəticəsində əmələ gəlir (şək. 40). Askılarda 1 – 4, bəzən də 8 ədəd askospor formalaşır. Sporları sferik və ya ekvatorial həlqəlidir. Qlükozanı qıvcırdırlar.



**Şəkil 40. *Saturnispora*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – sporlu asklar**

### ***Cins Torulaspora***

Hüceyrələri dairəvi və ya qısa oval formalıdır. Tumurcuqlanma dar əsasda çox tərəflidir. Cavan kulturalarda bir hüceyrədə eyni zamanda 10 - a qədər və daha çox tumurcuq əmələ gəlir. Pseudomiselium də ola bilər. Askar bilavasitə hüceyrələrdən formalaşır və ya ana hüceyrə ilə tumurcuq arasındakı konyuqasiyadan sonra əmələ gəlir. Hüceyrələr adətən çixıntılara malik olur. Bu çixıntılar konyuqasiya borucuqlarına oxşayır. Askar dairəvi və ya ovaldır, 1 – 4 sferik askospora malikdir (şək. 41). Askosporların səthi hamar və ya ziyillidir. Şəkərləri qıçqırdırlar.

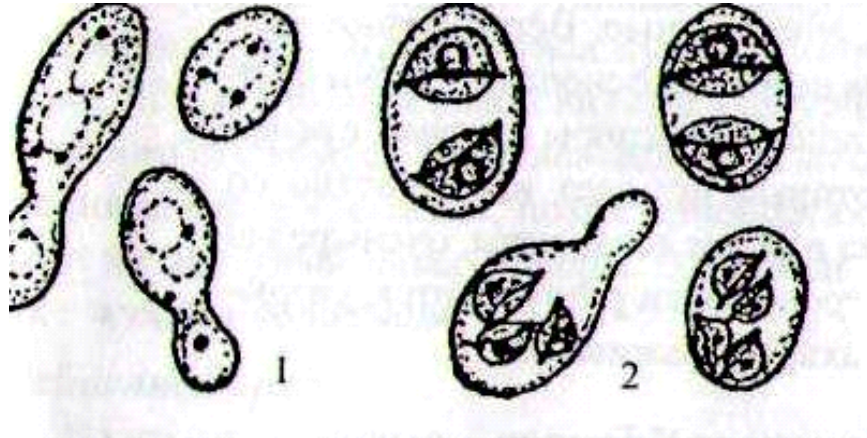


**Şəkil 41. *Torulaspora*: 1 – vegetativ hüceyrələr; 2 – konyuqasiya çixıntılara malik hüceyrələr; 3 – sporlu askosporlar**

### ***Cins Williopsis***

Hüceyrələri yumru və ya qısa ovaldır. Çoxalması çoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Pseudomiselium əmələ gətirir, lakin əsl miseliumu yoxdur. Askar konyuqasiyasız və ya ayrıca hüceyrələrin konyuqasiyasından və ya pedoqamiya nəticəsində əmələ gəlir. Sporlar hamar, lakin yaxşı görünən çixıntılı ekvatorial həlqəyə malikdir. Askda 1 – 2 və ya 1 – 4 ədəd sporar ola bilər (şək. 42). Yetişmə

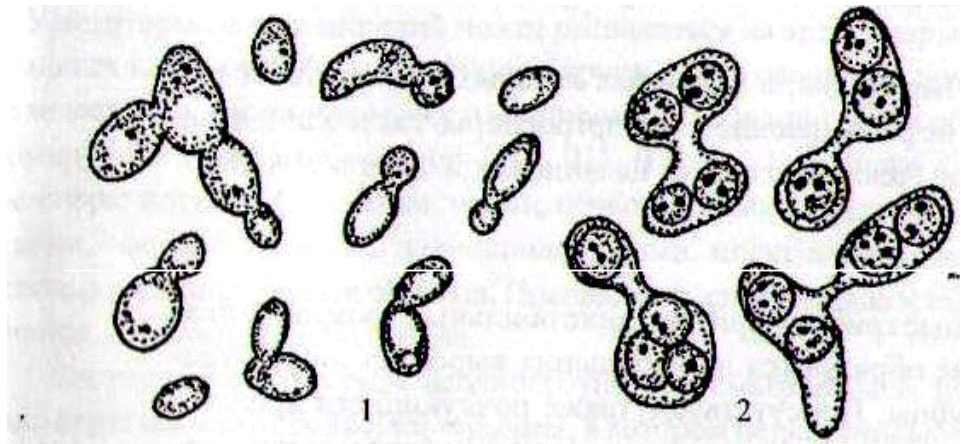
zamanı onlar torbalardan xaric olunur. Təbiətdə adətən yüksək humuslu torpaqlarda rast gəlinir.



**Şəkil 42. *Williopsis*: 1 - tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 –sporlu asklar**

### ***Cins Zygosaccharomyces***

Hüceyrələr dairəvi və ya oval formada olur. Vegetativ çoxalma çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Ziqotlar inkişaf edərək asklara çevrilir. Bu da bilavasitə ayrıca hüceyrələrin konyuqasiyasından sonra baş verir. Askosporlar dairəvi və ya ovaldır, hamardır, askda 1 – 4 sayıda olur (şək. 43). Şəkərləri aktiv qıvcırdırlar. Əksər ştamlar üçün şəkərin yüksək qatılıqlarında (80 % qədər) inkişaf etmə qabiliyyəti xarakterikdir. Balda, mürəbbələrdə, qatı şirələrdə, şəkərli siroplarda, qurudulmuş meyvələrdə rast gəlinir və onların xarab olmasına səbəb olur. Təbiətdə çiçək nektarında və üzümün səthində rast gəlinir.



**Şəkil 43. *Zygosaccharomyces*: 1 - tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – aziqotik askosporlu asklar**

## Fəsilə *Saccharomycodaceae*

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

### Cins *Hanseniaspora*

Hüceyrələr xırda, limonşəkilli, ovaldır. Vegetativ çoxalması geniş əsasda bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir. Vegetativ hüceyrələr bilavasitə 1 – 4 ədəd şlyapaşəkilli və ya yumru askospora malik asklara çevrilir (şək. 44). Şəkərləri qıvcırdırlar. İnozit və pantoten turşularına tələbat duyurlar. Təbiətdə çox vaxt şirəli və şəkərli meyvələrdə (məsələn üzümdə) aşkar olunur. Asporogen formaları *Kloeckera* cinsində təsnifləşdirilir.



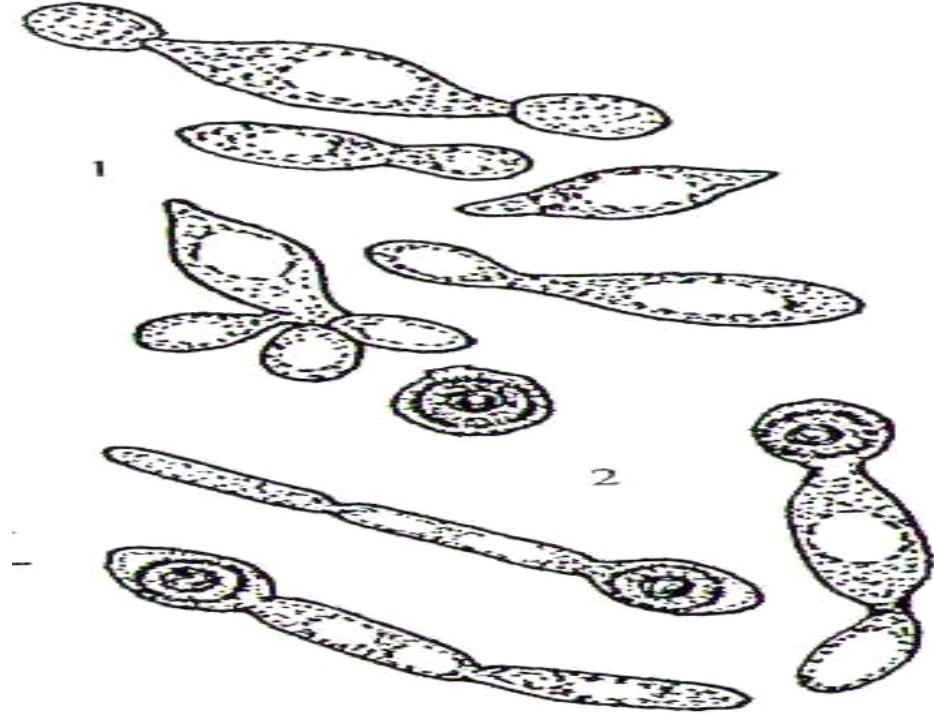
Şəkil 44. *Hanseniaspora*: 1 – bipolyar tumurcuqlanma ilə apikulyat hüceyrələr; 2 – spora malik asklar

### Cins *Nadsonia*

Hüceyrələri limonşəkilli, oval və ya uzunsovdur. Vegetativ çoxalma geniş əsasda bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir. Askospor əmələgətirmə ana hüceyrə ilə tumurcuq arasındakı kopulyasiyadan (pedoqamiya) əvvəl baş verir. Bəzən kopulyasiya ayrı – ayrı hüceyrələr arasında müşahidə olunur. Ana hüceyrənin əks ucunda əmələ gələn yeni tumurcuq aska çevrilir. Bu zaman hüceyrələrin xarakterik “triadaları” əmələ gəlir. Bəzən ana hüceyrə və ya kopulyasiya olunmuş tumurcuq aska çevrilir (şək. 45). Askda adətən 1 bəzən də 2 – 3 ədəd dairəvi, qəhvəyi, tikanlı



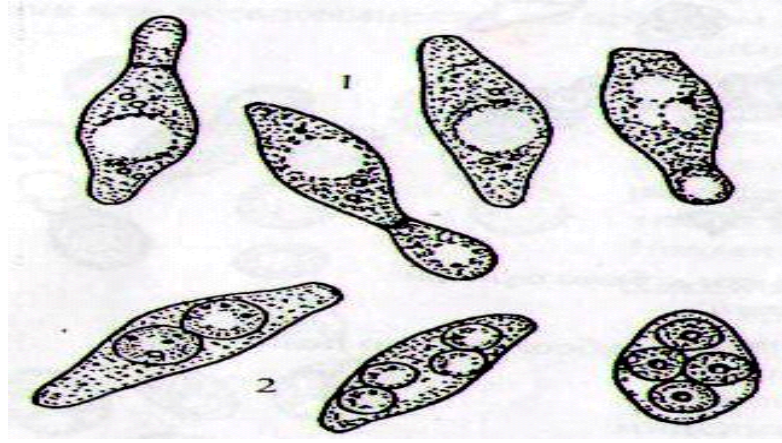
askosporlar olur. Ştrixlə əkilmiş köhnə kulturalar qəhvəyi – şokolad rəngə malik olurlar. Şəkərləri qızcırtmırlar və ya çox zəif qızcırdırlar. Təbiətdə çox az rast gəlinir, əsasən mülayim qurşagda enliyarpaq ağaclarda yaz dövründə müşahidə olunur.



**Şəkil 45. *Nadsonia*: 1 – bipolyar tumurcuqlanma nəticəsində əmələ gələn apikulyat hüceyrələr; 2 – pedoqam kopulyasiyadan sonra əmələ gələn sporlu asklar**

### **Cins *Saccharomyces***

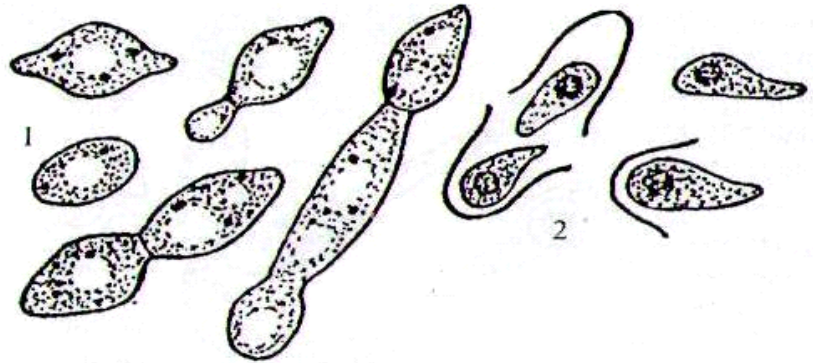
Hüceyrələri iri, ölçücə 20 mkm və daha çox olur və limonşəkilli və ya uzunsov – ovaldır. Vegetativ çoxalma geniş əsasda bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir. Asklar ilkin konyuqasiyasız diploid vegetativ hüceyrələrdən əmələ gəlir. Asklarda 2 və 4 ədəd dairəvi, hamar örtüklü askospor olur (şək. 46). Sonralar cüt – cüt yerləşərək bir yerdə bəzən dar halqaya malik olurlar. Sporlar yetişmə zamanı xaric olunmur və cüt – cüt kopulyasiya olunur, cücərdikdə askın divarını dəlirlər. Şəkərləri qızcırdırlar. Bu cinsin bir növü *S. ludwigii* məlumdur. Təbiətdə ağacların şirələrində, meyvələrin səthində rast gəlinir. Şərabçılığa ziyan vuran göbələkdir.



**Şəkil 46. *Saccharomycodes ludwigii*: 1 – bipolyar tumurcuqlanma ilə bölünən apikulyat hüceyrələr; 2 – bilavasitə askda cüt – cüt kopulyasiya edən sporlu asklar**

### **Cins *Wickerhamia***

Hüceyrələr oval və ya uzunsov olub, apikulyatlıdır. Vegetativ çoxalma geniş əsasda bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir. Asklar konyuqasiyasız formalaşır. Askosporlar dairəvi, assimetrik yerləşən yarım həlqəyə malikdirlər. Bu da onları idman kepkasına oxşadır. Askda adətən 1 və ya 2 ədəd askospor olur, nadir halda daha çox ola bilir (şək. 47). Askosporun yetişməsindən sonra asklar parçalanır və bu zaman da ekvator boyunca 2 hissəyə bölünürlər. Şəkərləri qıvcırdırlar.



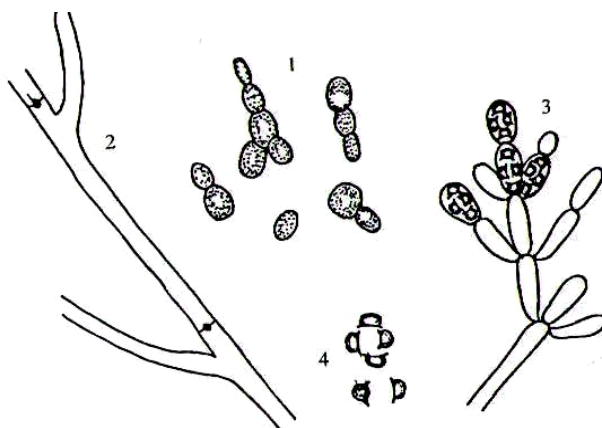
**Şəkil 47. *Wickerhamia*: 1 – bipolyar tumurcuqlanma yolu ilə bölünən vegetativ hüceyrələr; 2 – parçalanən asklar və askosporlar**

### **Fəsilə *Saccharomycopsidaceae***

Mayayabənzər göbələklər olub, kulturalarında artrospora bölünməyən həm əsl miseliumu, həm də tək tumurcuqlanan hüceyrələri vardır. Asklar miseliumda əmələ gəlir və şlyapaşəkilli askosporlara malik olurlar.

### Cins *Ambrosiozoma*

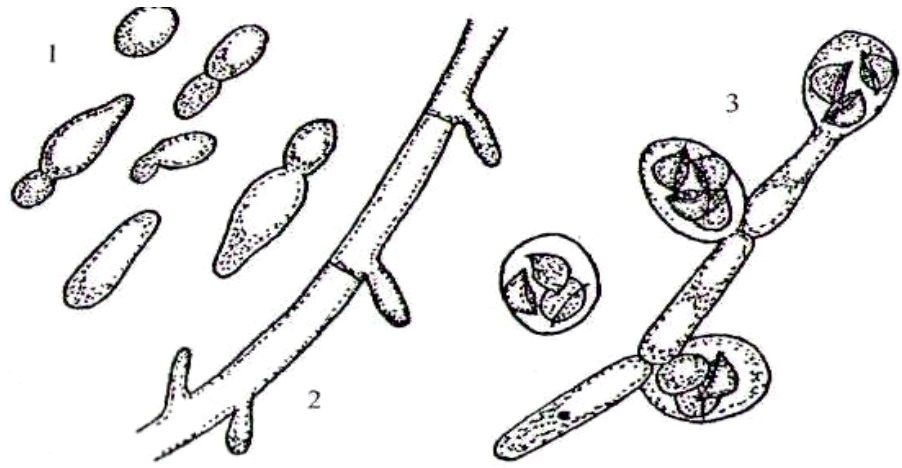
Bunlar mayayabənzər göbələklər olub, blastosporlara malik çoxlu miqdarda miselium əmələ gətirirlər. Blastosporlar kiçik çıxıntılar üzərində formalaşır və ayrıldıqdan sonra çapıqlar qalır. Tumurcuqlanan maya hüceyrələrinə və psevdomiselioma malik olurlar. Miseliumun septalarında işıq mikroskopunda yaxşı görünən məsamələr ətrafında qalınlaşma (doliporlar) görünür. Asklar əsasən hiflərdə lateral və ya terminal yığıntılar şəklində əmələ gəlir (şək. 48). Askosporlar saturnşəkilli və ya şlyapaşəkillidir, hər askda 1 – 4 ədəd spor olur. Yetişmə zamanı bunlar qəhvəyi rəngli olur, askdan asanlıqla xaric olurlar. Koloniyalar əvvəlcə krem rəngli olur, sonradan isə qəhvəyi rəng alır. Amfor xarakterli qoxuya malikdirlər. Təbiətdə qabıqyeyən böcəklə assosiasyada rast gəlinir.



**Şəkil 48. *Ambrosiozoma*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – dolipora malik septli miselium; 3 – miseliumda asklar; 4 – askosporlar**

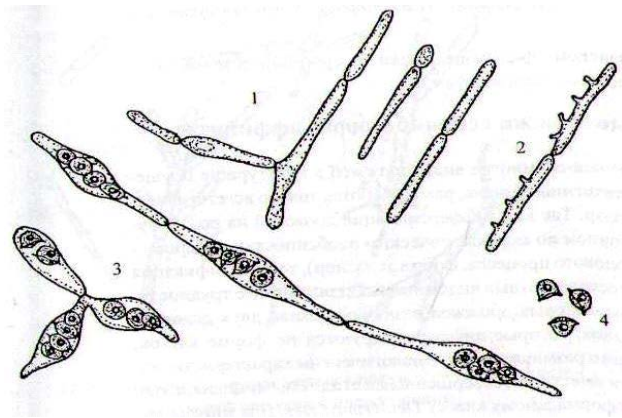
### Cins *Saccharomycopsis*

Kulturalarda adətən blastosporlara malik çoxlu miqdarda əsl miselium əmələ gəlir. Bəzi növlərdə miselium artrosporlara parçalanır. Həmçinin dairəvi və ya oval tumurcuqlanan hüceyrələrə malik olurlar. Tumurcuqlanma həm dar, həm də geniş əsasda ola bilər. Asklar adətən miseliumun hüceyrələrindən formalaşır (şək. 49). Asklarda 1 – 4 bəzən də 8 ədəd spor olur. Askosporlar şlyapaşəkilli, tumurcuqşəkilli, sferik və ya ellipsoidal ola bilər, bir və ya bir neçə ekvatorial yarım həlqəyə malik olurlar. Sporların səthi hamar və ya ziyillidir. Bəzi növlər şəkərləri qıvcırdır.



**Şəkil 49. *Saccharomyopsis*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – septlərə malik miselium; 3 – miselium üzərində olan asklar**

Bu cinsin sistematikasına bir neçə dəfə baxılıb. Hal – hazırda bu cinsə əvvəllər *Endomyopsis* və eləcə də morfoloji əlamətlərinə görə kəskin fərqlənən *Endomyopsella*, *Arthroascus* (şək. 50), *Gulliermondella*, *Pichia* cinslərinə aid edilən növlər daxil edilmişdir.



**Şəkil 50. *Saccharomyopsis jovanensis*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr və psevdomiseliyumun hüceyrələri; 2 – blastosporlardan qopmuş diskli psevdomiseliyum hüceyrələri; 3 – psevdomiseliyum hüceyrələrindən yaranan asklar; 4 – şlyapaşəkilli askosporlar**

#### **Cins *Euscomycetes***

Əsl miseliumlu askomiset göbələklər arasında elə cinslərə rast gəlinir ki, bunlar kulturada tək hüceyrələrin vegetativ çoxalması nəticəsində maya göbələyi koloniyaları kimi böyüürlər. Bunlara “qara maya” göbələkləri

adlanan: *Aurebasidium*, *Hormonema*, *Botryomyces*, *Phalotheca*, *Sarcinomyces*, *Exophiala*, *Phialophora*, *Phinoclaadiella*, *Phaeococcomyces* cinslərin nümayəndələri daxildir. Bu maya göbələkləri qidalı mühütlərdə becərildikdə qara koloniyalar əmələ gətirirlər. Onlarda askosporların əmələ gəlməsi nadir halda müşahidə olunur. Buna görə də onların sistematikasını konidilərin əmələ gəlməsi üsullarına əsaslanır. Deməli, bu göbələklərin bir çox cinsləri formal xarakter daşıyır, yəni filogenetik cəhətdən heterogendir və məlum teleomorflara müvafiq (uyğun) gəlmir.

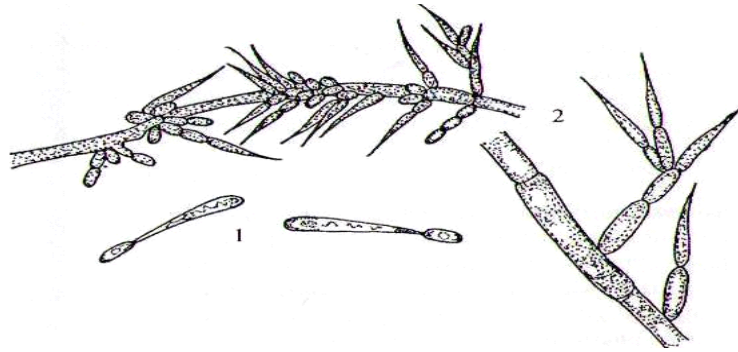
### 3.2. Askomisetli affinitetin anamorf maya göbələkləri

Qeyd olunduğu kimi maya göbələklərinin bir çox növləri kulturada tam həyat sikli keçirmirlər. Onlar yalnız vegetativ çoxalır və askospr əmələ gətirmirlər. Maya göbələklərin cinslərə differensiasiyası əsasən cinsi prosesin tipinə və askosporların forması kimi morfoloji xüsusiyyətlərə görə həyata keçirilir. Lakin natamam növlərin identifikasiyası və təsnifləşdirilməsi xüsusi çətinliklər törədir. Hal – hazırda askomiset maya göbələkləri arasında 20 – ə yaxını natamam növlər mövcuddur. Bunlar hüceyrələrin formasına, vegetativ çoxalma üsuluna və fizioloji xassələrinə görə diferensiasiya edilir. Əvvəllər belə maya göbələkləri natamam mərhələli (cinsi çoxalması məlum olmayan) miseliumlu göbələklərlə birlikdə *Deuteromycetes* sinfinə aid edilirdi. Bir çox növlər üçün uzun müddət yalnız anamorf vəziyyət məlum idi. Lakin müəyyən şəraitdə onlarda cinsi çoxalma prosesini induksiya etmək mümkün olmuşdur. Digər tərəfdən DNT – DNT reassosiyasiya üsulu ilə onların teleomorf növlərlə uyğunluğunu dəqiqləşdirmək mümkün oldu. Biokimyəvi və molekulyar – bioloji üsulların inkişafı xüsusən də rRNT nukleotidlərin ardıcılığının sekvensiyası metodu teleomorf və anamorf maya göbələklərini dəqiq sistemləşdirməyə imkan verdi. Bu tədqiqatlar göstərdi ki, askomisetli maya göbələklərinin anamorf cinsləri arasında həm yaxın qohum növləri daxil edən monofiletik, həm də müxtəlif teleomorf cinslərin anamorfları hesab olunan müxtəlif qrup növlər mövcuddur. Birincilərə misal *Brettanomyces* (*Dekkera* cinsli maya göbələklərinin anamorf mərhələləri) və *Kloeckera* (*Hanseniaspora* cinsinin anamorfları) cinsləri ola bilər. Daha formal və

natamam yığma malik cins *Candida* hesab olunur. Bu cinsin növləri askomisetli maya göbələklərinin 15 teleomorf cinslərinin anamorflarını özündə birləşdirir. Nəhayət məlum oldu ki, bir neçə müxtəlif anamorf cinslər bir teleomorf mərhələyə uyğun gələ bilər. Məsələn, r – RNT sekvensiyası göstərdi ki, *Blastobotrys*, *Arxula* və *Sympodiomyces* cinsləri yaxın qohumdur və ola bilər ki, bir *Stephanoascus* cinsinin anamorflarıdır. Maya göbələklərinin sistematikasının əsas istiqaməti həm teleomorf, həm də anamorf növləri özündə birləşdirən vahid filogenetik sistem yaratmaqdır. Bu məsələdə əsas rolu molekulyar – bioloji üsullar oynayır.

### **Cins *Aciculoconidium***

Tumurcuqlanan hüceyrələr oval və ya uzunsov formadadır. Tumurcuqlanma çoxtərəflidir. Şaxələnmiş, septli miselium əmələ gətirirlər ki, bunun da üzərində lateral olaraq, oval blastosporlar yerləşir. Sonuncular ayrılır və tumurcuqlanaraq zəncirlər formalaşdırır ki, bunlar da hiylərdə süpürgə formasında toplanırlar. Oval konidiogen hüceyrələr 1 – dən 4 - ə qədər iynəşəkilli konidilər əmələ gətirirlər (şək.51). Şəkərləri qıvcırtmırlar. Cinsdə yeganə *A. aculleatum* növü vardır. Bir neçə ştamlları məlumdur ki, bunlar da drozofilin bağırsağından ayrılmışdır.

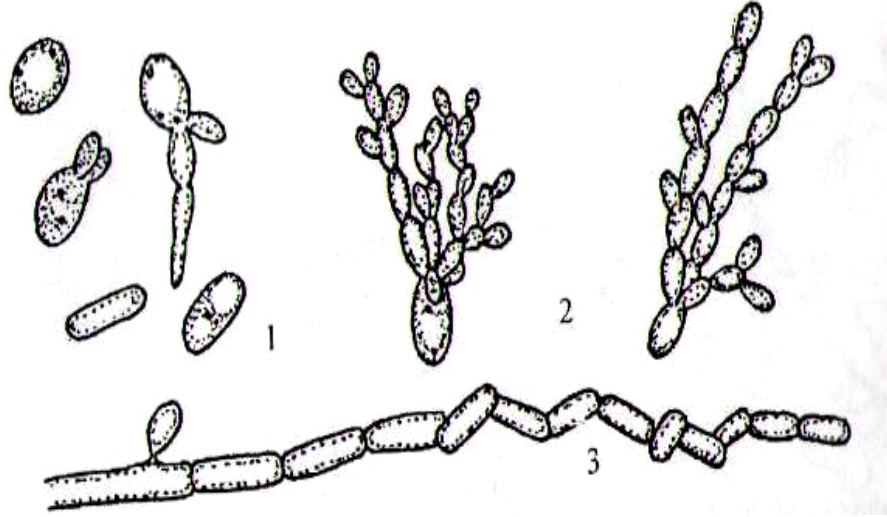


**Şəkil 51. *Aciculoconidium aculeatum*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – iynəşəkilli konidilərə malik olan miselium**

### **Cins *Arxula***

Hüceyrələri oval və ya uzunsov formadadır. Vegetativ çoxalma çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə gedir. Çoxlu psevdomiselium və septli miselium əmələ gətirirlər. Hiylər dar, zəif şaxələnmişdir və qısa artrospora bəzən bölünür. Hiylərdə həmçinin

qısa dişciklərdə yerləşən blastosporlar da formalaşır (şək.52). Bu cinsin nümayəndələri qlükozanı qıvcırda bilir. Suyun aşağı aktivliyində böyümə qabiliyyətinə malikdirlər (kserotolerantdırlar). Bu cinsin növləri əvvəllər *Trichosporon* cinsinə aid edilmişdi.



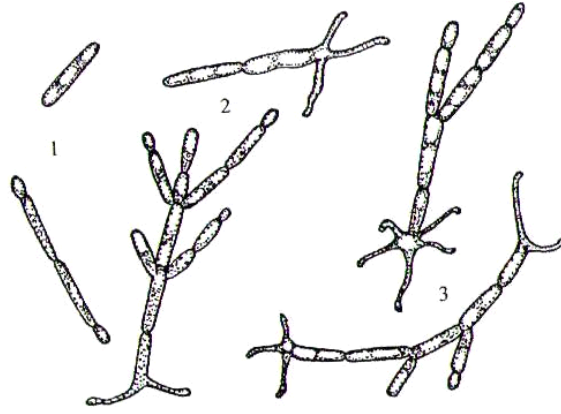
**Şəkil 52. *Arxula*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – psevdomiseliyum; 3 - artrosporlara parçalanan miseliyum**

### **Cins *Blastobotrys***

Mayayabənzər göbələklər olub əsl miseliyum əmələ gətirirlər. Tumurcuqlanan hüceyrələr ola və olmaya bilər. Dairəvi və ya qısa oval formalı konidilər bir qədər şişmiş uclarda əsas və yan hiqlərdə salxım şəklində əmələ gəlir. Konidilər dişciklərdə yerləşir və ya oturaqdır. İlk konidilərdən ikincili konidilər formalaşma bilər. Bu zaman onlar qısa akropetal zəncirlər əmələ gətirir. İlk konidilər çox vaxt qamçışəkilli və ya qılcıqşəkilli törəməyə malikdirlər. Adətən şəkərləri qıvcırdırlar. Teleomorfları *Stephanoascus* cinsində təsnifləşdirilir.

### **Cins *Botryozyma***

Hüceyrələri silindrikdir. Vegetativ çoxalması çoxtərtərflü tumurcuqlanma ilə dər əsasda gedir. Psevdomiseliyum əmələ gətirir, lakin həqiqi miseliyumu yoxdur. Sonluqdakı hüceyrələr dixomatik budaqlanır, sadə və ya mürəkkəb apressorilərə transformasiya olunurlar (şək. 53). Şəkərləri qıvcırda bilmirlər.



**Şəkil 53. Botryozyma: 1 – maya hüceyrələri; 2 – psevdomiseliyum; 3 – apressorlu psevdomiseliyum**

### **Cins *Brettanomyces***

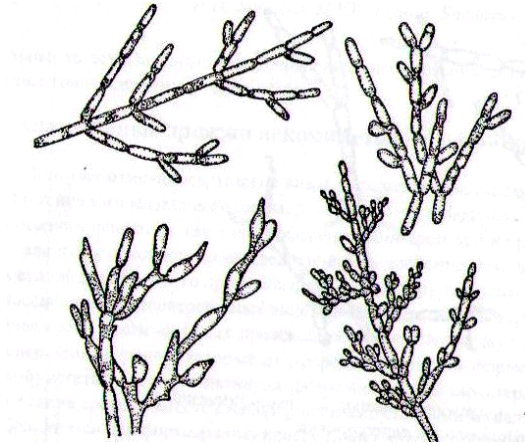
Hüceyrələr dairəvi, oval, çox vaxt yumurtaşəkilli, silindrik və ya çox uzanmış formada olur. Vegetativ çoxalması çoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir və bəzən bazipetal hüceyrələrdə bipolyarlıq müşahidə olunur. Psevdomiseliyumu sadə və ya yaxşı inkişaf etmiş, şaxələnmişdir. Arakəsməsiz budaqlanan miseliyum əmələ gətirə bilər. Qidalı mühitlərdə zəif böyüyür və sirkə turşusunun toplanması nəticəsində tez məhv olur. Şəkərləri qıvcırdırlar və mühitin aerasiyası qıvcırmanı azaltmır. Teleomorf formalar *Dekkera* cinsində təsnifləşdirilir.

### **Cins *Candida***

Bu cinsin nümayəndələrinin hüceyrələri dairəvi, oval və ya uzunsov, bəzən yumurtavari, üçbucaqşəkilli və ya oraqvaridir. Vegetativ çoxalma tumurcuqlanma ilə gedir. Psevdomiseliyum və ya əsl arakəsməli miseliyum formalaşa bilər (şək. 54). Bu növlər artrokonidilər əmələ gətirmir. Maya göbələkləri arasında ən böyük cins olub təxminən 200 növü (bütün məlum olan maya göbələkləri növlərinin 20% - dən çoxunu) əhatə edir. Bura cinsi çoxalmayan, süni filogenetik, heterogen olan maya göbələyi qrupları və maya göbələklərinə bənzər orqanizmlər daxildir. Son vaxtlara qədər bu cinsə həm askomisetli, həm də bazidiomisetli maya göbələklərinin anamorf nümayəndələri daxil edilmişdi. Xemo – və genosistematikanın inkişafı müəyyən qədər *Candida* cinsinin polifiletikliyi aşağı salmağa imkan yaratdı. Bu, ilk növbədə bazidiomisetli affinitet növlərin bu cinsdən çıxarılması sayəsində baş verdi.



Buna baxmayaraq, *Candida* cinsi formal olaraq qalır və askomisetli maya göbələklərinin natamam növlərini özündə birləşdirir.



**Şəkil 54. *Candida* cinsinin nümayəndələrində müxtəlif tipli psevdomiseliumlar**

#### ***Cins Geotrichum***

Əksər növləri əsl miselium əmələ gətirirlər ki, sonuncular da silindrik artrosporlara parçalanırlar. Bəzi hallarda miselium blastosporlara parçalana bilər. Tumurcuqlanan hüceyrələri yoxdur və əsasən xlamidosporlar və endosporlar əmələ gəlir. Adətən şəkərləri qıvcırtmırlar. Teleomorflar *Dipodascus* və *Galactomyces* cinslərində təsnifləşdirilir.

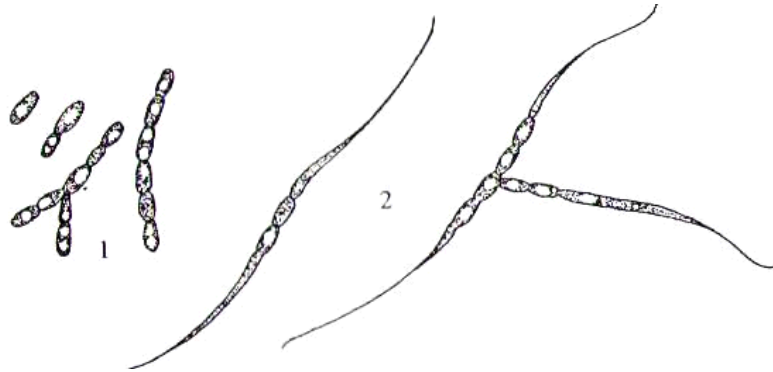
#### ***Cins Kloeckera***

Bu cinsin nümayəndələri oval, uzunsov, apikulyant hüceyrələrə malikdir və bipolyar tumurcuqlanma ilə çoxalırlar. Bunlarda psevdomiselium yoxdur və ya zəif inkişaf edib. Şəkərləri aktiv qıvcırdırlar. *Hanseniaspora* cinsinin anamorflarıdır.

#### ***Cins Mastigomyces***

Hüceyrələri oval formada olub çox tərəfli tumurcuqlanma ilə çoxalırlar. Bəzi hüceyrələr dartılıb uzanır (30 mkm qədər) və bu zaman nazikləşən (qamçışəkilli) çıxıntılar əmələ gəlir (şək. 55). Şəkərləri zəif qıvcırdırlar. Bu cinsin bir *M.philippovii* növü məlumdur. Bu da bir neçə şamla təmsil olunub. Rusiyanın Avropa hissəsinin meşələrində bitki substratlarında aşkar olunmuşdur. Hüceyrələrin unikal morfolojiyası əsasında sərbəst cins olaraq ayrılmışdır. Lakin, molekulyar genetik

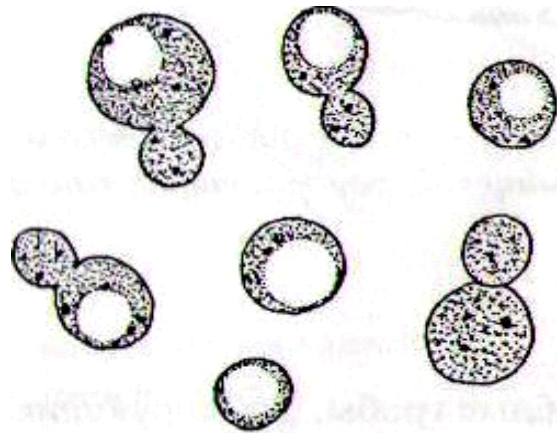
tədqiqatlar göstərdi ki, bu göbələk *Candida tenuis* növünə yaxındır. Lakin bu növün hüceyrələri oxşar çıxıntılar əmələ gətirmir.



**Şəkil 55. *Mastigomyces philippovii*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – qamçışəkilli (törəmali) hüceyrələr**

#### **Cins *Myxozyma***

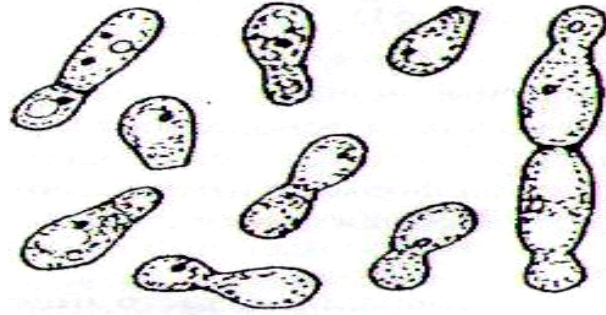
Hüceyrələr dairəvi və oval formalıdır. Vegetativ çoxalması çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə dar əsasda baş verir (şək. 56). Rudimentar psevdomiselium mövcud ola bilər, lakin əsl hiqlər əmələ gətirmir. Şəkərləri qıvcırtmır. Bəzən azca nişasta əmələ gətirirlər. Morfoloji və fizioloji xarakteristikaya görə bu göbələklər lipomisetlərə yaxındır. Lakin, rRNT – nin nukleotid ardıcılıqlarının müqayisəsi göstərdi ki, bu cinsin növləri *M.kluyveri* növü istisna olmaqla *Lypomyces* cinsinə mənsub deyillər.



**Şəkil 56. *Myxozyma*: tumurcuqlanan hüceyrələr**

### Cins *Schizoblastosporion*

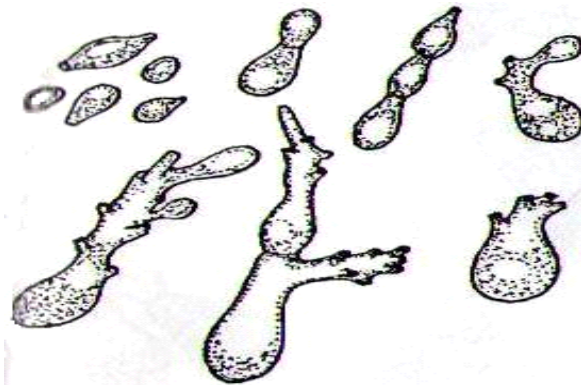
Hüceyrələri oval, yumurtavari və ya armudvaridir. Vegetativ çoxalması bipolyar tumurcuqlanma ilə gedir (şək. 57). Tumurcuqlar növbə ilə əmələ gəlir və ayrılma zamanı hüceyrədə geniş çaplıq qalır. Pseudomiselium əmələ gətirir və əsl miseliumu yoxdur. Şəkərləri qıvcırtmırlar. Sirkə turşusu əmələ gətirmirlər. Bu cinsin çox məlum növü *S.starkeyi* – *henricii* - dir və bataqlıq torpaqlarda rast gəlinir.



**Şəkil 57. *Schizoblastosporion starkeyi* – *henricii*: monopolyar tumurcuqlu hüceyrələr**

### Cins *Sympodiomyces*

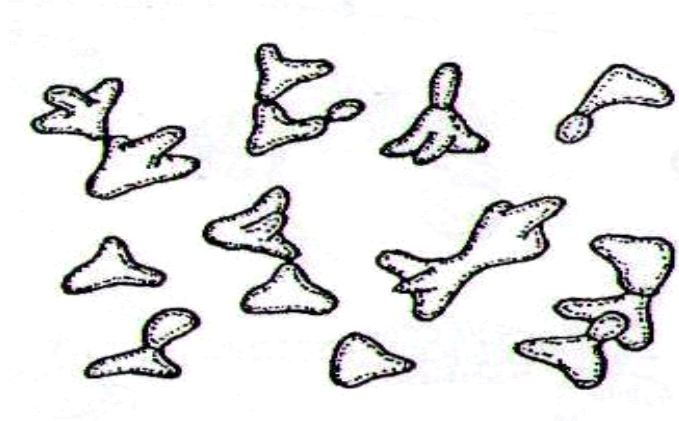
Hüceyrələri dairəvi ovaldır. Hüceyrələrdə terminal konidialara malik qısa konidioforlar inkişaf edir. Bu konidilər simpodial olaraq əmələ gəlir və ayrılma zamanı görünən çapıqlar qalır (şək.58). Blastokonidili arakəsməli hiflər mövcud ola bilər, lakin onlar adətən az olur. Şəkərləri qıvcırtmırlar. Maksimal böyümə temperaturu 25<sup>0</sup>C – dir. Yeganə olan *S. parvusun* növünün məlum olan bütün ştamları Antarktik materikin sularından ayrılmışdır.



**Şəkil 58. *Sympodiomyces parvus*: simpodial tumurcuqlu hüceyrələr**

## Cins *Trigonopsis*

Hüceyrələri üçbucaqşəkilli və ya ellipsvaridir, lakin rombşəkilli və tetraedrşəkilli formaları da məlumdur. Tumurcuqlanma oval hüceyrələrdə çoxtərəflidir, künclərdə isə üçbucaqşəkillidir (şək. 59). Pseudomiseliyum və əsl miseliyum əmələ gətirmirlər. Şəkərləri qıvcırtmırlar. Bir növü *T. variabilis* aşkar olunmuşdur ki, o da pivə, çaxır və çaxır materiallarından ayrılmışdır.



Şəkil 59. *Trigonopsis variabilis*: tumurcuqlanan üçbucaq hüceyrələr

### 3.3. Bazidiomisetli maya göbələkləri

Demək olar ki, “bazidiomisetli maya göbələkləri” termini ilə adlandırılan bütün göbələklər dimorf orqanizmlərdir. Belə ki, bunlar miseliyumlu, telemorf və təkhüceyrəli tumurcuqlanan anamorf mərhələlərə malikdirlər. Onların təsnifatının əsas vəzifələrindən biri də bazidiomisetli maya göbələklərlə və “əsl” miseliyumlu bazidiomisetlər arasındakı filogenetik əlaqələrin aydınlaşdırılmasıdır (cə. 3). Dimorf bazidiomisetlərin müasir təsnifatı əsasən rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığının analizi əsasında müəyyənləşdirilmişdir. Bazidiomisetli maya göbələklərinin təsnifatında yuxarıda göstərilən bəzi əlamətlər böyük rol oynayır. Bu əlamətlərə hüceyrə divarının monosaxarid tərkibi, bazidilərin morfoloqiyası, miseliyum arakəsmələrinin ultrastruktur, nişastayabənzər maddələrin əmələ gəlməsi, inoziti assimilyasiya edə bilməsi aiddir. Müəyyən edildi ki, məhz bu əlamətlər müəyyən dərəcədə növlərin filogenetik qohumluğunu əks etdirir və nukleotidlər ardıcılığı əsasında tərtib olunan bazidiomisetli maya göbələklərin qruplaşmasına kifayət qədər uyğun gəlir (cə. 4). Son illərin ultrastruktur,

biokimyəvi və molekulyar bioloji tədqiqatları göstərdi ki, bazidiomisetli maya göbələkləri monofiletik qrup deyil və bazidiomisetlərin 3 filogenetik xəttinə bölünür. Bu xətlər aşağıdakı siniflərdə öz əksini tapır: *Hymenomyces*, *Urediniomyces* və *Ustilaginomyces*. *Hymenomyces* sinifinə aid olan maya göbələkləri doliporlu (Dolipor – məsafə ətrafında xarakterik qalınlaşma) məsamələrə malikdirlər. Hüceyrə divarının hidrolizatlarında qlükoza, mannoza, ksiloza üstünlük təşkil edir. Əksər növlər inoziti mənimsəyir və nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirir.

### Cədvəl 3

#### Bazidiomisetli maya göbələklərin bəzi cinslərinin təsnifatı

Siniflər	Siralar	Cinslər
<i>Urediniomyces</i>		<i>Leucosporidium</i> <i>Rhodosporidium</i> <i>Sporidibolus</i> <i>Erythrobasidium</i>
<i>Ustilaginomyces</i>	<i>Ustilaginales</i> və <i>Tilletiales</i> (Sürməli göbələklər)	<i>Ustilago</i>
	<i>Malasseziales</i>	<i>Malassezi</i>
<i>Hymenomyces</i>		<i>Tremella</i> <i>Bulleromyces</i> <i>Filobasidella</i> <i>Filobasidium</i> <i>İtersonia</i> <i>Cystofilobasidium</i> <i>Mrakia Sterigmatosporidium</i> <i>Xanthophyllomyces</i>
		<b>Bazidiomisetli affinitəfin anamorf cinsləri</b> <i>Bensingtonia</i> <i>Bullera</i> <i>Cryptococcus</i> <i>Fellomyces</i> <i>Hyalodendron</i> <i>Kockovaella</i> <i>Kurtzmanomyces</i> <i>Pseudozyma</i> <i>Rhodotorula</i> <i>Sporobolomyces</i> <i>Sterigmatomyces</i> <i>Trichosporon</i> <i>Tsuchiyaea</i> <i>Udeniomyces</i>

*Urediniomycetes* sinifinə aid olan maya göbələyinə bənzərlər miseliumlu mərhələdə septlərə malikdir ki, bunlarında hüceyrə divarı tədricən mərkəzə doğru daralır və burada bir mərkəzi məsamə yerləşir. Hüceyrə divarının hidrolizatlarında mannoza üstünlük təşkil etməklə yanaşı, qlükoza, fukoza və ramnoza da ola bilər. Lakin ksiloza olmur. Bu göbələklər vahid karbon mənbəyi kimi inoziti mənimsəyə bilmirlər və böyümə zamanı nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirmirlər.

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

#### Cədvəl 4

#### Anamorf mərhələlərdə bazidiomisetli maya göbələklərinin differiasiyasına imkan verən fenotipik əlamətlər

Əlamət	<i>Urediniomycetes</i>	<i>Ustilaginomycetes</i>	<i>Hymenomycetes</i>
Septli məsamələrin strukturu	sadə məsamələr	mikroməsamələr	doliporlu məsamələr
Hüceyrə divarının hidrolizatlarında üstünlük təşkil edən şəkərlər	mannoza	qlükoza, mannoza, ksiloza	qlükoza
Nişastanın əmələ gəlməsi	–	–	+
İnozinin mənimsənilməsi	–	±	+

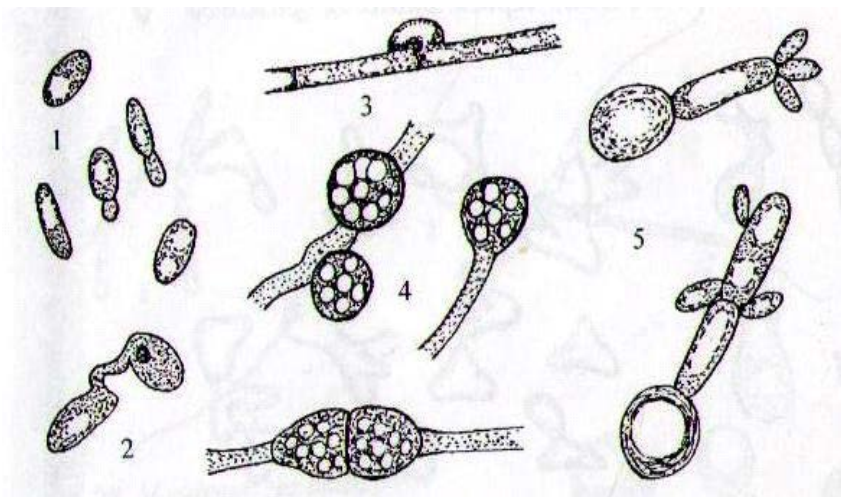
#### Sınıf *Urediniomycetes*

Bu sinifin daha çox yayılmış nümayəndələri böyük praktiki əhəmiyyətə malikdir və bunlar pas (*Urenidales* sırası) göbələkləridir ki, çoxlu bitkilərin, o cümlədən kənd təsərrüfatı bitkilərinin geniş yayılmış obliqat parazitləridir. Pas göbələklərində maya göbələyi mərhələsi praktiki olaraq rast gəlinmir. Bununla belə

pas göbələklərinə qohum olan bəzi saprotrof cinlər maya göbələkləri kimi geniş məlumdur. Belə ki, onların inkişaf siklində haploid maya göbələyi mərhələsi vardır.

### ***Cins Leucosporidium***

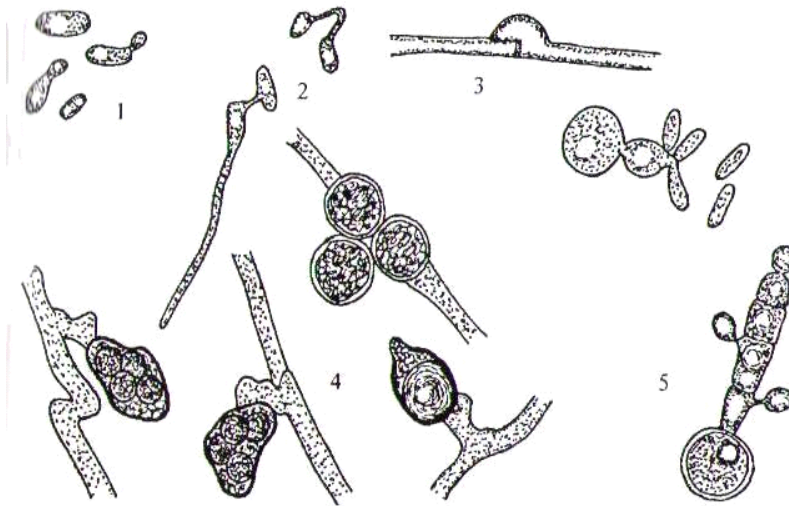
Koloniyaları ağ, çox vaxt seliklikdir. Karotinoid piqmentləri əmələ gətirmir. Tumurcuqlanan hüceyrələri oval və ya uzunsovdur. Ballistosporları yoxdur. Çoxlu psevdomiseliyum, bəzən də əsl miseliyum əmələ gətirir. Bunlar heterotallikdir və bipolyar və ya tetrapolyar cütləşmə sistemində malikdir. Əks tipli haploid hüceyrələrin konyuqasiyasından sonra əsl dikariotik toqqalı miseliyum əmələ gəlir (şək. 60). Bunun da üzərində terminal və ya lateral olaraq qalın divarlı teliosporlar əmələ gəlir ki, bunlar da lipid damcıları ilə dolu olur. Teliosporlar miseliyumda konyuqasiya olmadan əmələ gələ bilər. Teliosporların əmələ gəlməsi prosesində karioqamiya baş verir. Teliosporun cücərməsi zamanı meyoz baş verir və adətən arakəsməli promiselium əmələ gəlir. Promiseliumun hər bir hüceyrəsi maya göbələyinə bənzər bir və ya bir neçə hüceyrə - sporidium (bazidiospor) daşıyır. Şəkərləri qıvcırtmırlar. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmirlər. İnoziti assimilyasiya etmirlər. Bəzi psixrofil nümayəndələr 20<sup>0</sup>C - dən yuxarı temperaturda böyümürlər.



**Şəkil 60. *Leucosporidium*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – maya hüceyrələrinin konyuqasiyası; 3 – toqqası olan dikariotik miseliyum; 4 – teliosporlar; 5 – sporidiumlu promiselium**

## Cins *Rhodosporidium*

Kolonyaları karotinoid piqmentlərin hesabına qırmızı, çəhrayı və ya narıncı rəngdə olur. Maya göbələyi mərhələsinin vegetativ hüceyrələri dairəvi, oval və ya uzunsov formada olur. Çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə çoxalır və psevdomiseliyum əmələ gətirir. Ballistosporlar əmələ gətirmir. Cinsin həm homotallik (öz – özünə sporulyasiya edən), həm də heterotallik növləri var. Sonuncular arasında həm bipolyar (*R. toruloides*) həm də tetrapolyar (*R. dacryoidum*) cütləşmə sistemi var. Uyğun gələn cütləşmə tiplərinin qovuşması zamanı konyuqasiya və plazmoqamiya baş verir ki, bundan sonra da miseliyumlu dikariotik mərhələ - arakəsməli toqqalı miseliyum əmələ gəlir. Miseliyumda müxtəlif növlərdə formasına görə fərqlənən teliosporlar əmələ gəlir. Teliosporlar dairəvi, oval, limonşəkilli, bucaq formalı ola bilərlər. Sporların cücərməsi zamanı arakəsməli promiseliyum əmələ gəlir, bunun da üzərində lateral və terminal yerləşmiş sporidiumlar əmələ gəlir (şək.61). Sonuncular ayrıldıqdan sonra tumurcuqlanma ilə çoxalır və haploid mərhələni bərpa edir. Şəkərləri qızcırtmır. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmir və inoziti assimilyasiya etmir.

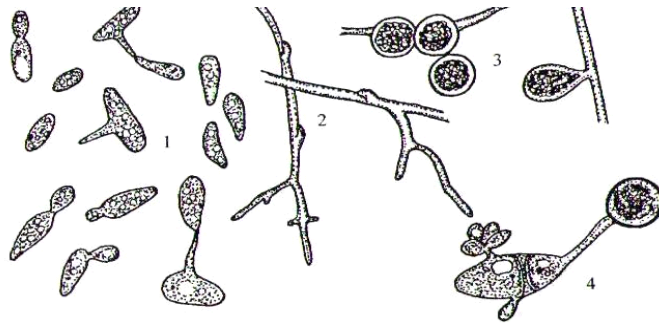


**Şəkil 61. *Rhodosporidium*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 - əks tipli cütləşən hüceyrələrin kopulyasiyası və miseliyumun əmələ gəlməsi; 3 - toqqalı dikariotik miseliyum; 4 – müxtəlif növlərdə teliosporlar; 5 – teliosporların cücərməsi və sporidiumlu promiseliyum əmələ gətirməsi**



## Cins *Sporidiobolus*

Karotinoid pigmentlərinin hesabına koloniyaları qırmızı və ya çəhrayı rəngdə olur. Maya göbələyi hüceyrələri dairəvi və ya oval formalı olub, çoxtərəfli tumurcuqlanma ilə çoxalır. Pseudomiseliyum və ya əsl miseliyum formalaşa bilər. Tək hüceyrələr və ya miseliyumun hüceyrələri sadə və şaxələnmiş steriqmalarda tullanan ballistosporlar əmələ gətirir. Homo – və ya heterotallik olurlar. Heterotallik kulturalarda əks tip cütləşmə nəticəsində konyuqasiya baş verir və nəticədə toqqalı dikariotik miseliyum inkişaf edir. Miseliyumda interkalyar və ya terminal olaraq dairəvi formalı qəhvəyi rəngli teliosporlar əmələ gəlir. Teliosporlar sonradan tək hüceyrələri və ya arakəsməli bazidilərə çevirilir (şək. 62). Bazidiosporlar terminal olaraq tək hüceyrəli bazidilərdə və lateral olaraq çox hüceyrəli bazidilərdə yerləşmişlər. Bəzi növlərdə isə bazidilər uzun steriqmalar üzərində yerləşirlər. Şəkərləri qıvcırtmır. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmir. İnoziti assimilyasiya etmir.

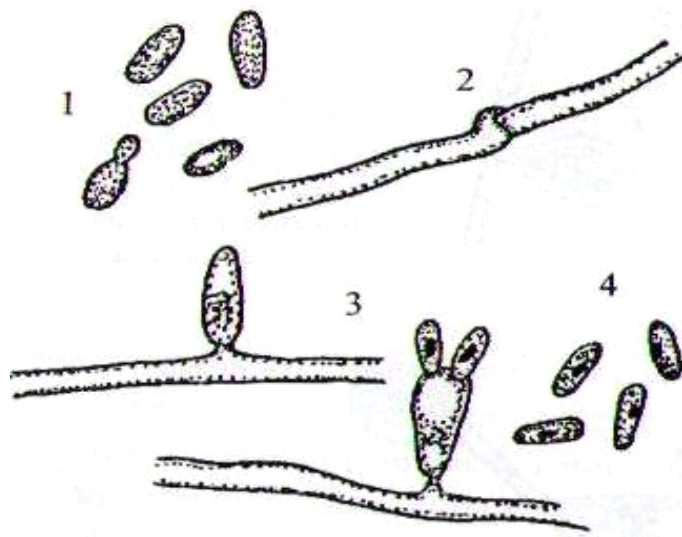


**Şəkil 62. *Sporidiobolus*: 1 – steriqmalarda ballistosporlar əmələ gətirən tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – toqqalı dikariotik miseliyum; 3 – teliosporlar; 4 – teliosporların sporidiumlu promiselium əmələ gətirməklə cücərməsi**

## Cins *Erythrobasidium*

Bu cins bir *E. hasegawianum* növü ilə təmsil olunub və teleomorf mərhələ əmələ gətirir. *Rhodotorula hasegawae* növünün ştamı köhnə pivə mayasından ayrılıb. Anamorf mərhələsində oval tumurcuqlanan hüceyrələrdən ibarət olur. Koloniyaları narıncı – qırmızı rəngli olub, homotallikdir və miseliyumlu mərhələsi çarpazlaşma olmadan baş verir. Miseliyumu toqqalı və toqqasız ola bilər.

Bu cinsin nümayəndələrində teliosporlar əmələ gəlmir və bilavasitə hiflərdə lateral çıxıntılarda təkhüceyrəli bazidiumlar (holobazidium) formalaşır. Bazidiumun təpəsində terminal olaraq oturaq bazidisporlar yerləşir (şək. 63). Şəkərləri qıcqırtmır, inoziti assimilyasiya etmir və nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmirlər. Həyat sklinin xarakterinə görə (teliosporların və arakəsməli bazidiumların olmaması) bu maya göbələkləri filobazidiumlu göbələklərə yaxındır. Lakin, molekulyar – filogenetik tədqiqatlar göstərdi ki, 18S rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığına görə *E. hasegawianum* *Rhodosporeidium* cinsinə daha yaxındır.



**Şəkil 63. *Erythrobasidium hasegawianum*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – toqqalı miselium; 3 – miselium üzərində bazidium; 4 – bazidiosporlar**

### **Sınıf *Ustilaginomycetes***

*Ustilaginomycetes* sinifinin nümayəndələri fitopatogen kimi daha yaxşı məlumdur. Bunlara sürməli göbələklər deyilir və bir çox bitki növlərini zədələyir. Buna görə də bu göbələklərin təsnifatı, əsas etibarilə, onların sahib bitki ilə əlaqələrinin xarakteristikasına əsaslanır. Lakin, bir çox sürməli göbələklər, o cümlədən də *Ustilago* sinifinin əsas cinsi tumurcuqlanan haploid hüceyrələr şəklində saprotrof həyat tərzi sürürlər. Sürməli göbələklərin belə saprotrof mərhələsi anamorf *Pseudozyma* cinsinə aid edilir.

Sürməli göbələklərə filogenetik cəhətdən bir *Malassezia* cinsi ilə təmsil olunan *Malasseziales* sırası maya göbələkləri yaxındır. Bu ekoloji cəhətdən çox spesifik olan göbələklər qrupudur, insan və heyvanların dəri səthində, tük örtüyündə rast gəlinir.

### **Sürməli göbələklər (*Ustilaginales*, *Tilletiales* sıraları)**

Sürməli göbələklər böyük iqtisadi əhəmiyyət kəsb edirlər. Belə ki, onlar bir çox vacib kənd təsərrüfatı bitkilərində xəstəliklər törədirlər və buna görə də bunlar digər heterobazidiumlu göbələklərlə müqayisədə daha intensiv öyrənilmişdir. Buna baxmayaraq onların təsnifatı və filogenetik vəziyyəti hələ aydın olmayaraq qalır. Ənənəvi olaraq bu göbələklər arasında 2 müxtəlif qrup ayırd edirdilər. Bunlar *Ustilaginales* və *Tilletiales* sıralarıdır ki, bazidiumların morfolojiyasına, arakəsmədəki məsamələrin quruluşuna və konidiogenezin tipinə görə fərqlənirlər. Eyni zamanda molekulyar filogenetik tədqiqatlar göstərdi ki, onlar kifayət qədər bir – birinə yaxındırlar.

*Ustilago* ən böyük cins olub – 300 – ə qədər növü əhatə edir. Bunların əksəriyyəti birləpəli bitkilərdə parazitlik edir. Parazitik mərhələ sahib bitkinin toxumalarında inkişaf edən dikariotik miselium ilə təmsil olunub. Miseliumda qalın divarlı teliosporlar formalaşır ki, bunlar da adətən bitki qalıqlarında və torpaqda qışlayırlar. Teliosporlar silindrik, dördhüceyrəli bazidilərə çevrilirlər. Bazidinin hər bir hüceyrəsi çoxlu sayda bazidiosporlar (sporidiumlar) əmələ gətirir ki, bunlar da tumurcuqlana bilir və haploid maya göbələyi mərhələsinə başlanğıc verir. Bir çox növlərdə teliosporların cücərməsi asan baş verir. Haploid maya göbələyi hüceyrələri konyuqasiya edir və yenidən dikariotik mərhələ inkişaf edir. Laboratoriya şəraitində maya göbələyi kulturalarında konyuqasiyanı tez – tez müşahidə etmək olur ki, bu da uyğun tip cütləşən hüceyrələrin qovuşmasından sonra baş verir. Lakin, dikariofaza adətən qeyri – stabildir və çox az növlərdə kulturanın tam həyat siklini müşahidə etmək mümkün olmuşdur. Maya göbələklərinə bənzər bəzi cinslər, məsələn, *Microbotryum*, *Leucosporidium*,

*Rhodosparidium*, *Sporidiobolus* belə həyat siklinə malikdirlər. Buna görə də onları da sürməli göbələklərə aid edirdilər. Lakin, rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığına görə onlar *Urediniomycetes* sinifinə daha yaxın göbələklərdir. Molekulyar filogenetik tədqiqatlar göstərdi ki, maya göbələklərin müxtəlif cinslərə aid olan bir sıra anamorf növləri (*Candida fusiformata*, *C. tsukubaenses*, *Pseudozyma prolifica*, *Sporobolomyces antarcticus*, *Stephanoascus flocculosus*, *Trichosporon oryzae*) *Ustilago* cinsinin tipik *U.maydis* növü ilə monofiletik qrup əmələ gətirirlər. Bu növlər *Pseudozyma* cinsinə aid edilmişdir. Bu cins, sürməli göbələklərin natamam mərhələsini özündə əka etdirir.

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

### **Cins *Malassezia***

Bu cinsin nümayəndələri insanın və istiqanlı heyvanların kommensalları hesab olunur və dəri səthində tük örtüyündə yaşayaraq müxtəlif dəri xəstəlikləri əmələ gətirə bilirlər. Hüceyrələri oval, uzunsov, armudvari, lampaşəkilli olur. Vegetativ çoxalma monopolyar (bir növdə çox tərəfli) enteroblastik tumurcuqlanma yolu ilə geniş əsasda gedir. Tumurcuğun ayrılmasından sonra hüceyrədə çapıq qalır. Kulturada adətən birhüceyrəli, lakin sahib heyvanın dərisi üzərində inkişaf zamanı, salxımvari ballistosporu olan miselium əmələ gətirirlər. Hüceyrələr çox qatlı qılafa malik olub xaricdən lipid qatı ilə örtülüb. Böyüməsi üçün qidalı mühütdə vahid karbon məbəyi kimi yağ turşularının olması vacibdir. Buna görə də müxtəlif karbon mənbələrinin assimilyasiyası ilə bağlı olan testlər növlərin diferensiasiyası üçün istifadə olunmur. Şəkərləri qıvcırtmır. Hüceyrə hidrolizatlarında ksiloza yoxdur.

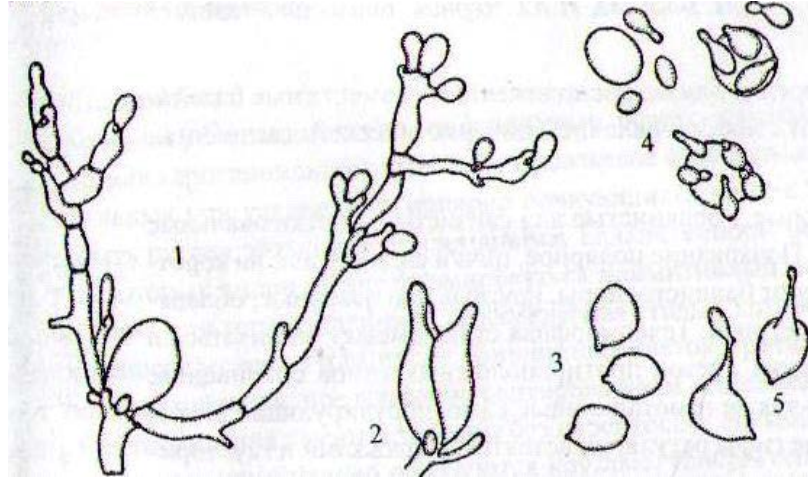
## **Sınıf *Hymenomyces***

Bu sinifə bazidiomisetli göbələklərin əksər növləri daxildir. Həyat siklinin xüsusiyyətlərinə, morfoloji xassələrinə, həmçinin rRNT – nin sekvensiyası məlumatlarına əsasən bu sinif iki müxtəlif filogenetik xəttə ayrılır: 1) himenomisetlər – bunlar maya göbələyi mərhələsi olmayan əsl miseliumlu göbələkləri birləşdirir və əksəriyyəti makroskopik meyvə cisimləri əmələ gətirirlər; 2) *Tremellales* bazidiomisetləri – bir qayda olaraq maya göbələklərinə bənzərdirlər, yəni inkişaf siklində tumurcuqlanan təkhüceyrəli mərhələyə malikdirlər. Sonuncular rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığına görə 4 səraya bölünür: 1) *Tremellales* sərasi. Bura *Bullera*, *Bulleromyces*, *Fellomyces*, *Filobasidiella*, *Koskovaella*, *Sterigmatosporidium*, *Tremella*, *Tsuchiyaea* və b. cinslər daxildir; 2) *Trichosporonales* sərasına *Trichosporon* anamorf cinsi daxildir; 3) *Filobasidiales* sərasına *Filobasidium* cinsi aiddir; 4) *Cystofilobasidiales* sərasi *Cystofilobasidium*, *Mrakia*, *Udeniomyces*, *Xanthophyllomyces* və b. cinsləri əhatə edir. Aşağıda daha çox öyrənilmiş himinomisetli maya göbələyi cinslərinin xarakteristikası verilmişdir.

### **Cins *Tremella***

Təbiətdə bu və bəzi digər yaxın cinslərin (*Holtermannia*, *Trimorphomyces*, *Sirotrema*, *Phyllogloea*, *Fibulobasidium*, *Sirobasidium*) nümayəndələri əsasən cansız oduncaqda məskunlaşırlar. Ölmüş oduncaqlarda və budaqlarda onlar ətli – həlməşik meyvə cisimi əmələ gətirirlər (şək. 64). Kulturalarda heterotallik növlərin bazidiosporları vegetativ olaraq tumurcuqlanma və ya balistosporların formalaşması yolu ilə çoxalırlar və maya göbələk mərhələsinə başlanğıc verirlər. Maya göbələyi koloniyaları bozumtul – ağ, sarımtıl, krem rəngli, qonur – boz, çox vaxt selikli olur. Şəkərləri qıvcırtmırlar. İnozinin assimilyasiyası və nişastayabənzər maddələri əmələ gətirmə qabiliyyəti növdən asılı olaraq dəyişə bilər. Heterotallikdirlər və cütləşmənin uyğun tiplərinin qarışması onların kapulyasiyasına gətirib çıxarır. Tumurcuqlanma bitdikdən sonra konyuqasia borucuqları əmələ gəlir ki, bunların köməklili ilə hüceyrələr birləşirlər və miseliumlu dikariotik mərhələ inkişaf edir. Bəzi növlərdə

laboratoriya şəraitində becərilən kulturalarda dikariotik miseliumun formalaşmasından sonra meyvə cisminin inkişafı başlayır. Meyvə cisminin himenisində 2 – 4 hüceyrəli bazidilər əmələ gəlir. Bazidinin hər bir hüceyrəsi boru çıxıntısı (epibazidi) daşıyır ki, bunun da üzərində bazidiosporlar əmələ gəlir. Bəzən yaxın yerləşən bazidiosporlar konyuqasiya edir ki, bu da dikariotik halın bərpa olunmasına səbəb olur.



**Şəkil 64. Tremella: 1 – probazidium olan himenin hissəsi; 2 – yetişmiş bazidium; 3 – bazidiosporlar; 4 – bazidiosporların cücərməsi zamanı əmələ gələn tumurcuqlanmış hüceyrələr; 5 – ballistokonidiyaları cücərmiş bazidiosporlar**

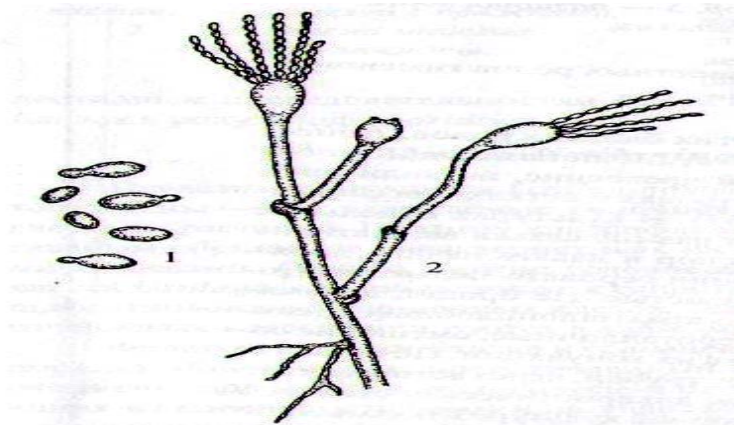
### **Cins Bulleromyces**

Bunların koloniyaları krem rəngli, yağlı və ya seliklidir. Hüceyrələr oval formadan silindrik formalara qədər dəyişir. Tumurcuqlanma polyardır və əmələ gələn tumurcuqlar oturaq və ya qısa dişciklərdə olur. Əmələ gələn ballistosporlar dairəvi və ya oval olub, dairəvi simmetriyaya malikdirlər. Teleomorf mərhələ əks tip cütləşən hüceyrələrin çarpazlaşması nəticəsində inkişaf edir. Lakin, bunların homotallik, öz – özünə spor əmələ gətirən ştamplarına da rast gəlinir. Dikariotik hiqlər mütəmadi olaraq haustoriumabənzər çıxıntılara və toqqalara malik şaxələr əmələ gətirir. Arakəsmələr parentosomlu doliporlara malik olur. Bilavasitə miseliumlar üzərində bazidiumlar inkişaf edir. Bazidiumlar yumru, sancaqvari və ya oval formalı olurlar. Karioqamiyadan sonra bazidiumlar uzununa, əyri və ya köndələn istiqamətdə arakəsmələr əmələ gətirməklə 2 və ya 4 hüceyrəli olurlar. Bazidiumlar

ya tumurcuqlanma ilə ya da hiqlərlə çoxalır. Sonuncu halda hiqlərdə ballistosporlar formalaşır və ya hüceyrələr tumurcuqlanma yolu ilə ayrılırlar. Şəkərləri qıçqırtmırlar. İnoziti mənimsəyirlər və nişastayabənzər maddələr əmələ gətirirlər. Hüceyrə hidrolizatlarında ksilozaya rast gəlinir. Ubixinon Q – 10 üstünlük təşkil edir. Cinsin, yeganə növü *B. albus* – dur. Bu növ əvvəllər *Bullera* cinsinə aid edilmişdi.

### **Cins *Filobasidiella***

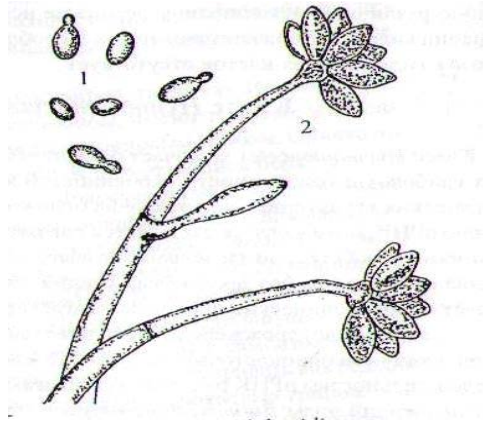
Bu cinsin nümayəndələrinin koloniyaları ağ və ya krem rənglidir. Adətən seliklikdir, nəzərə çarpan karatinoid piqmentlər əmələ gətirmir. Tumurcuqlanan haploid hüceyrələri dairəvi və ya oval formalı olub, adətən polisaxarid kapsula ilə örtülü olur. Haploid mərhələdə psevdomiseliyum və ya əsl miseliyum olmur. Cinsi çoxalma əks tip cütləşən hüceyrələrin qovuşması ilə başlayır. Cütləşmə sistemi bipolyardır və bu zaman hüceyrələr konyuqasiya edir. Konyuqasiyadan sonra toqqalara malik dikariotik hiqlər əmələ gəlir. Miseliyum septləri tipik parentosomsuz doliporlara malikdir. Bunlar meyvə cisimi əmələ gətirmirlər. Hiqlər üzərində lateral və ya terminal olaraq təpəsi genişlənmiş holobazidiyumlar əmələ gəlir. Bazidiyumun yuxarısında 4 lokusdan ibarət bazidisporların bazipetal zənciri əmələ gəlir (şək. 65). Şəkərləri qıçqırtmır. İnoziti assimilyasiya edirlər və nişastayabənzər maddələr əmələ gətirirlər. Cins, göbələyin teleomorf mərhələnin aşkar olunmasından sonra təyin olmuşdur. *Filobasidella neoformans* növü təhlükəli kriptokokkoz xəstəyinin törədicisidir.



**Şəkil 65. *Filobasidiella neoformans*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – bazidiumlu və bazidisporlu miseliyum**

## Cins *Filobasidium*

Cinsin növlərinin koloniyaları ağ, krem rəngli, açıq çəhrayı, adətən seliklidir. Tumurcuqlanan hüceyrələr dairəvi, oval və ya uzunsov formada olurlar. Pseudomiselium və ya əsl miselium formalaşması müşahidə olunur. Heterotallıdır. Cinsi çoxalması cütləşən əks tipli hüceyrələrin qovuşması ilə başlayır. Konyuqasiyadan sonra toqqalı dikariotik miselium əmələ gəlir. Miselium üzərində terminal və lateral olaraq dartılaraq uzanmış təkhüceyrəli bazidiumlar (holobazidiumlar) formalaşır. Bazidilərin təpəsində oturaq bazidiosporlar yerləşir ki, bunlar da qatlanmış ləçəkləri xatırladır (şək. 66). Buna görə də bazidium çiçəyə oxşayır. Miselium septləri, parentosomsuz tipik dolipora malikdirlər. Qıvcırtma törətmirlər. İnozitin mənimsənilməsi növdən asılı olaraq dəyişkəndir. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirirlər.



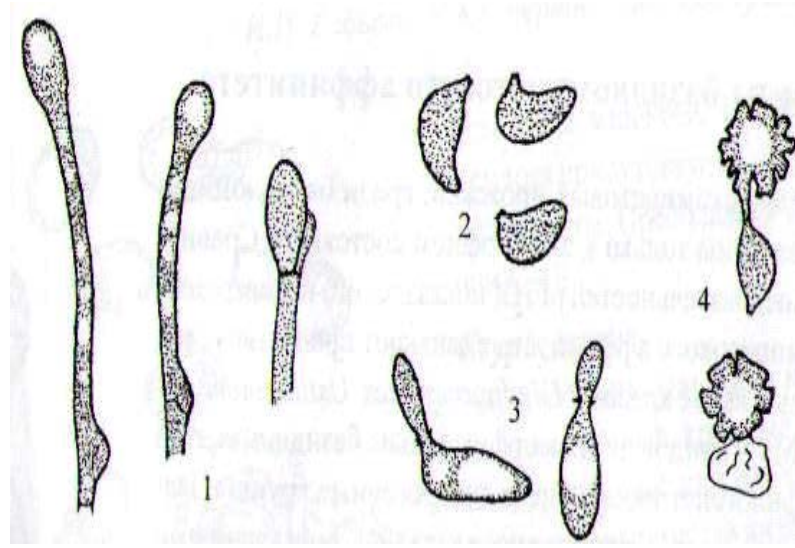
**Şəkil 66. *Filobasidium*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – bazidiosporlu bazidiumlar**

## Cins *İtersonilia*

Bu cinsin nümayəndələrinin koloniyaları krem rəngli, tutqun, kənarları miseliumdur. Çoxseptli miseliumu toqqalı və dikariotikdir. Tək hallarda miselium bitməmiş toqqaları olan monokariotikdir. Dikariotik miseliumda terminal və ya interkalyar olaraq dairəvi, oval və ya armudşəkilli, qalınlaşmış örtüklü hüceyrələr (sporogen hüceyrələr) formalaşır (şək. 67). Bunlar bazidilərin analoqu funksiyasını daşıyır. Sporogen hüceyrələrin cücərməsi zamanı bilateral, simmetrik, oraqvari və armudvari blastokonidilər əmələ gəlir. Cücərən ballistokonidilər apressoriumlar əmələ gətirir ki, bu da ikincili ballistokonidilərin inkişaf etməsinə səbəb olur. Bu isə



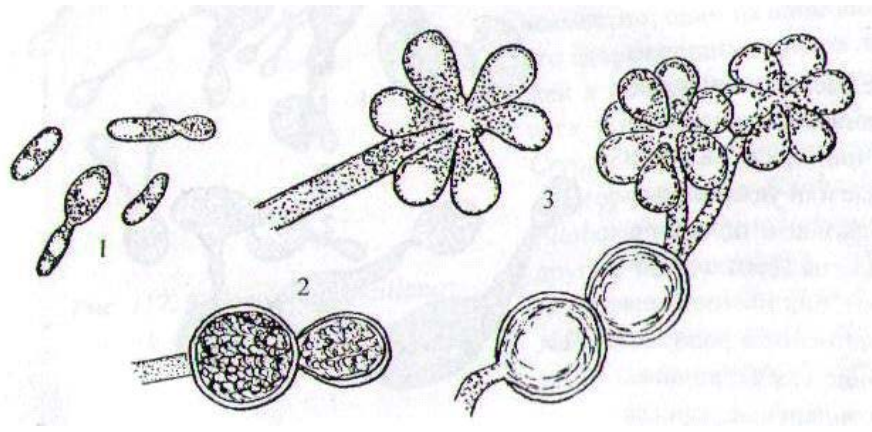
öz növbəsində monokariotik maya göbələyi fazasını formalaşdırır. Şəkərləri qıçqırtmırlar. Nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirmirlər. Hüceyrə hidrolizatlarında ksiloza var.



**Şəkil 67. *İtersoniya*: 1 – sporogen hüceyrəli dikariotik miselium; 2 – ballistokonidilər; 3 - tumurcuqlanan hüceyrələr; 4 – apressoriumlu ballistosporlar**

### **Cins *Cystofilobasidium***

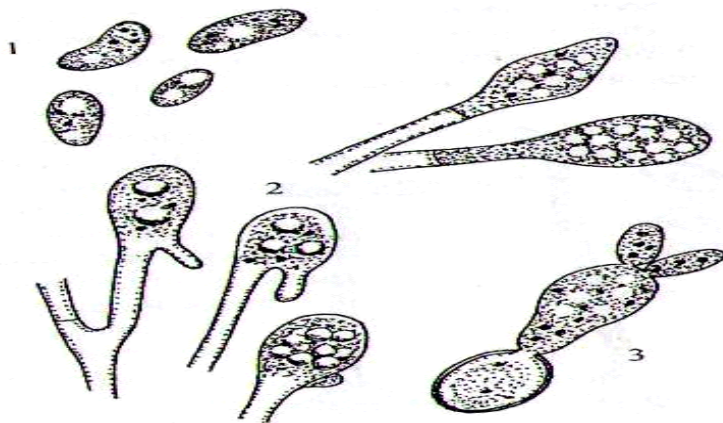
Əksər növlərdə koloniyalar karotinoidli piqmentlərin hesabına narıncı, çəhrayı, qırmızı rəngdə olur. Maya göbələyi fazası tək oval və uzunsov polyar tumurcuqlanan hüceyrələr şəklində olur. Bunlar da haploid və diploid ola bilər. Ballistosporlar əmələ gətirmirlər. Bəzi növlərdə sadə psevdomiseliyum formalaşır. Homo – və heterotallikdirlər. Teleomorf mərhələ cütləşən əks tipli hüceyrələrin konyuqasiyasından sonra inkişaf edir və toqqaya malik arakəsməli miseliyum əmələ gətirir. Miseliyumun arakəsmələri parentosomsuz dolipora malikdirlər. Miseliyumda interkalyar və ya terminal olaraq dairəvi, qalındıvarlı tünd piqmentli teliosporlar əmələ gəlir. Teliosporların cücərməsi zamanı nazik borulu və ya terminal oturan bazidiosporlu arakəsməsiz qısa armudvari bazidiumlar əmələ gəlir (şək. 68). Şəkərləri zəif qıçqırda bilir. İnoziti assimilyasiya edir və nişastayabənzər maddələr əmələ gətirir.



**Şəkil 68 . *Cystofilobasidium*: 1 – maya göbələyi hüceyrələri; 2 – Teliosporlar; 3 – sporidiumlu promiselium əmələ gətirən Teliosporlar**

### **Cins *Mrakia***

Koloniyaaları ağ və ya krem rəngli çox vaxt selikli olur. Maya göbələyi fazasında hüceyrələr oval və ya uzunsov formalı olub, tumurcuqlanma yolu ilə çoxalırlar. Adətən psevdomiseliyum əmələ gətirirlər. Miseliyumlu faza konyuqasiya olmadan inkişaf edir. Hiflər tək nüvəli və toqqasızdır. Miseliyumun septləri parentosomsuz doliporlara malikdir. Hiflərdə qalın divarlı teliosporlar əmələ gəlir ki, bunlar cücərərək 1 – 3 hüceyrəli bazidiumlar əmələ gətirirlər. Bazidiumlarda lateral və ya terminal olaraq, oval bazidiosporlar yerləşir (şək. 69). Qlükozanı qıvcırda bilirlər. İnoziti assimilyasiya etmirlər. Nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirirlər. Psixrofil orqanizmlər olub, əksər ştamlarda maksimal inkişaf temperaturu 22 – 25<sup>0</sup>C – dir.



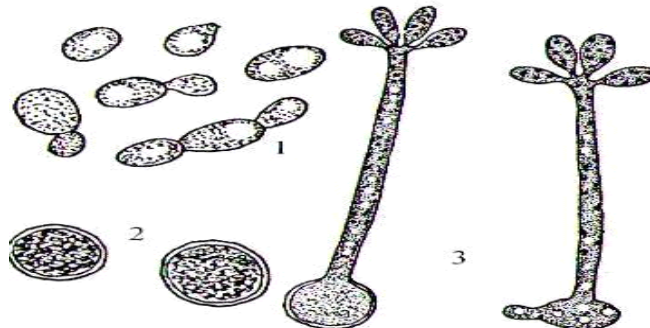
**Şəkil 69. *Mrakia*: 1 – maya göbələyi hüceyrələri; 2 – teliosporlar; 3 – sporidiumlu promiselium əmələ gətirən cücərmiş teliosporlar**

### **Cins *Sterigmatosporidium***

Kolonyaları krem rəngli və seliklidir. Hüceyrələri oval və ya uzunsov formada olur. Tumurucuqlar uzun çıxıntılarda (steriqmalarda ) əmələ gəlir və arakəsməli olur və steriqmanın distal ucunda yerləşirlər. Pseudomiseliyum və toqqalı əsl dikariotik miseliyum əmələ gətirirlər. Miseliyumda qalın divarlı hüceyrələr formalaşır ki, bunlar da dikariotik teliosporları xatırladır. Onlar bazidiumlara bənzər təkhüceyrəli strukturlar əmələ gətirirlər. Şəkərləri qıçqırtmırlar. İnoziti assimilyasiya edir və nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirirlər. Hüceyrə hidrolizatlarında ksiloza var.

### **Cins *Xanthophyllomyces***

Karotinoidli piqmentlərinin hesabına koloniyalar narıncı – qırmızı rəngli olur. Hüceyrələr dairəvi və ya qısa oval olub, tumurcuqlanma ilə çoxalırlar. Köhnə kulturalarda hüceyrələr xlamidosporlara çevrilir. Əsl miseliyum bunlarda yoxdur. Cinsi proses hüceyrələrinin öz tumurcuğu ilə konyuqasiyası nəticəsində baş verir. Konyuqasiyadan sonra ziqot uzun silindirik bazidiyuma çevrilir. Baziosporlar bazidiyumlarda terminal olaraq kiçik çıxıntılarda yerləşirlər (şək. 70). Bazidiosporlar tumurcuqlanma yolu ilə cücərilir. Qlükozanı qıçqırdırlar. İnoziti mənimsəyirlər. Nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirirlər. Cinsin yeganə növü *X. dendrorhous* – dur ki, bunun da anamorfu *Rhaffia rhodozyma* adı altında məlumdur. Bu növ ağacların yazda axan şirələrində məskunlaşır və onun təmiz kulturasından astaksantin maddəsi alınır ki, balıqların qidasına yem əlavəsi kimi qatılır.



**Şəkil 70. *Xanthophyllomyces dendrorhous*: 1 – vegetativ tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – köhnə kulturalarda yaranan xlamidosporlar; 3 – bazidiosporlu silindirik bazidiyumlər**

### 3.4. Bazidiomisetli affinitetin anamorf cinsləri

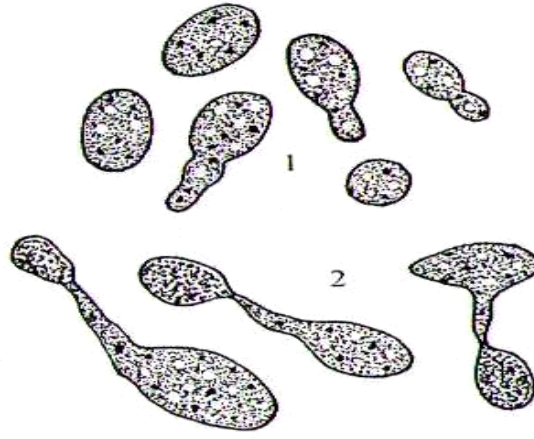
Askomisetli maya göbələklərində olduğu kimi, bazidiomisetli maya göbələyi növlərinin arasında da yalnız anamorf halında olanlar məlumdur. rRNT - nin nukleotidlər ardıcılıqlarının müqayisəsi göstərdi ki, bazidiomisetli affinitetin natamam maya göbələkləri yuxarıda baxılan hər üç sinifin *Urediniomycetes*, *Ustilaginomycetes* və *Hymenomycetes* nümayəndələrini özlərində əks etdirirlər. Bazidiomisetlərin çox növlü anamorf cinsləri filogenetik cəhətdən çox heterogen qruplara aiddir. Məsələn; *Cyptococcus* cinsinin müxtəlif növləri *Tremella*, *Flobasidium*, *Cystofilobasidium* cinslərin növlərinə çox oxşadırlar. *Rhodotorula* cinsinin növləri *Sporidiobolus*, *Rhodosporidium*, *Erythrobasidium* cinslərin anamorfları hesab olunurlar.

#### **Cins *Bensingtonia***

Kolonyaları ağ, krem rəngli, açıq çəhrayı, qəhvəyiyə çalan və ya boz – qırmızı rənglərə malik olur. Hüceyrələri oval və ya uzunsovdur. Tumurcuqlanma əsasən hüceyrə qütblərində baş verir və oturaqdır və ya qısa dişciklər üzərində olur. İkitərəfli simmetrik ballistosporlar əmələ gətirirlər. Ballistosporlar formaca düz və ya əyilmiş, apikulyant, oval, badamşəkilli, oraqvari və ya tumurcuqşəkilli olurlar. Pseudomiseliyum və ya əsl miseliyum əmələ gətirirlər. Miseliyumun septləri sadə məsaməlidir. Şəkərləri qıvcırtmırlar. İnoziti mənimsəyirlər və nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirmirlər. Hüceyrə hidrolizatlarında ksiloza yoxdur.

#### **Cins *Bullera***

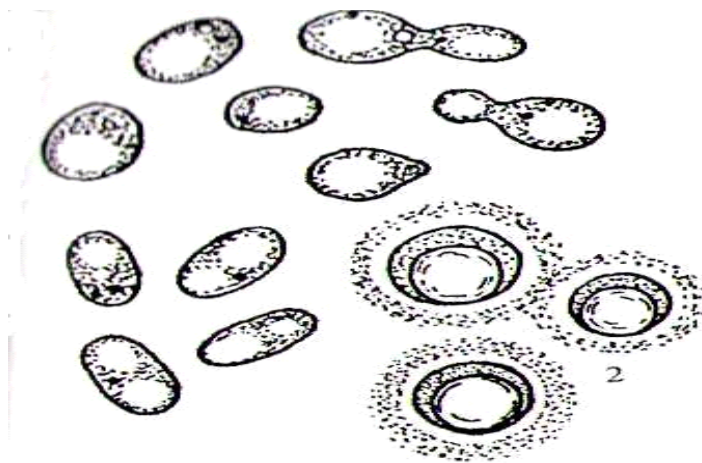
Kolonyaları ağ, krem rəngli, qəhvəyi, narıncı və ya qırmızı, selikli və ya qurudur. Hüceyrələri dairəvi, oval və ya uzunsovdur. Tumurcuqlanma əsasən polyardır, əmələ gələn tumurcuqlar oturaq və ya qısa dişciklərdə yerləşəndir. Əmələ gələn ballistosporlar radial və ya ikitərəfli simmetrikdir, dairəvidir, ellipsoidaldır, bəzən bucaqlıdır, damcışəkilli və ya oraqvaridir (şək. 71). Pseudomiseliyum və əsl miseliyum əmələ gətirirlər. Şəkərləri qıvcırtmırlar. Hüceyrə hidrolizatlarında kisiloza var.



**Şəkil 71. *Bullera*: 1- tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 - ballistosporlu hüceyrələr**

### **Cins *Cryptococcus***

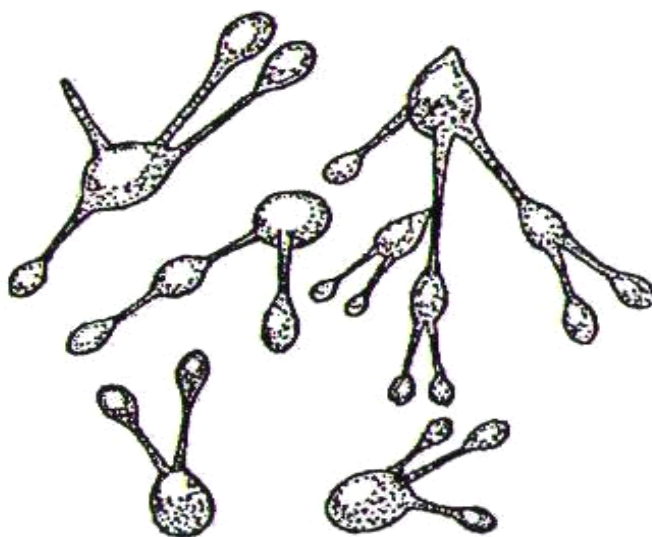
Kolonyaları ağ, krem rəngli, bəziləri qırmızı, sarımtıl, narıncı və ya açıq çəhrayı rənglidirlər. Əksər növlər seliklidir. Hüceyrələri əsasən dairəvi, oval və ya uzunsov olub, əsasən kapsulalaşmışdır (şək. 72). Vegetativ çoxalması polyar və ya çoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə gedir. Pseudomiselium və ya əsl miselium əmələ gətirirlər. Bütün növləri inoziti assimliyasıya edirlər. Əksər növləri nişastayabənzər birləşmələr əmələ gətirirlər. Hüceyrə hidrolizaflarında ksiloza var. Hər yerdə yayılıb. Maya göbələklərinin torpaqda və bitkilər üzərində bütün təbii zonalarında geniş yayılmış cinslərindən biridir. *Cryptococcus* cinsində *Filobasidium*, *Filobasidiella*, *Cyctofilobasidium* və digər telemorf cinslərin anamorfları təsnifləşdirilir.



**Şəkil 72. *Cryptococcus*: 1- cavan tumurcuqlanan hüceyrələr; 2- kapsulalı hüceyrələr**

### **Cins *Fellomyces***

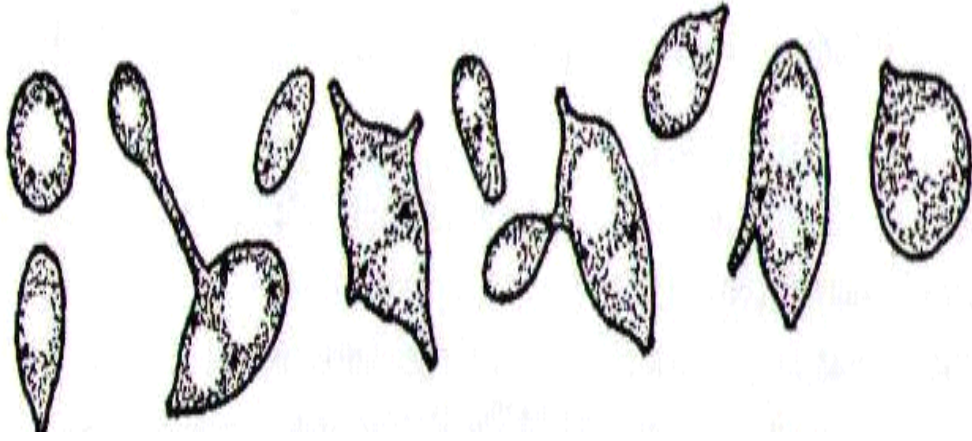
Hüceyrələri dairəvidən ellipsoidal formaya qədər ola bilər. Tumurcuqlar tək – tək steriqmaların sonunda əmələ gəlir və septanın yaranmasından sonra steriqmadan ayrılır. Bu ayrılma steriqmanın distal ucunda baş verir (şək. 73). Steriqmaların uzunluğu 4 mkm - ə qədər çatır və əsl miselium formalaşa bilər. Ballistosporlar əmələ gətirmirlər. Şəkərləri qıvcırtmırlar. Hüceyrə hidrolizatlarında ksiloza qeyd olunur. İnoziti və D – qlükuron turşusunu assimliyasıya edirlər.



**Şəkil 73. *Fellomyces penicillatus*: çıxıntılarında (steriqmalarda) tumurcuqlar olan hüceyrələr**

### **Cins *Kockovaella***

Koloniyaları bozumtul, bozumtul – sarı, bozumtul – narıncı rəngli olub, hüceyrələri dairəvi, qısa oval və ya tumrucuqşəkillidir. Çoxalması üç yolla gedir: adi tumurcuqlanma ilə (çox nadir halda), nazik çıxıntılarda (steriqmalarda) tumurcuq əmələ gətirməklə və ballistosporların formalaşması ilə (şək. 74). Ballistosporlar dairəvi, turpşəkilli, tumurcuqşəkilli və ya ellipsoidal formalıdır. Miselium və psevdomiselium əmələ gətirmirlər və şəkərləri qıvcırtmırlar. Hüceyrə hidrolizatlarında ksiloza var.



**Şəkil 74. *Kockovaella*: çixıntılarda tumurcuqlar əmələ gətirən hüceyrələr**

### **Cins *Kurtzmanomyces***

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

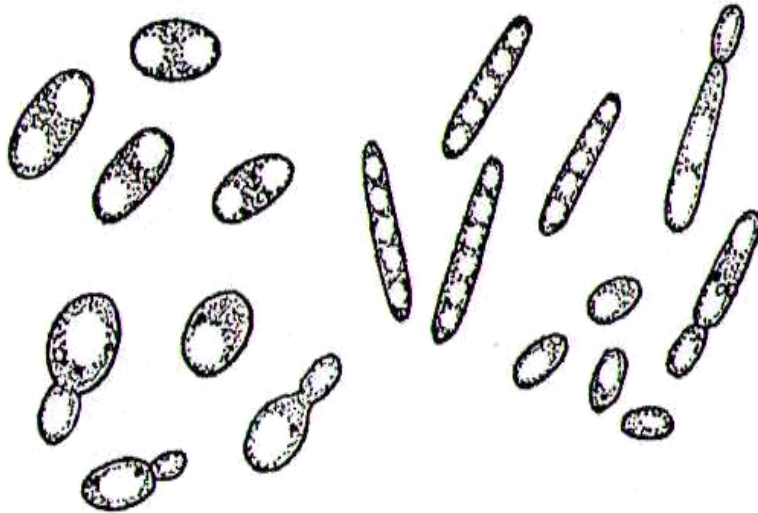
### **Cins *Pseudozyma***

Kolonyaları bozumtul ağ, çəhrayı, narıncı və ya qəhvəyi rənglidir. Kənarlarında substrat və hava miseliumu olur. Hüceyrələr formasına görə çox dəyişkəndir, çox vaxt oval və ya uzunsov formada olurlar. Miselium sept olan sahələrdə dartılmışdır. Çox vaxt lizisə uğrayan hüceyrələrdə sitoplazmanın ayrılması müşahidə olunur. Miseliumda uzun dişçiklərdə iy şəkilli blastokonidiumlar və konidiumların akropetal zənciri formalaşır. Sporogenez zamanı xlamidosporlar əmələ gələ bilər, lakin ballistosporlar yaranmır. Şəkərləri qıvcırtmırlar. İnoziti assimilyasiya edirlər. Nişastayabənzər maddələr əmələ gətirmirlər. Hüceyrə hidrolizatlarında ksiloza yoxdur. *Pseudozyma* cinsinin növləri müxtəlif natamam maya göbələyi cinslərində təsnifləşdirilmişdir (*Sporobolomyces*, *Candida*,

*Sterigmatomyces*, *Stephanoascus*). Molekulyar – bioloji t dqiqlatlar n tic sində bu n vl r *Pseudozyma* cinsinə aid edilmişlər. rRNT – nin n kleotidl r ardıcılığının m qayis si onların s rm li g b l kl rin anamorf m rh l si olduğunu g st rmişdir.

### **Cins *Rhodotorula***

Koloniyları qırmızı,   hrayı, ađ v  kremr nglidir. H ceyr ləri dair vi, oval v  ya uzunsov formadadır, b zi n vl rd  iy v  siqaret şəkillidir (ş k. 75). Vegetativ  oxalması  oxt r fli v  ya polyar tumurcuqlanma il  bař verir. Pseudomiselium v  ya  sl miselium formalařa bilir. Ballistosporlar  m l  g lmir. ř k rl ri qıcqırtmırlar. İnozitin assimilyasiyasına m nasib t d yiřk ndir. D – ql kuron turřusunu m nims mirl r v  niřastayab nz r madd   m l  g tirmirl r. H ceyr  hidrolizatlarında ksiloza m řahid  olunmur. Polifiletik cinsdir.



**ř kil 75. *Rhodotorula*: m xt lif n vl rin h ceyr ləri**

### **Cins *Sporobolomyces***

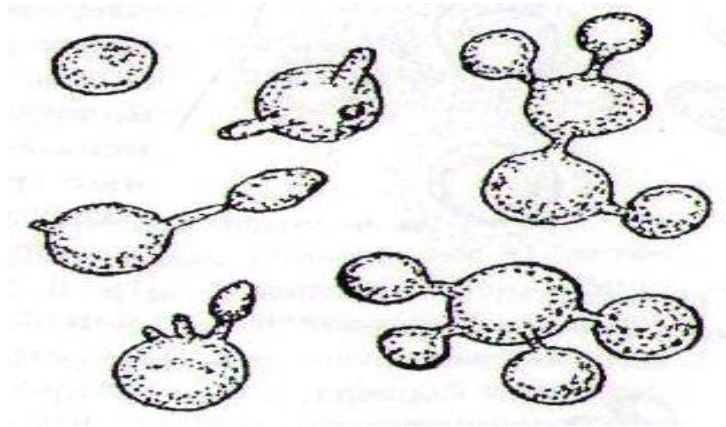
Koloniyları   hrayı, narıncı – qırmızı, krem r ngli v  ya sarımtıl q hv yi r nglidir. H ceyr ləri oval, iyř killi v  ya uzunsovdur. Tumurcuqlanma  sas n polyardır, b z n  oxt r flidir, tumurcuqlar oturaqdır v  ya qısa diřicikl r  z rində yerl řir. Ballistosporlar  m l  g tirir. Ballistosporlar ikit r fli simmetrikdir, allantoidli, lobyաř killi, badamř killi, damcıř killi v  oraqvaridir. Pseudomiselium v   sl miselium  m l  g tir  bilirl r. ř k rl ri qıcqırtmırlar v  h ceyr 



hidrolizatlarında ksiloza yoxdur. Bir çox növlər *Sporidiobolus* cinsinin anamorflarıdır.

### **Cins *Sterigmatomyces***

Kolonyalar ağ və ya krem rənglidir, hüceyrələri isə dairəvi və oval formalıdır. Vegetativ çoxalma zamanı 1 – 2 ədəd 3 mkm uzunluğunda konidiogen steriqmalar əmələ gətirir. Konidiumlar (tumurcuqlar) bu steriqmaların uclarında yaranır. Tumurcuqlar da həmçinin konidiumlu steriqmalar əmələ gətirə bilər ki, bu da qısa şaxələnmiş hüceyrə zəncirlərinin formalaşmasına gətirib çıxarır (şək. 76). Tumurcuğun ayrılması steriqmanın mərkəz hissəsində septanın əmələ gəlməsindən sonra baş verir. Miselium və ballistosporlar əmələ gətirmirlər. Şəkərləri qıçqırtmırlar. İnoziti assimilyasiya edirlər. Hidrolizatlarında ksiloza yoxdur.

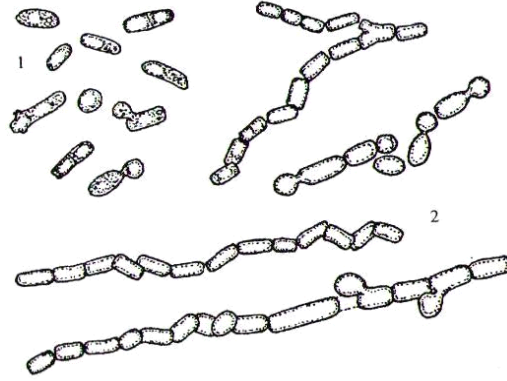


**Şəkil 76. *Sterigmatomyces halophilus*: çixıntılarda tumurcuq olan hüceyrələr**

### **Cins *Trichosporon***

Bu cinsin növlərinin koloniyaları krem rəngli, selikli və ya qurudur. Çoxlu miqdarda arakəsməli miselium əmələ gətirirlər (şək. 77). Miselium artrosporlara parçalanır. Miseliumda həmçinin blastokonidilər, şaxələnmiş apressorilər və endosporlar formalaşa bilər. Tumurcuqlanan hüceyrələr və psevdomiselium bir qayda olaraq müşahidə olunmur. Miselium septləri doliporludur. Şəkərləri qıçqırtmırlar. Hüceyrə hidrolizatlarında ksiloza vardır. Filogenetik cəhətdən heterogen cinsdir və

əvvəllər buraya həm askomisetli, həm də bazidiomisetli affinitet növlər daxil edilmişdi. Hal – hazırda isə bu cinsdə yalnız bazidiomiset affinitetin anamorf növləri birləşdirilir. Bunlar da çoxlu sayda artrokonidlərin əmələ gəlməsi ilə xarakterizə olunurlar.



**Şəkil 77. *Trichosporon*: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – artrosporlara parçalanan miselium**

#### **Cins *Tsuchiyaea***

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

#### **Cins *Udeniomyces***

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

## IV FƏSİL

### MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN İDENTİFİKASIYASI

#### **4.1. Maya göbələyi növünün standart təsviri üçün istifadə olunan əlamətlər**

Maya göbələklərində növün təsviri üçün standart dəst əlamətlər işlənmişdir. Maya göbələklərinin morfolojiyasının təsviri və fizioloji testlərin qoyulması üçün standart tərkibli xüsusi qidalı mühitlər istifadə olunur. Aşağıda göstərilən əlamətlər növlərin xarakteristikası üçün istifadə olunur:

1) Duru qidalı mühitdə böyümə: qidalı mühitin səthində nazik qatın (örtüyün) əmələ gəlməsi, həlqələr və 30 günlük kulturada çöküntü, hüceyrələrin forması və 3 günlük kulturada vegetativ çoxalma üsulu, hüceyrələrin ölçüsü;

2) Səmənilə – aqar bərk qidalı mühitdə böyümə: becərmənin 30 – cu günündə ştrixin təsviri, 3 – günlük kulturada hüceyrənin morfolojiyası, nəhəng koloniyanın təsviri;

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

4) Ballistosporların əmələ gəlməsi və forması;

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

6) Şəkərləri qısqırtması: 5-10 mənbədən ibarət qısqırma spektri (qlükoza, qalaktoza, maltoza, laktoza, raffinoza, treqaloza və s.) ;

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

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

8) Azot mənbələrinin assimilyasiyası ( $\text{KNO}_3$  ,  $\text{KNO}_2$  , kadaverin, L-lizin, etilamin);

9) Vitaminlərsiz mühidə böyümə: böyümə müşahidə olmadıqda fərdi vitaminə (biotin, tiamin, piridoksin, paraaminobenzol turşusu, inozit) olan ehtiyacın müəyyənlişməsi;

10) Yüksək osmotik təzyiqli mühidlərdə böyümə: osmotolerantlıq ( 50 - 60% qlükoza olan mühidlərdə böyümə), halotolerantlıq ( NaCl müxtəlif qatılıqlarında, 10% NaCl və 5% qlükoza olan mühidlərdə böyümə);

11) Böyümənin temperatur sərhədləri (25, 28, 34, 37, 40<sup>0</sup> C);

12) Nişastayabənzər maddələrin sekresiya (ifraz) olunması;

13) Sikloheksimidə davamlılığı;

14) Sidik cövhərini hidroliz edə bilməsi;

15) Arbutini parçalaya bilməsi;

16) Jelatini pıxtalaşdırma bilməsi;

17) Yağları hidroliz etməsi;

18) Üzvi turşular əmələ gətirməsi;

19) Efirlər əmələ gətirməsi;

20) Hüceyrəxarici polisaxaridlərin monosaxarid tərkibi;

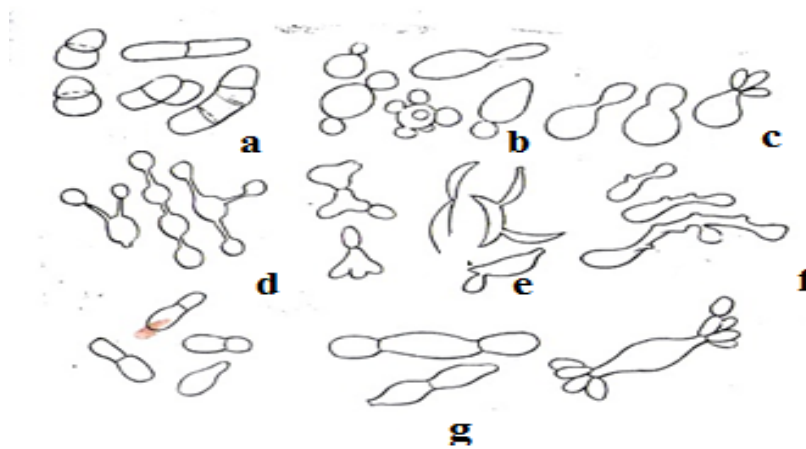
21) Q kofermentinin tipi.

Bu təsvirlərlə yanaşı digər xarakteristikalar da müəyyən oluna bilər. Bunlara daha geniş spektrli birləşmələrin assimilyasiyası, müxtəlif növ öldürücü toksinlərə davamlılıq və həssaslıq, DNT – nin yaxın növlərlə homologiya səviyyəsi, DNT – nin PZR analiz nəticələri, rDNT – in nukleotidlərinin ardıcılıq nəticələri aiddir. Növün təsvirinə mütləq tədqiq olunan ştamların sayı, haradan və nə vaxt ayrıldığı barədə məlumatlar daxil edilməlidir. Yuxarıdakı kriteriyalar üzrə yeni növün təsviri çap dilində və həmçinin latın dilində verilməlidir.

## 4.2. Vegetativ çoxalma prosesinin xarakteristikası

### 4.2.1. Vegetativ çoxalma üsulları

Maya göbələklərinin vegetativ çoxalması tumurcuqlanma və bölünmə yolu ilə gedir. Köndələn arakəsmənin (septin) əmələ gəlməsi hesabına bölünərək çoxalma *Schizosaccharomyces* və *Endomycetaceae* fəsiləsinə aid olan mayayabənzər göbələklər üçün xarakterikdir (şək. 78 a). Tumurcuqlanma zamanı hüceyrənin səthində kiçik qabarma (tumurcuq) əmələ gəlir, tədricən böyüyərək ana hüceyrə ölçüsünə çatır və ana hüceyrədən ayrılır. Tumurcuğun ana hüceyrədən ayrıldığı yerdə həlqəşəkilli çapıq (iz) qalır. Ana hüceyrənin səthinin müxtəlif sahələrində eyni zamanda və ya ardıcıl olaraq tumurcuqlar əmələ gəlirsə buna çoxtərəfli tumurcuqlanma deyilir (şək. 78 b). Tumurcuq bəzən geniş əsasda əmələ gəlir və ayrılma zamanı çox darlaşır. Bəzi hallarda isə tumurcuq çox dar əsasda formalaşır. Bu hallar *Cryptococcus* cinsinin nümayəndələrində rast gəlinir (şək. 78c). *Sterigmatomyces* cinsinin nümayəndələrində tumurcuqlar steriqməyə bənzər uzun çıxıntılar üzərində əmələ gəlir (şək. 78 d). Üçbucaqşəkilli (*Trigonopsis*) və oraşəkilli (*Selenotila*) hüceyrələrdə tumurcuqlar hüceyrənin qabarıq olan nahiyəsində və uc hissəsində formalaşır (şək. 78 e). *Sympodiomyces* göbələklərində tumurcuqlar konidiforların ucunda əmələ gəlir (şək. 78 f). Bəzi hallarda tumurcuq əmələ gəldəndən sonra ana hüceyrədən arakəsmə (septa) ilə ayrılır. Belə çoxalmaya tumurcuqlu bölünmə deyilir. Tumurcuqlu bölünmə monopolyar və bipolyar ola bilər (şək. 78 g).

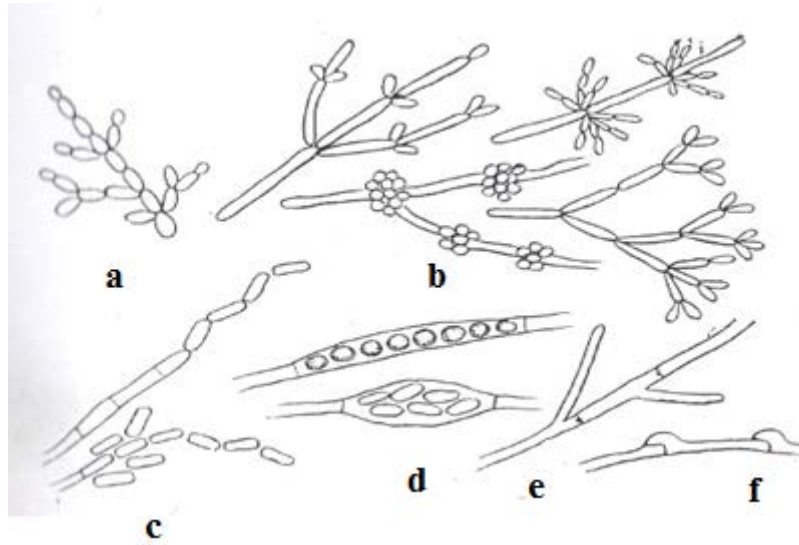


Şəkil 78. Maya göbələyinin vegetativ çoxalması

Tumurcuqlanma zamanı əmələ gələn yeni hüceyrələr ana hüceyrədən ayrılırsa bu zaman əmələ gələn hüceyrələr yığıcı psevdomiselium adlanır. Psevdomiselium eyni ölçülü uzunsov hüceyrələrdən təşkil olunubsa buna primitiv forma deyilir (şək. 79 a). Yaxşı inkişaf etmiş psevdomiselium uzanmış, çox vaxt süpürgəşəkilli psevdohiflərdən ibarət olur (şək. 79 b). *Torulopsis* və *Candida* cinsləri məhz bu əlamətlərə görə bir – birindən fərqlənirlər. Belə ki, *Candida* cinsli göbələklər psevdomiselium əmələ gətirə bilirlər, *Torulopsis* cinsli göbələklərdə isə bu müşahidə olunmur.

Maya göbələkləri bölünmə yolu ilə çoxaldıqda, onların əmələ gətirdikləri sapvari strukturlar (hiflər) əsl miseliumu formalaşdırırlar. Belə miselium hifləri ayrı-ayrı hüceyrələrə parçalana bilər və əmələ gələn hüceyrələr artrospor adlanır (şək. 79 c). Köhnə kulturaların hüceyrələrində qeyri – cinsi sporlar (endosporlar) əmələ gələ bilər. Bu halda hüceyrələr bəzən şişmiş şəkildə olurlar (şək. 79 d).

*Ambrosiozyma* cinsinin nümayəndələrində hiflərin arakəsməsindəki məsamədə genişlənmə mövcud olur (şək. 79 e). Bazidiomisetli maya göbələkləri toqqalı miseliuma malik olurlar (şək. 79 f).



**Şəkil 79. Miseliumun tipləri**

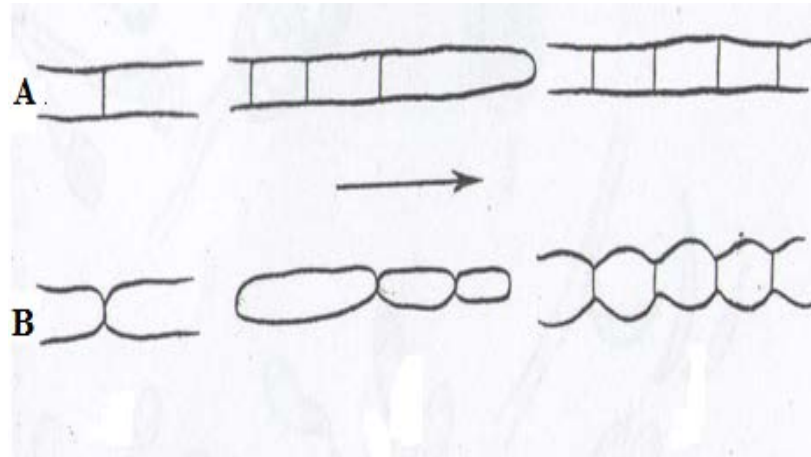
Maya göbələklərinin əmələ gətirdikləri həqiqi və yalançı miseliumları fərqləndirmək çox vacibdir və bunun üçün aşağıdakıları bilmək lazımdır.

1) Əsl miseliumun hüceyrələri arasında düz arakəsmələr mövcud olduğu halda (şək. 80A), psevdomiseliumun hüceyrələri bir – biri ilə daralmış ucları vasitəsilə birləşmiş olurlar (şək. 80 B).

2) Əsl miseliumda hiqlərin ucundakı hüceyrələr digər hüceyrələrdən uzun olur (şək. 80A), psevdomiseliumun hüceyrələri isə əksinə - ucdakı hüceyrələr kiçik ölçülü olurlar (şək. 80 B).

3) Əsl miseliumda hüceyrələr arasındakı septallarda dartılma yoxdur (şək. 80A), psevdomiseliumun hüceyrələri arasında dartılma aydın görünür (şək. 80B).

Maya göbələləklərinin vegetativ çoxalma üsullarını onların mikromorfoloji təsviri zamanı müşahidə etmək olar. Miselium və psevdomiseliumun əmələ gəlməsini kartoflu – qlükozalı aqar qidalı mühitində və ya əşya şüşəsi üzərindəki kulturada izləmək olar.



**Şəkil 80. Həqiqi və yalançı miselium arasındakı fərq: A – əsil miselium, B – psevdomiselium**

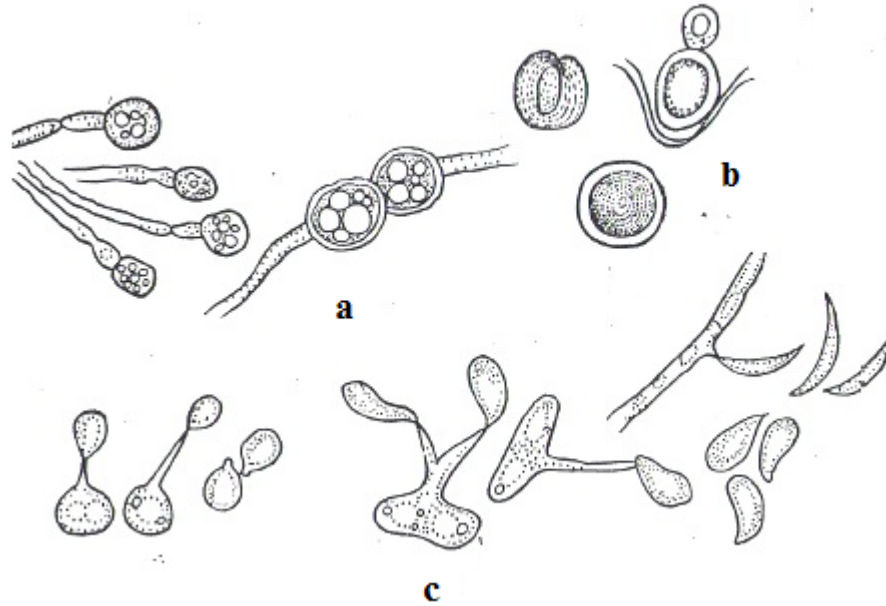
#### **4.2.2. Xlamidosporların və ballistosporların əmələ gəlməsi**

Xlamidosporlar vegetativ hüceyrələrdən interkalyar və terminal olaraq əmələ gələn qalın divarlı sükunətdə olan hüceyrələrdir. Bu törəmələr, hiqlərin ayrı – ayrı hüceyrələrinin lipidlə dolması və dairəvi forma alması ilə əmələ gəlir (şək. 81 a). Xlamidosporların əmələ gəlməsi *Candida albicans* patogen maya göbələyinin xarakterik əlamətidir.

Bir çox maya göbələklərində (*Cryptococcus*, *Lipomyces*) sükunətdə olan oxşar hüceyrələr miseliumsuz əmələ gəlir. Yeni qidalı mühitə daxil olan belə hüceyrələr

hücrə divarının xarici qatından azad olub tumurcuqlana bilirlər ( şək. 81 b).

Ballistosporlar qeyri – cinsi sporlar olub hücrələrin steriqma adlanan çıxıntılarından iti ucunda əmələ gəlir və yetişdikdə ətrafa tullanılır ( şək. 81 c). Ballistosporların əmələ gəlməsi qeyri – cinsi çoxalmanın xarakterik üsuludur və *Sporobolomyces*, *Bullera*, *Sporidiobolus* və *Tilletiopsis* cinslərində müşahidə olunur.



**Şəkil 81. Maya göbələklərinin xlamidosporları və ballistosporları : a – miselium hiqlərindəki terminal və interkalyar xlamidiosporlar; b – miseliumsuz xlamidiosporlar, onlardan biri inkişafdadır; c – simmetrik və asimmetrik ballistosporlar**

#### 4.2.3. Bərk və maye qidalı mühitlərdə inkişaf

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

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

Koloniyanın ( və ya ştrixin) rəngi onların əmələ gətirdikləri piqmentdən asılıdır. Sarı, narıncı və qırmızı piqmentlərin olması *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* cinsləri və *Cryptococcus* cinsinin bəzi nümayəndələri üçün xarakterikdir. Qidalı



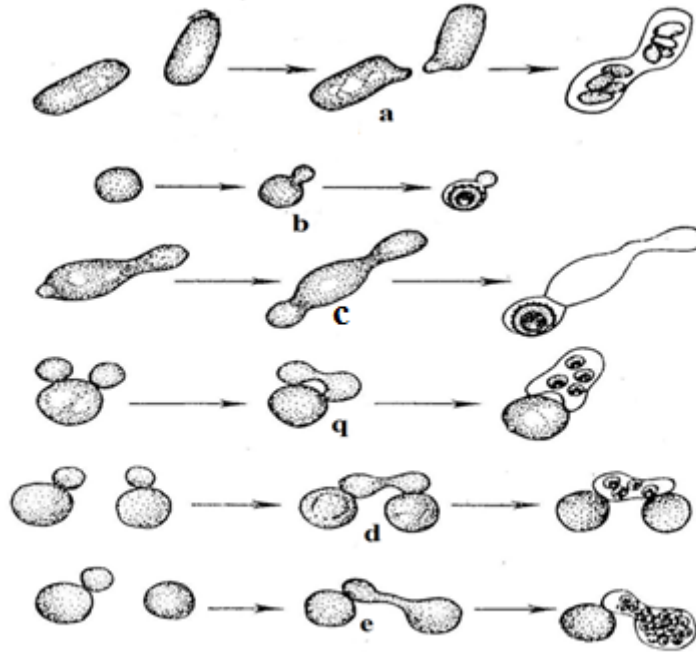
mühitə diffuz edən kərpici – qırmızı rəng *Metschnikowia pulcherrima* növü üçün xarakterikdir. Maya göbələklərinin əksəriyyəti piqment əmələ gətirmirlər və onların koloniyası rəngsiz və ya azca kremli və qəhvəyiyə çalır. *Hansenula* və *Pichia* cinslərinin bəzi növlərinin cizgilərində çəhrayı rəngin olması onların bol spor əmələ gətirmələri ilə, *Nadsonia* və ya *Lypomyces* cinsli maya göbələklərinin qəhvəyi və şokolad rəngli askosporların əmələ gəlməsi ilə bağlıdır. Tünd – yaşıldan kömürü – qara piqmentin əmələ gəlməsi *Phaeococcus* və *Aurebasidium* cinsli maya göbələkləri tərəfindən törədilir.

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

### **4.3. Cinsi çoxalma prosesinin xarakteristikası**

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

Diploid nüvənin meyotik (reduksion) bölünməsi nəticəsində, haploid sporlar əmələ gəlir (askosporlar və ya sporidiumlar). Haploid maya göbələklərində spor əmələgəlmədən əvvəl, iki hüceyrənin qovuşması (kopulyasiya və ya konyuqasiya) prosesi baş verir. Burada da iki müxtəlif tərəfdaş iştirak edir: iki asılı olmayan hüceyrələr – ana hüceyrə və tumurcuq; bir və ya müxtəlif hüceyrələrdə əmələ gələn iki tumurcuq, yaxud tumurcuq və ayrıca hüceyrə (şək. 82).



**Şəkil 82.** Maya göbələklərində konyuqasiyanın müxtəlif üsulları; a – *Schizosaccharomyces octosporus*; b – *Debaryomyces hansenii*; v – *Nadsonia elongata*; q, d, e – *Lipomyces spp.*

Maya göbələklərində müxtəlif cinsiyyətlik hadisəsi mövcuddur. Bununla əlaqədar olaraq onları homo – və heterotallik orqanizmlərə ayırırlar. Birincilərdə eyni haploid hüceyrədən əmələ gələn partnyorlar və ya bir sporun əjdadları konyuqasiya edə bilər. Heterotallik maya göbələklərində bu proses yalnız müxtəlif haploid hüceyrələrdən əmələ gələn hüceyrələr arasında mümkün olur. Belə ki, onlar arasında fərqli cinsi müxtəlifliklər mövcuddur. Baxmayaraq ki, sonuncular morfoloji quruluşda öz əksini tapmır, mikologiyada “cins” termini əvəzinə, “cütləşmə tipi” termini istifadə edilir. Bu tiplər “+” və “-” işarələrlə yaxud da latın və ya yunan hərfləri ilə: a və  $\alpha$ ; h + və h – ilə adlandırılır. Askospor əmələ gətirən maya

göbələklərində yalnız bipolyar heterotallizm müşahidə olunduğu halda, bazidiomisetli maya göbələkləri arasında bi – və tetrapolyar cütləşmə sisteminə malik olan orqanizmlər də mövcuddur.

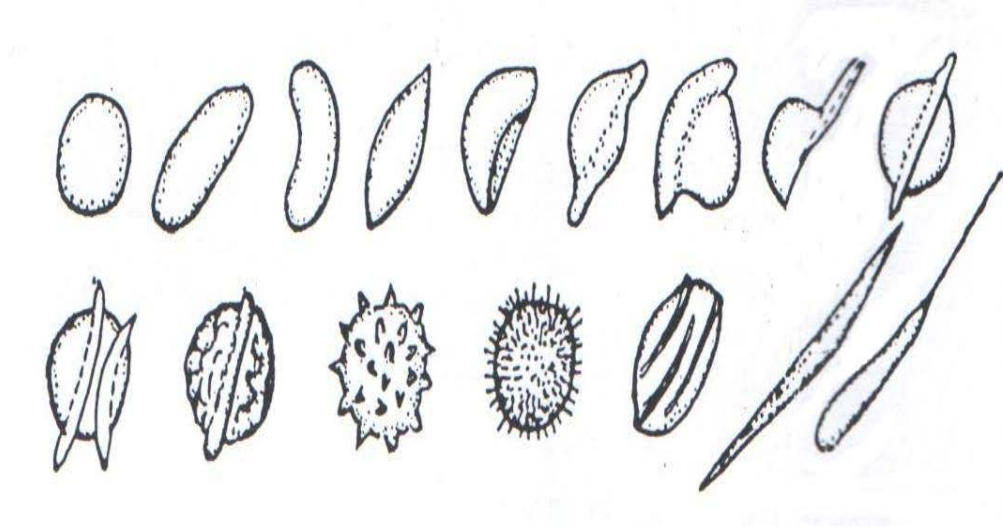
Diploid və homotallik haploid maya göbələklərində spor əmələ gətirmənin induksiyası mövcud şəraitin seçilməsindən asılıdır. Bunun üçün maya göbələklərinin zəngin qidalı mühitlərdə yetişdirilməsinə (sporulyasiyadan əvvəl) və az əlverişli karbon mənbəyi olan qidalı mühitdə aktiv böyüyən kulturaların əkilməsinə nail olunmalıdır. Bu da vegetativ böyüməni məhdudlaşdırır və meyozu induksiya edir. Standart qidalı mühitlər yaxşı nəticələrin əldə olunmasına zəmanət vermir və burada orqanizmin spesifik xüsusiyyətlərini nəzərə almaq vacibdir. Məsələn, osmofil maya göbələklərində spor əmələ gəlmə prosesinə qidalı mühitdə yüksək miqdarda (10%) NaCl olması yaxşı təsir edir. *Lipomisetlərdə* isə sporogenezə qidalı mühitdə azotlu maddələrin qatılığının az olması müsbət təsir edir. *Nadsonia* cinsinin nümayəndələri +15<sup>0</sup> C – dən yuxarı temperaturda askospor əmələ gətirmirlər.

Aktiv spor əmələ gətirməni hüceyrə suspenziyasını 53 – 65<sup>0</sup>C temperatura qədər qızdırmaqla yüksəltmək olar. Bu zaman vegetativ hüceyrələr öz həyat fəaliyyətlərini 10 dəqiqədən çox saxlaya bilmir. Sporlar isə temperatura davamlıdırlar. Deməli, 10 dəqiqədən sonra qidalı mühitdə yalnız sporlar canlı qala bilir. Bu sporları yeni qidalı mühitə əkdikdə əmələ gələn kultura yüksək cinsi aktivliyə malik olur.

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

Askosporların morfologiyasında olan müxtəliflik nəzərə çarpacaq dərəcədə özünü biruzə verir. Bu, adətən taksonomik əlamət kimi dəyərləndirilir (şək. 83). Askosporların yetişməsindən sonra bəzi maya göbələklərində ask uzun müddət intakt olaraq qalır, onun divarları vaxtaşırı lizisə uğrayır, yalnız sporların böyüməsi

və yetişməsi zamanı partlayır. Digər maya göbələklərində askosporlar yetişdikdən dərhal sonra azad olurlar.



**Şəkil 83. Maya göbələklərinin askosporları**

Askospor əmələ gətirən maya göbələklərindən fərqli olaraq bazidiomisetli maya göbələkləri ekzogen cinsi spora olan – sporidiumlar əmələ gətirirlər. Uyğun tip cütləşmənin haploid hüceyrələrinin konyuqasiyasından sonra ikinüvəli (dikariotik) toqqalı miselium əmələ gəlir. Belə miseliumda terminal və ya interkalyar olaraq, çoxsaylı lipid möhtəviyatları ilə dolmuş qalın divarlı hüceyrələr formalaşır. Bu hüceyrələr teliospor və ya teleytospor adlanır. Formasına görə onlar yumru, oval, qanelsəkilli, künclü və ya armudşəkilli ola bilər. Onlar aqar qatında əmələ gəlir və onların aşkar olunması üçün koloniya altından aqarın bir hissəsinə mikroskop altında baxılması vacibdir. Sükunət mərhələsindən sonra teleytosporlar septli (2 – 4 hüceyrəli) və ya septsiz (biri hüceyrəli) struktur olan promiselium əmələ gətirirlər. Promiselium üzərində sporidiumlar əmələ gəlir. Septli promiseliumda sporidiumlar terminal və ya lateral olaraq, septsiz promiseliumda isə terminal olaraq əmələ gəlir. Bəzi orqanizmlərin promiseliumunda sporidiumlar ayrılmadan tumurcuqlanır və nisbətən kiçik ölçülü ikincili sporidiumları əmələ gətirirlər.

Maya göbələklərində buna bənzər həyat siklinin aşkar olunması zamanı teliosporların yetişməsi və əmələ gəlməsi üçün əlverişli şəraitin olması haqqında məlumatlar məhduddur. Teliosporların əmələ gəlməsi düyü və qarğıdalı – aqar

qidalı mühitlərində yaxşı müşahidə olunur. Bunun üçün mezofil ştamları otaq temperaturunda, psixrofilləri isə 5 – 12<sup>0</sup> C temperaturda becərmək tələb olunur.

#### 4.4. Fizioloji əlamətlər

Fizioloji əlamətlər, maya göbələklərinin müəyyən şəraitdə qida maddələrinə tələbatını əhatə edir. İdentifikasiya məqsədilə aşağıdakı fizioloji əlamətlər istifadə olunur: anaerob şəraitdə şəkərlərin karbon qazına və etanola qədər qıvcırması, aerob şəraitdə karbon mənbələrinin mənimsənilməsi, müxtəlif azot mənbələrinə münasibəti, vitaminsiz mühitdə inkişafı, maksimum temperatur həddi, yüksək osmotik təzyiqdə bitə bilməsi, antibiotiklərə həssaslığı və s.

Fizioloji testlərin aparılması zamanı təzə (adətən 1 – 2 günlük), aktiv böyüyən maya göbələyi kulturasından istifadə olunması, yüksək təmizliyə malik maddələrdən istifadə olunması tələb olunur.

Şəkərlərə qarşı münasibətdə onu bilmək lazımdır ki, əgər maya göbələyi hər hansı bir şəkəri qıvcırda bilirsə, deməli o qlükozanı da qıvcır. Digər tərəfdən, maya göbələyi hər hansı bir şəkəri qıvcırda bilirsə (anaerob şəraitdə), deməli bu şəkəri (aerob şəraitdə) assimilyasiya edə bilər. Sonuncunun əksi mütləq deyil.

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

Maya göbələklərinin vacib taksonomik əlamətlərindən biri vahid azot mənbəyi kimi nitratları mənimsəməsidir. Belə ki, maya göbələkləri içərisində nitratları mənimsəyən və mənimsəməyənlər mövcuddur.

Maya göbələklərinin vitaminsiz mühitdə inkişafı əlavə taksonomik əlamət kimi istifadə olunur. Əksər maya göbələkləri onlara lazım olan vitaminləri sintez edə bilər. Lakin bəzi növlər, məsələn, *Hanseniaspora* və *Kloeckera* cinslərinin nümayəndələri inozitə və pantoten turşusuna ehtiyac duyurlar. Maya göbələkləri daha çox biotin və tiamin vitaminlərinə ehtiyac duyurlar.

Maya göbələklərinin identifikasiyasını yekunlaşdırmaq üçün onların osmotolerantlıq dərəcəsi yoxlanılır. Bunun üçün onlar 50 – 60 % şəkər olan mühitdə becərilir.

Əksər maya göbələkləri üçün optimal inkişaf temperaturu 20 – 28<sup>0</sup>C intervalında mövcuddur. Bununla belə, bu intervaldan aşağı və ya yuxarı temperaturda bitən maya göbələkləri də mövcuddur. Bəzi növlər 30 – 39 və 40 – 45<sup>0</sup>C temperaturda inkişaf edə bilirlər.

Maya göbələklərinin antibiotikə qarşı davamlılığı əsasən sikloheksimidə (1 mkq/ml) münasibətinə görə təyin olunur.

#### **4.5. Biokimyəvi və genetik əlamətlər**

Maya göbələklərinin diaqnostikası məqsədilə onlarda bəzi enzimatik proseslərin mövcudluğu, spesifik metabolitlərin sintezi, hüceyrəxarici polisaxaridlərin əmələ gəlməsi və onun monosaxarid tərkibi kimi əlamətlər öyrənilir. Bunlara ureaza aktivliyi, arbutinin hidrolizi, jelatinin pıxtalaşması, yağların hidrolizi, üzvi turşular əmələ gətirməsi, efirlər və nişastayabənzər maddələrin biosintezi, hüceyrəxarici polisaxaridlərin monosaxarid tərkibinin təyini daxildir.

Ureaza sidik cövhərini parçalayan enzimdir. Bu əlamətə görə maya göbələkləri ureazamüsbət və ureazamənfi ola bilirlər. Əksər maya göbələkləri sidik cövhərini parçalamaq qabiliyyətinə malikdirlər.

Arbutini hidroliz etmə qabiliyyəti maya göbələklərində  $\beta$  – qlükozidaza enziminin olmasını göstərir. Bu enzim sellobiozanı və salisini parçalaya bilir. Bu enzimə sellobiaza da deyilir.

Jelatinin hidroliz etməsi maya göbələklərində proteolitik enzimlərin, yağları hidroliz etməsi isə onlarda lipaza enziminin olmasını göstərir.

Bir çox maya göbələkləri üzvi turşular əmələ gətirməklə qidalı mühiti turşulaşdırırlar. Bu halda onlar sirkə, limon, izolimona, kəhrəbə və südturşularını sintez edirlər. *Brettanomyces* və *Dekkera* cinslərinin nümayəndələrində turşu əmələgətirmə qabiliyyəti çox yüksək dərəcədə müşahidə olunur.

Bəzi maya göbələkləri, məsələn, *Hansenula*, *Brettanomyces* cinslərinin nümayəndələri xarakterik iyə malik uçucu maddələr sintez edə bilirlər. Bu maddələr efirlərdir və onların mövcudluğu iyə görə təyin olunur.

Maya göbələklərinin nişastayabənzər maddələr əmələ gətirməsi lyaqol məhlulunda göy rəngə boyanma ilə təyin olunur. Bu xassə çox az maya göbələklərinə xasdır və əsasən *Cryptococcus macerans*, *Rhodsporidium infirmo – miniatum*, *Phaffia rhodosyma* növlərində müşahidə olunur.

Maya göbələklərinin identifikasiyasında hüceyrəxarici polisaxaridlərin əmələ gəlməsi və onların monosaxarid tərkibinin öyrənilməsi vacib əlamətlərdəndir. *Lipomyces* cinsinin nümayəndələrinin hüceyrəxarici polisaxaridinin tərkibində qalaktoza, *Cryptococcus* cinsinin nümayəndələrində isə ksiloza mövcud olur. Bu əlaməti öyrənmək üçün maya göbələyi hüceyrələrini sentrifüqalaşdırmaqla hüceyrəxarici polisaxarid ayrılır, sonra onu 2 N H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> məhlulu ilə hidrolizə uğradırlar. Xromatoqrafiya üsulu ilə hidrolizatda monosaxaridlər təyin olunur.

Son illərdə molekulyar biologiyanın inkişafı ilə bağlı olaraq molekulyar genetik üsulların taksanomiyada tətbiqi özünə yer almışdır. Buna ilk növbədə DNT – nin homolojiya dərəcəsi, müəyyən genlərdə nükleotidlərin ardıcılığının təyini aiddir.

#### **4. 6. Maya göbələyi növünün təsvirinin standart sxemi**

Maya göbələyi növünün təsviri üçün standart kompleks əlamətlər mövcuddur. Aşağıda göstərilən sxem növləri xarakterizə etmək üçün istifadə olunur. Maya göbələyi morfologiyasının təsviri və fizioloji testlərin qoyulması üçün standart tərkibli xüsusi qidalı mühitlər istifadə olunur.

Duru qidalı mühitdə inkişafı: səthdə pilyonkanın (örtüyün və həlqənin) əmələ gəlməsi, 30 günlük kulturada çöküntü, hüceyrələrin forması və 3 günlük kulturada vegetativ çoxalma üsulu, hüceyrələrin ölçüsü müəyyən edilir.

Səmənili – aqar qidalı mühitində inkişafı: becərilmənin 30 – cu günündə ştrixin təsviri, nəhəng koloniyanın təsviri aparılır, 3 – günlük kulturada hüceyrənin morfologiyası öyrənilir.

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

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

Şəkərləri qıvcırtması: 5 – 10 mənbdən ibarət qıvcırma spektri (qlükoza, qalaktoza, maltoza, laktoza, raffinoza, treqaloza və s.).

Karbon mənblərinin assimilyasiyası: 30 – 40 mənbdən ibarət spektr (qlükoza, qalaktoza, L – sorboza, saxaroza, maltoza, sellobioza, treqaloza, laktoza, melibioza, raffinoza, melositoza, inulin, nişasta, D – ksiloza, L – arabinoza, D – arabinoza, D – riboza, L – ramnoza, D – qlükozamin, N – asetil – D – qlukozamin, metanol, etanol, qliserin, eritrit, ribit, dulsit, D – mannit, D – sorbit, alfa – metil – D – qlükozid, salisin, D – qlukonal, DL – laktat, suksinat, sitrat, inozit, heksadekan, nitratlar, nitritlər, 2 keto – D – qlükonat, 5 – keto – D – qlükonat, saxarat, ksilit, L – arabit, arbutin, propan – 1,2 – diol, butan – 2,3 – diol və b.).

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

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

Yüksək osmotik təzyiqli mühitlərdə böyümə: osmotolerantlıq, halotolerantlıq (50 – 60% qlükoza olan mühitlərdə böyümə, NaCl duzunun müxtəlif qatılıqlarında böyümə 10% NaCl və 5% qlükoza olan mühiddə böyümə).

Böyümənin temperatur sərhədləri: 25, 28, 34, 37, 40<sup>0</sup>C temperaturda böyümə.

Nişastayabənzər maddələri əmələ gətirməsi.

Sikloheksimidə davamlılığı.

Sidik cövhərini hidroliz etməsi.

Arbutini parçalaması.



Jelatini pıxtalaşdırması.

Yağları hidroliz etməsi.

Üzvi turşular əmələ gətirməsi.

Efirlər əmələ gətirməsi.

Hüceyrəxarici polisaxaridlərin monosaxarid tərkibi.

Q kofermentinin tipini əmələ gətirməsi.

Bu təsvirlərə digər xarakteristikalar əlavə oluna bilər. Məsələn, daha geniş spektrli birləşmələrin assimilyasiyası, müxtəlif növ toksinlərə davamlılıq və həssaslıq, DNT – nin yaxın növlərlə homoloji səviyyəsi, DNT – nin PZR analiz nəticələri, r DNT – nin ITS və D1/D2 sahələrinin nukleotid ardıcılıqlarının nəticələri. Bu təsvirlərə mütləq tədqiq olunan maya göbələklərinin nə vaxt və haradan ayrılması, öyrənilən ştammların sayı əlavə olunmalıdır.

Bu sxem üzrə analiz olunmuş növün diaqnozu latın dilində göstərilməlidir.

#### **4.7. Anamorf maya göbələklərinin identifikasiyasının xüsusiyyətləri**

Askomisetli və bazidiomisetli göbələkləri cinsi çoxalmanın xarakterinə görə asan ayırd etmək olur. Belə ki, askomisetlilərdə askda endogen sporlar, bazidiomisetlilərdə isə bazidilərdə ekzogen sporlar formalaşır. Analoji strukturlar maya göbələklərində də əmələ gəlir. Buna görə də cinsi çoxalması olmayan anamorf maya göbələklərinin təsnifatı xüsusi çətinlik törədir. Formal olaraq belə göbələkləri xüsusi *Deuteromycota* şöbəsinə aid edirlər. Mahiyyət etibarilə onlar askomisetlərin və bazidiomisetlərin qeyri – cinsi çoxalma mərhələsini özlərində əks etdirirlər. Bu cür maya göbələkərində cinsi çoxalma müxtəlif səbəblərə görə olmaya bilər. Birincisi, onların bir çoxu heterotallıqdır və onların cinsi prosesinin həyata keçməsi üçün müxtəlif tip cütləşməyə qadir ştammlar lazımdır. Bir tip cütləşməyə malik olan belə maya göbələklərinin təmiz kulturalarında cinsi çoxalma mümkün deyil. İkincisi, cinsi proses yalnız müəyyən şəraitlərdə, məsələn, müəyyən kimyəvi faktorların olması zamanı fəaliyyət göstərə bilər. Belə kimyəvi faktorlar istifadə olunan qidalı mühitlərin

tərkibində olmur. Qeyd edək ki, bir çox növlərdə ola bilsin ki, cinsi çoxalma qabiliyyəti təkamül prosesində tamamilə itmişdir.

Morfoloji və fizioloji əlamətlərə görə askomisetli və bazidiomisetli maya göbələklərini anamorf halında təsnifləşdirmək praktiki olaraq mümkün deyildir. Buna görə də həm askomisetlilərin, həm də bazidiomisetlilərin anamorfları natamam göbələklər cinsinə daxil edilmişdir. Buna ilk növbədə 1923– cü ildə aşkar olunmuş *Candida* cinsi aiddir. *Candida* cinsinə daxil olan növlərin sayı 81 – ə bərabərdir və növlərin sayına görə maya göbələyi cinsləri içərisində dominantlıq təşkil etmişdir.

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

*Candida* cinsinin bəzi növləri üçün cinsi çoxalma məlum olmuş və askosporlu maya göbələklərinin müxtəlif cinslərinə uyğun gəldiyi göstərilmişdir. Belə anamorf teleomorflar cütlərinə *Candida famata* – *Debaryomyces hansenii*, *Candida pulcherrima* – *Metschnikowia pulcherrima*, *Candida robusta* – *Saccharomyces cerevisiae* və b. daxildir. Yenzelandiyalı tədqiqatçı Di Menna 1966 – cı ildə antarktika torpaqlarda 3 yeni növü aşkar etmişdi: *Candida gelida*, *Candida nivalis*, *Candida frigida*. Cəmi bir neçə il sonra bu maya göbələklərində cinsi çoxalma aşkar edilmişdir ki, bu da onların bazidili göbələklərə aid olduğuna sübut idi. Beləliklə, *Candida* cinsi askomisetli və bazidiomisetli göbələklərin anamorflarını birləşdirən natamam maya göbələyi qrupudur.

Belə maya göbələyi cinslərinin polifiletik təbiəti sübut olunduqdan sonra zimologiyada asko – və bazidiomisetlərin anamorflarını fərqləndirmək üçün

əlamətlər dəqiqləşdirilmişdir (cədv.5). Qeyd etmək lazımdır ki, natamam maya göbələklərin affinitetinin təyin olunması problemi rRNT – nin sekvensiya metodlarının tətbiqi ilə həll oldu.

**Cədvəl 5**

**Asko – və bazidiomisetləri diferensiasiya edən əlamətlər**

Əlamətlər	Askomisetli maya göbələyi	Bazidiomisetli maya göbələyi
Karotinoidlərin sintezi	Sintez etmir	Bəziləri sintez edir
DNT - də QS – nin miqdarı, mol%	50 (26 – 48)	50(44 – 70)
Hüceyrə divarının ultrastruktu	Laylı	Lamelyar
Konidiogenezin tipi	Holoblastik	Enetroblastik
Septin məsamələrinin strukturu	Parentosomsuz sadə sept	Parentosomlu mürəkkəb sept
Hüceyrə divarının ekzo – $\beta$ – 1,3 – qlükanaza ilə lizisi	Protoplastlar əmələ gətirir	Protoplastlar əmələ gətirmir
Q kofermentinin tipi	6 – 9	8 – 10
DNT – aza aktivliyi	Var	Yoxdur
Lipidlərdə palmitin turşusu	Çoxdur	Yoxdur
Bütöv hüceyrələrin hidrolizatlarında olan sulukarbonlar	Qlükoza, mannoza qlükozamin	Qlükoza, qlükozamin, ksiloza və fukoza
Koloniya diazon göylə rənglənməsi	Rəngləmir	Tünd qırmızı rəngləyir
Ureaza testi	Mənfi	Müsbət

## V FƏSİL

### MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN ÇOXALMASI

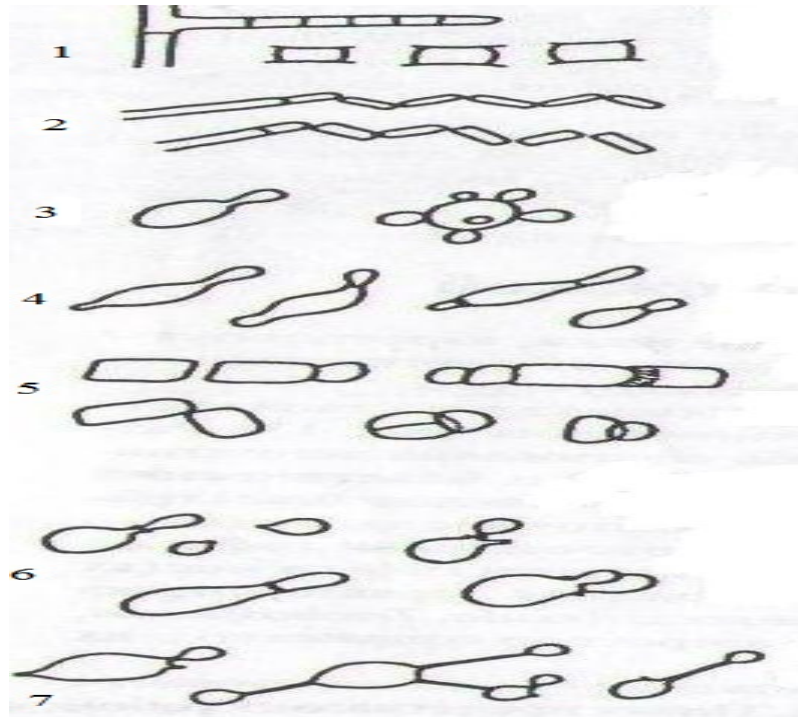
#### 5.1. Qeyri – cinsi çoxalma

Maya göbələyinin vegetativ çoxalması onun morfogenezi ilə sıx əlaqəlidir (şək. 84). Maya göbələyi hüceyrələrinin vegetativ yolla çoxalmasının 2 müxtəlif yolu ayırd edilir: artirik (tallomlu) və blastik (rüşeymli). Artrit üsulla çoxalma zamanı mayayabənzər göbələklərin miseliumu eyni zamanda ayrı – ayrı birhüceyrəli elementlərə – artrosporlara parçalanır (şək. 85). Onlar birləşmə yerində hifin birincili divarının parçalanmasından sonra eninə arakəsmələrdən parçalanmaqla əmələ gəlirlər. Bu cür vegetativ çoxalma üsulu *Endomyces*, *Galactomyces*, *Arxula*, *Trichosporon* cinsli mayayabənzər göbələklər üçün xarakterikdir. Axırncı iki cinsdə artrosporların əmələ gəlməsi onların sonradan tumurcuqlanması ilə başa çatır.

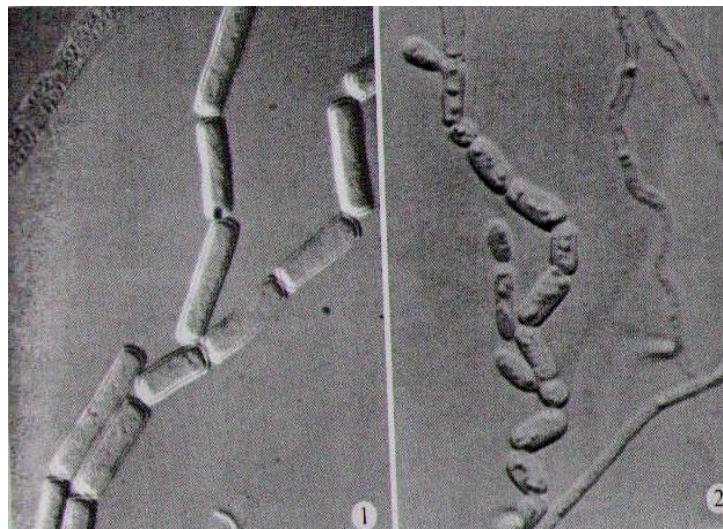
Vegetativ çoxalmanın blastik yolu maya göbələkləri üçün daha xarakterik tumurcuqların əmələ gəlməsidir. **Tumurcuq** ana hüceyrə üzərində çıxıntı şəklində əmələ gələn, ana hüceyrə ölçüsünə qədər böyüyən və ondan ayrılan (sərbəstləşən) hüceyrədir. Bu zaman ana hüceyrədə tumurcuqlanma çapığı, ayrılmış tumurcuqda isə yeni (doğum) çapıq qalır (şək. 86). Tumurcuqlanma çapıqları və ya tumurcuq izləri, ana hüceyrədə bütün həyatı boyu saxlanılır, yenidən yaranan (doğum) çapıqlar isə vaxt keçdikcə az gözə çarpan olur.

Tumurcuqların əmələ gəlməsinin ultrastruktur mexanizminə görə **holoblastik** və **enteroblastik** tumurcuqlanma ayırd edilir (şək. 87). Birinci tip askomisetli, ikinci tip isə bazidiomisetli maya göbələkləri üçün xarakteridir. Bu xüsusiyyət yüksək taksonomik əhəmiyyətə malikdir.

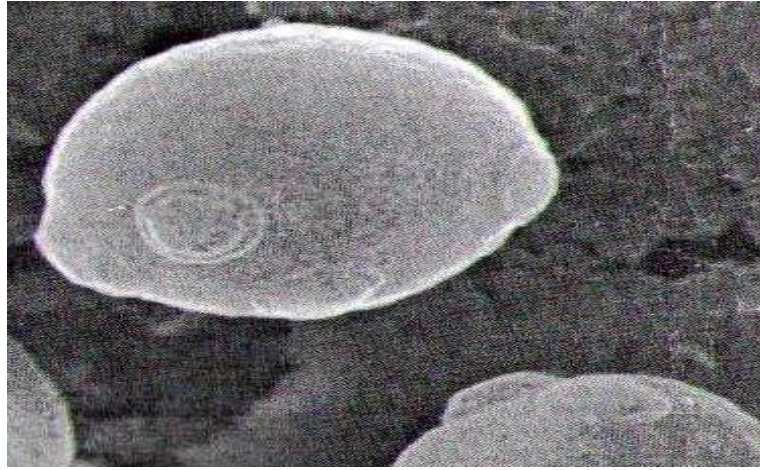
Holoblastik tumurcuqlanma zamanı tumurcuğun əmələ gəlməsində ana hüceyrənin hüceyrə divarı bütövlükdə iştirak edir və tumurcuq ana hüceyrədən sanki üfürülüb çıxarılır. Tumurcuğun bu cür əmələ gəlməsini göbələk hifinin apikal vegetativ böyüməsi ilə müqayisə etmək olar.



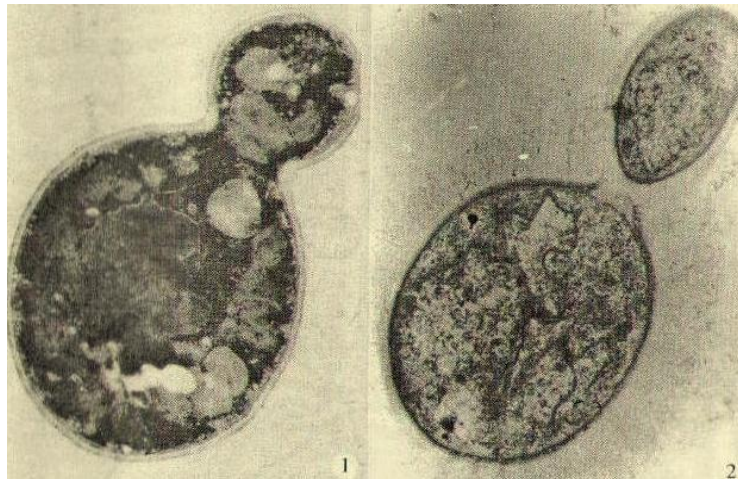
**Şəkil 84. Maya göbələklərinin vegetativ çoxalma üsulları: 1 – 2 – Miseliumun artrosporlara fraqmentləsməsi *Endomyces*, *Trichosporon*; 3 – Hər tərəfli *Saccharomyces*, *Debaryomyces*; 4 – Geniş əsasda olan polyar böyümə (tumurcuqlanma yolu ilə) *Nadsonia*, *Schzoblatosporion*; 5 – Çox geniş əsasda olan böyümə *Schizsaccaromyces*; 6 – Ayrı – ayrı lokuslarda tumurcuqların qoyulması ilə dar və ya geniş əsasda olan polyar böyümə *Cryptococcus*; 7 – Çıxıntılarda olan tumurcuqlanma; 1, 2 –Artrik; 3, 4, 5 – Holoblastik; 6, 7 – Enteroblastik; 3, 4, 5, 6, 7 – Blastik**



**Şəkil 85. Artrosporlara parçalanan miselium 1 - *Geotrichum candidum*, 2 – *Trichosporon asahii***



**Şəkil 86. Maya göbələyi hüceyrəsində tumurcuqlanma çapıqları**

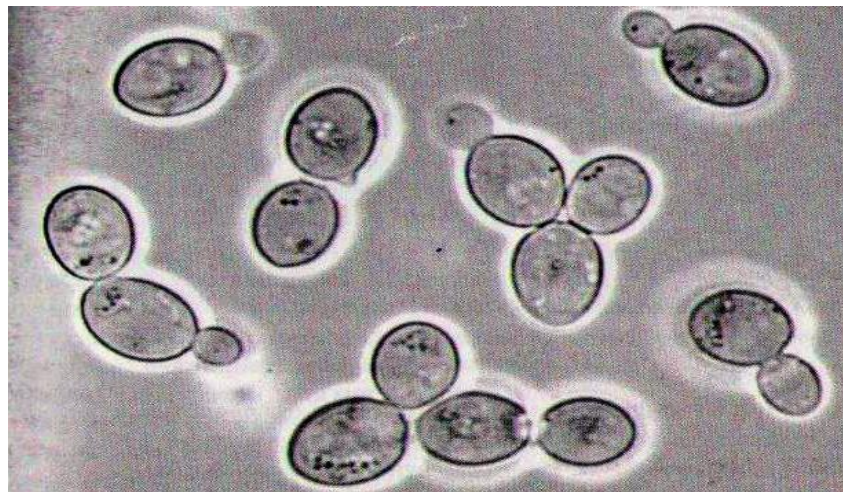


**Şəkil 87. Tumurcuqlanmanın ultrastruktur xüsusiyyətləri: 1 – askomisetli maya göbələklərində holoblastik tumurcuqlama; 2 – bazidiomisetli maya göbələklərində enteroblastik tumurcuqlama**

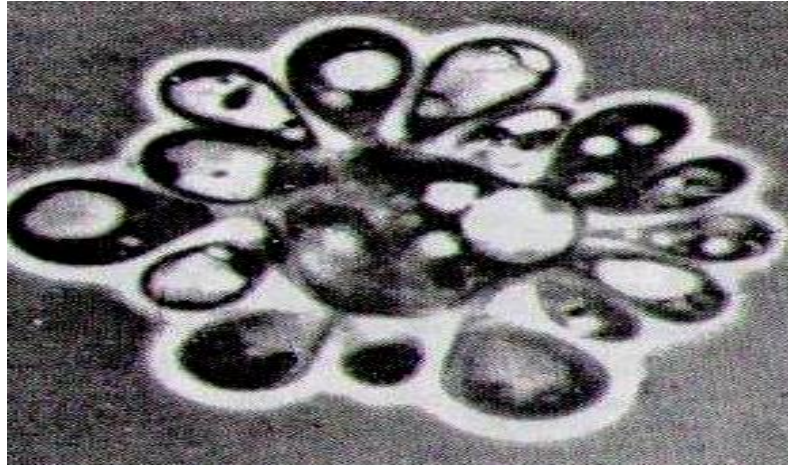
Enteroblastik tumurcuqlama zamanı tumurcuq ana hüceyrədən yetişib çıxır (sanki itələnir və ana hüceyrəni partladaraq xaric olur). Tumurcuğun hüceyrə divarı sintez olunur və bütün proses sporun yetişməsini xatırladır. Bu proses miseliumlu göbələklərin reproduktiv fazası ilə oxşardır və buna, məsələn, fialid tipi üzrə konidilərin əmələ gəlməsini göstərmək olar.

Tumurcuqların əmələ gəlməsi yerindən və ana hüceyrədən ayrılma üsulundan asılı olaraq tumurcuqlanmanın bir neçə tipini ayırd edirlər. Bu xüsusiyyət adi işıq mikroskopu altında yaxşı görünür və maya göbələklərin müxtəlif taksonomik səviyyədə differensiasiyasına xidmət edir. Tumurcuğun yaranma yerindən asılı olaraq: polyar (bipolyar) və çoxtərəfli tumurcuqlama yolları ayırd edilir. Çoxtərəfli

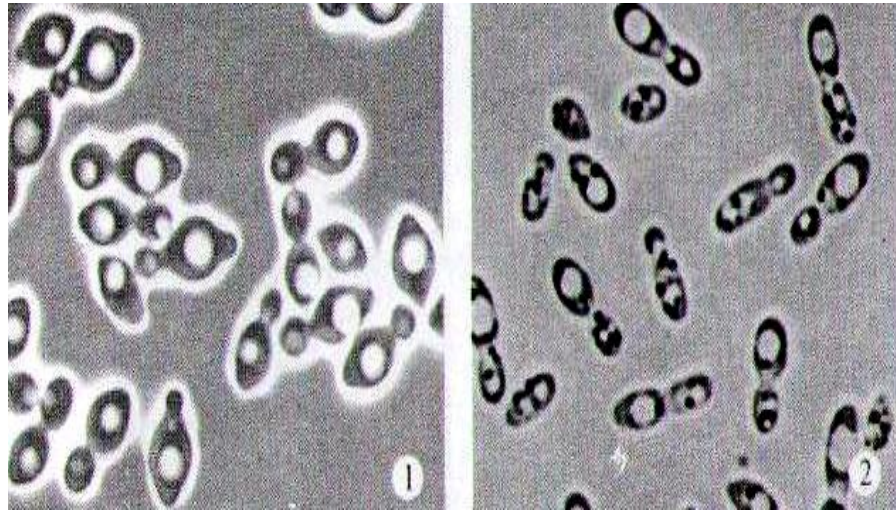
tumurcuqlanma maya göbələkləri arasında geniş yayılmışdır (şək. 88). Bu tip, *Saccharomyces*, *Pichia*, *Debaryomyces*, *Candida* və bir çox başqa cinsin nümayəndələri üçün xarakterikdir. Askomisetli maya göbələklərinin bir çoxunda çoxtərəfli tumurcuqlanma yolu ilə tumurcuqlar hüceyrə səthinin hər bir yerində ardıcıl olaraq əmələ gəlirlər. Lakin bəzi növlərdə hüceyrə səthində eyni zamanda bir neçə tumurcuq yaranır. Buna çoxsaylı tumurcuqlanma deyilir. Çoxsaylı tumurcuqlanma zamanı hər bir yeni tumurcuq ana hüceyrədə yeni çapıq qoyur və bu çapıqların sayına görə hüceyrənin yaşını müəyyən etmək olur (şək. 89). Bəzən yaşlı hüceyrələrdə belə tumurcuq çapıqlarının sayı 20 – yə qədər olur. Saxaromisetlərin haploid hüceyrələrində tumurcuq çapıqları olur və onlar bir – birinə yaxın yerləşirlər. Lakin diploid hüceyrələrdə onlar daha iri olur və bütün hüceyrə boyu eyni məsafədə yerləşirlər. Polyar tumurcuqlama zamanı tumurcuğun yaranması hüceyrədə yalnız qütblər üzrə baş verir və hər bir sonrakı tumurcuq ondan əvvəlki tumurcuğun yerində əmələ gəlir. Bu zaman tumurcuq çapıqları biri o birinin üzərində yetişir və nəticədə hüceyrə xarakterik forma alır (şək. 90). Bu forma *Schizoblastosporion* cinsində armudşəkilli və ya limonşəkilli, *Saccharomyces*, *Nohseniasporo*, *Nadsonia* cinslərində limonşəkilli formada olur. Bu zaman ana hüceyrə ilə tumurcuq arasındakı boyuncuq çox geniş olur və işıq mikroskopunda aydın görünür. Belə tumurculanma növünü **tumurcuq – bölünmə** ( budfission) adlandırırlar.



**Şəkil 88. *Saccharomyces cerevisiae* maya göbələyində çoxtərəfli tumurcuqlanma**



**Şəkil 89.** *Lipomyces starkeyi* növündə çoxsaylı tumurcuqlanma

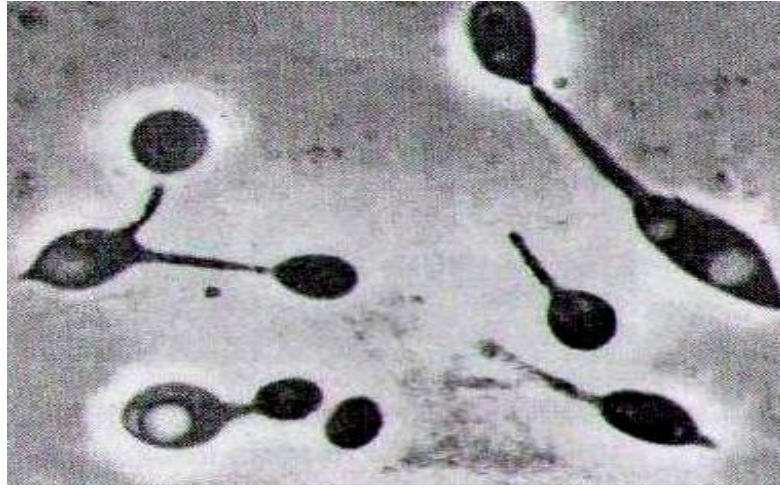


**Şəkil 90.** Geniş əsasda holoblastik polyar tumurcuqlanan maya göbələyi hüceyrələri: 1 – *Hanseniaspora*; 2 – *Schizoblastosporion*

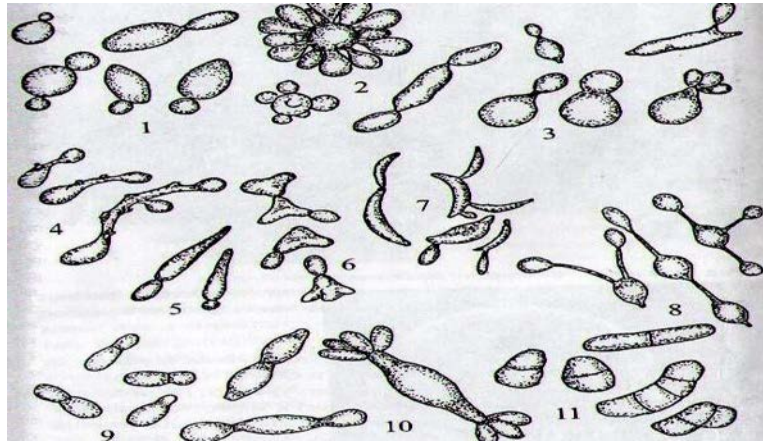
Geniş əsasda olan tumurcuqlanma daha çox bazidiomisetli maya göbələklərində rast gəlinir, lakin yeni tumurcuqların əmələ gəlməsinin yeri bunlarda adətən ciddi fiksə olunmur. Bəzən bir lokusda bir neçə tumurcuq yetişə bilir və ya tumurcuqlar ardıcıl olaraq biri digərinin yanında yetişir buna simpodial tumurcuqlanma deyilir (*Cryptococcus neoformans*). Entroblastik tumurcuqlanma zamanı tumurcuğun ayrılmasından sonra hüceyrədəki çapıq işıq mikroskopunda aydın görünür. *Sterigmatomyces*, *Kurtzmanomyces*, *Fellomyces* cinsləri üçün uzun çıxıntılarda və ya sterigmalarda **tumurcuqkonidilərin** əmələ gəlməsi xarakterikdir (şək. 91).

Beləliklə, maya göbələyi hüceyrələri müxtəlif cins və növlərdə formasına görə müəyyən qədər fərqlənirlər. Bu xüsusiyyət vegetativ çoxalma yolu ilə sıx əlaqədardır (şək. 92).





**Şəkil 91. *Fellomyces penicillatus* növündə steriqma üzərində tumurcuqlanma**



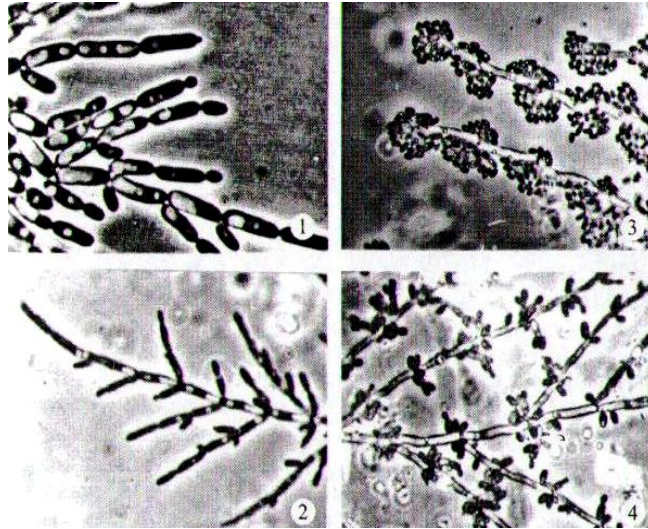
**Şəkil 92. Maya göbələklərində müxtəlif növ hüceyrələr: 1 – *Saccharomyces cerevisiae* hərtərəfli tumurcuqlanan oval hüceyrələr; 2 – *Debaryomyces hansenii* və *Lipomyces starkeyi* – çoxsaylı tumurcuqlanan yumru hüceyrələr; 3 – *Cryptococcus* dar və geniş əsasdə enteroblastik tumurcuqlanma; 4 – *Sympodiomyces* simpodial tumurcuqlar; 5 – *Brettanomyces* oxşəkilli hüceyrələr; 6 – *Trigonopsis variabilis* üçbucaqşəkilli hüceyrələr; 7 – *Metschnikovia lunata* oraqvari hüceyrələr; 8 – *Felleomyces* steriqma üzərində tumurcuqlanma; 9 – *Schizoblastosporion starkeyi* – lampaşəkilli hüceyrələr; 10 – *Nadsonia* limonşəkilli (apikulyant) hüceyrələr; 11 – *Schizosaceharomyces* çox geniş əsasdə tumurcuqlanma**

Hərtərəfli tumurcuqlanma ilə çoxalan növlərdə hüceyrələr sferik, yumru, oval və ya yumurtaşəkilli formada olur. Bipolyar tumurcuqlanma zamanı hüceyrələr apikulyant (limonşəkilli) və ya armudvari forma alır. Bölünən maya göbələyi hüceyrələri bu və ya digər dərəcədə silindrik formada olur. Spesifik küncü formaya

*Trigonopsis variabilis*, oraqvari formaya *Metschnikovia lunata* hüceyrələri malikdir. Steriqma üzərində tumurcuq əmələ gətirən maya göbələyi hüceyrələri prostekobakteriyalara oxşar forma əmələ gətirirlər.

### 5.1.1. Pseudomiselium

Bir çox maya göbələklərində müəyyən şəraitdə ana və qız hüceyrələri tumurcuqlanmadan sonra ayrılmadan tumurcuqlanmağa davam edirlər. Nəticədə miseliumu xatırladan strukturlar əmələ gəlir. Belə miselium yalançı və ya pseudomiselium adlanır. Əsl (septli) miseliumdan fərqli olaraq, pseudomiseliumda hüceyrələr arasında dartılmalar yaxşı görünür. Apikal hüceyrələr həmişə əvvəlkilərdən qısa olur. Yalnız bir tip forma və ölçüyə malik hüceyrələrdən ibaprat olan pseudomiselium primitiv (və ya rudimentar) miselium adlanır (şək. 93).

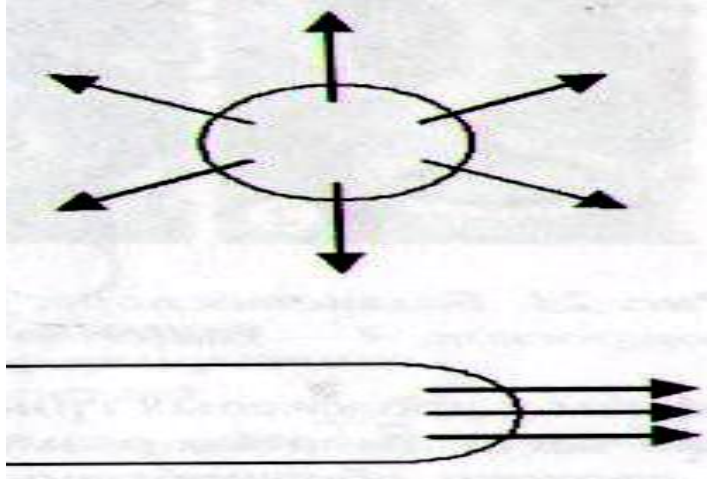


**Şəkil. 93. Pseudomiseliumun müxtəlif formaları: 1, 2 – primitiv (bir tip hüceyrələr); 3, 4 – mürəkkəb (differensasiya olunmuş hüceyrələr və ballistosporlar)**

Mürəkkəb pseudomiselium bir neçə tip hüceyrədən təşkil olunmuşdur. Bunlarda uzun hüceyrələr ayırd edilir ki, bunlara psevdohiflər deyilir və onların üzərində tək və ya salxım şəklində yığılmış yumru, oval və ya pazşəkilli tumurcuqlar yerləşir ki, onlara da ballistosporlar deyilir. Pseudomiseliumun əmələ gəlməsi bir çox askomisetli maya göbələkləri üçün, məsələn, *Candida*, *Pichia* cinsləri üçün xarakterikdir (şək. 93).

### 5.1.2. Dimorfizm və pleomorfizm

Digər göbələklərdə olduğu kimi maya göbələkləri üçün də dimorfizm və pleomorfizm hadisələri məlumdur. Miseliumlu maya göbələklərində dimorfizm özünü onda göstərir ki, bir növ iki formada – birhüceyrəli və miseliumlu formalarda inkişaf edə bilirlər. Bu hadisə mikologiyadan yaxşı məlumdur və iki tip – sferik və ya apikal böyümə ilə əlaqəlidir (şək. 94). Elə maya göbələkləri var ki, yalnız birhüceyrəli populyasiyalar əmələ gətirir.



**Şəkil 94. Göbələk hüceyrəsinin sferik (yuxarıda) və apikal (aşağıda) böyüməsi**

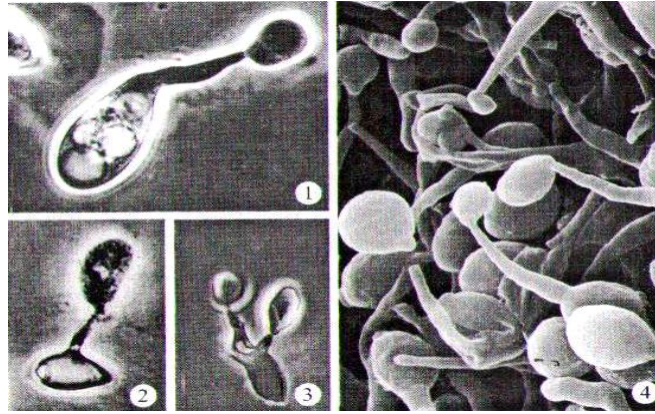
Lakin, onlar ayrıca hüceyrələrdən konqlomerat əmələ gətirərək bu şəkildə böyüyə bilirlər. Onlar xarici görünüşcə miseliuma oxşayan strukturlar formalaşdırı bilirlər. Bu tip inkişaf bir çox askosporlu maya növləri üçün xarakterikdir. Digər qrup maya göbələkləri, həyat siklindən asılı olaraq ya miseliumlu, ya da təkhüceyrəli formada inkişaf edirlər. Məsələn, bazidiomisetli maya göbələkləri haploid fazada birhüceyrəli, diploid fazada isə miseliyum əmələ gətirməklə inkişaf edirlər.

Üçüncü qrup maya göbələklərində mühit şəraitindən asılı olaraq xarakterik tumurcuqlanma və ya miseliumlu böyümə müşahidə olunur. Məsələn, bir çox patogen və ya şərti patoen göbələklər sahib orqanizmdə tumurcuqlanma ilə, saprotroflar kimi isə miseliyum əmələ gətirməklə böyüyürlər.

Pleomorfizm hadisəsi bir növün həyat siklində iki və ya bir neçə növ qeyri – cinsi çoxalma olduqda özünü göstərir.

Maya göbələklərində pleomorfizm onunla ifadə olunur ki, əsas tip vegetativ çoxalma (tumurcuqlama və ya bölünmə) ilə yanaşı xüsusi qeyri – cinsi strukturlar, məsələn, balistospor, endospor və xlamidosporlar əmələ gətirirlər ki, bunlar da növün yayılması və saxlanması üçün çox lazımdır.

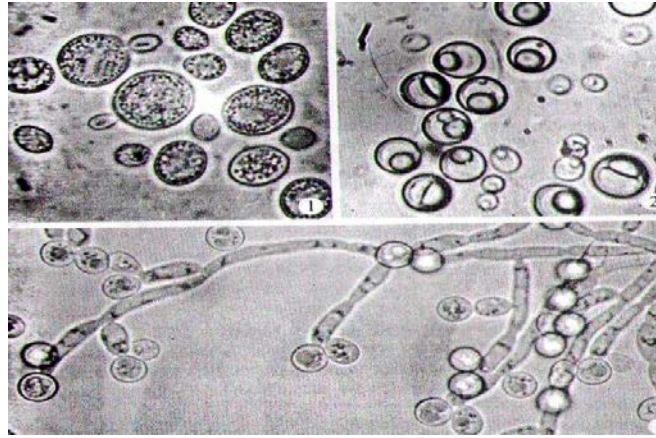
Ballistosporlar – ekzogen sporlar (konidilər) olub, xüsusi çıxıntılar şəklində olan steriqmaların iti uclarında formalaşır və yetişmə zamanı damcı – ekskretor mexanizm hesabına güclü sürətdə tullanılır. Beləliklə, bazidiomisetlərdə yetişmiş bazidiosporlar steriqmada turqor təzyiqin kəskin artması və damcıların itələnməsi hesabına səpələnirlər (şək. 95). Tullanılan ballistosporlar əmələ gətirmə qabiliyyəti bitkilərin yərüstü hissələrində yaşayan maya göbələkləri üçün xarakterdir. Bunlara misal olaraq *Sporidiobolus*, *Sporobolomyces*, *Bullera* və digər cinsli maya göbələklərini göstərmək olar.



**Şəkil 95. Maya göbələklərində ballistosporlar: 1 – 3 – *Sporobolomyces* işıq mikroskopunda; 4 – *Bulleromyces* üçölçülü elektron mikroskopunda**

Endosporlar qeyri – cinsi yolla əmələ gələn endogen hüceyrələrdən ibarətdir və miseliumlu maya göbələklərin, məsələn, *Trichosporon* göbələyinin hiqlərində əmələ gəlir. Endosporlar sitoplazmanın müəyyən sahələrində formalaşır, membranla ayrılır və sonda hüceyrə divarı ilə örtülür. Bu prosesi endogen tumurcuqlanma kimi də başa düşmək olar. Miseliumun parçalanmasından sonra endosporlar sərbəstləşir və tumurcuqlanmaya başlayır. Endosporlar vegetativ hüceyrələrdən həm strukturuna, həm də davamlılığına görə fərqlənirlər.

Xlamidosporlar – iri sferik və ya oval hüceyrələr olub, maya göbələklərinin tək vegetativ hüceyrələrindən, həm də miseliumunda interkalyar, lateral və ya terminal olaraq tək – tək və ya zəncir şəklində əmələ gəlirlər (şək. 96).



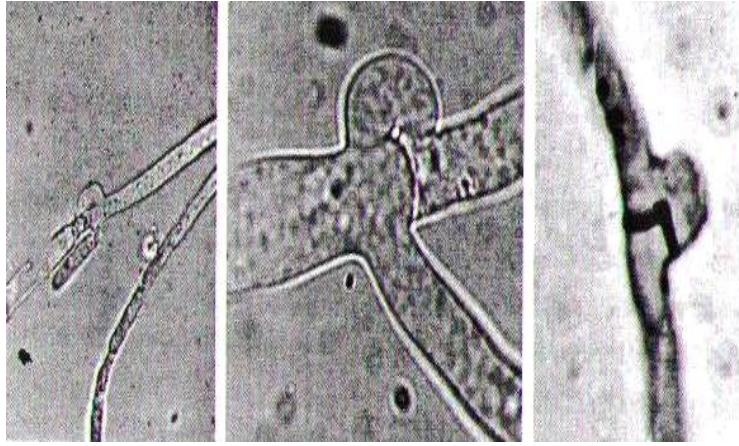
**Şəkil 96. Maya göbələklərində xlamidosporlar: 1 – *Phaffia rhodozyma*. 2– *Metschnikova pulcherrima* və 3 – *Candida albicans* miseliumunda Xlamidosporlar**

Məsələn, *Candida albicans* miseliumunda xlamidosporlar əmələ gələ bilər. *Lipomyces*, *Cryptococcus*, *Metschnikova*, *Phaffia* cinsli maya göbələyi hüceyrələrində (köhnə kulturalarında) də xlamidosporlar formalaşır. Xlamidosporlar qalın, çox qatlı hüceyrə divarı və ehtiyat qida maddələrin yüksək qatılığı ilə fərqlənirlər. Xlamidosporlarda metabolik aktivlik kəskin zəifləyir, onun hüceyrə divarı litik faktorlara qarşı yüksək davamlılığa malikdir. Belə strukturların bioloji funksiyası onların qeyri - əlverişli mühitdə həyat qabiliyyətinin saxlanmasıdır. Əlverişli qidalı mühitdə xlamidosporlar cücərlər və tumurcuqlama yolu ilə çoxalırlar. Digər hallarda xlamidosporlar kariyoqamiya və meyoza həyata keçirərək asklar (*Metschnikovria pulcherrima* göbələyində) və ya bazidilər (*Rhodospiridium*, *Mrania* cinsli göbələklərdə) əmələ gətirirlər. Sonuncu halda belə strukturlar teliosporlar adlanır.

### 5.1.3. Əsl mislium

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

Askosporlu maya göbələklərində miselium sadə arakəsməli (septli) olur. Bu septlər plasmodesmalı (və ya Voronin hissəcikli) birləşən xətlər şəklində olur. Yalnız *Ambrosiozyma* cinsində olan septin məsamələri qalın qatla əhatə olunmuşdur və məsamələrdə tıxac vardır. Deməli, onlar morfoloji cəhətdən bazimisetlərin doliporlarına oxşar quruluşa malikdirlər. Bazimisetli maya göbələklərin həyat siklinin tam mərhələsində adətən toqqaya malik dikariotik miselium inkişaf edir (şək. 97). Septdə məsamələr mürəkkəb quruluşa malik olub, vezikulyar qapaqcığa və fraqmentar parentosoma malik olur. Septlərin quruluşu əhəmiyyətli taksonomik xüsusiyyət kimi qəbul edilir.



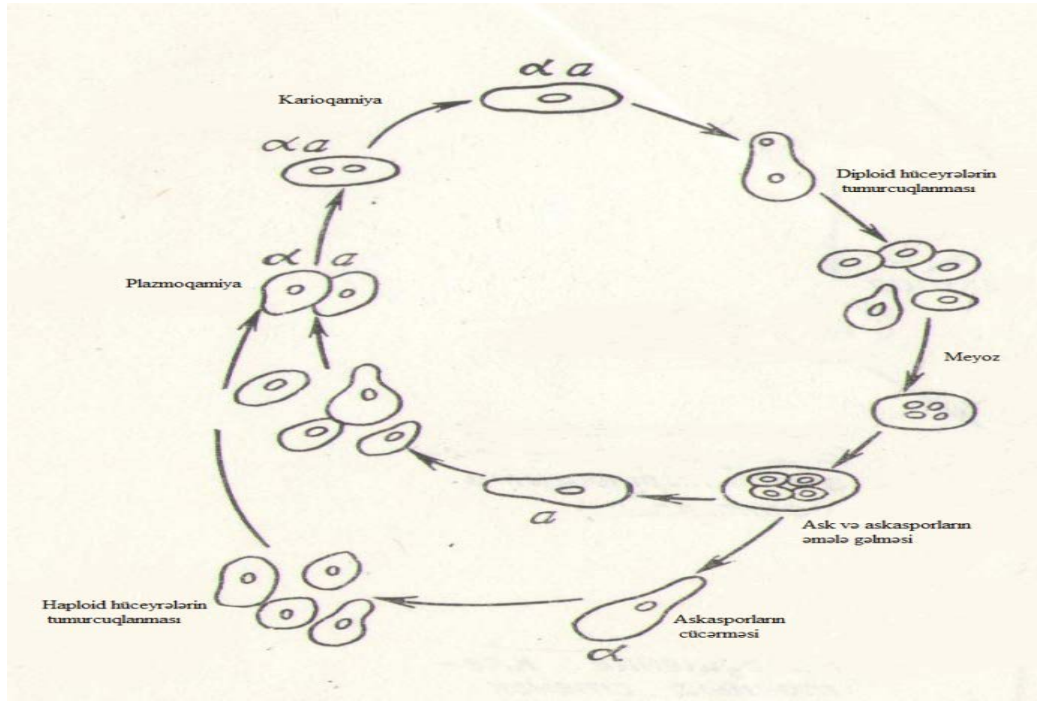
**Şəkil 97. Bazimisetli mayayabənzər gösbələklərin dikariotik miseliumunda olan toqqa**

## 5.2. Cinsi çoxalma

Cinsi çoxalma – mürəkkəb bir proses olub və tərkibi iki haploid hüceyrənin biri – birinə toxunaraq və ya onların qovuşaraq diploid ziqotun əmələ gəlməsindən, sonradan nüvənin ya meyotik yolla haploid vəziyyətin bərpası ilə bölünməsindən, ya da hüceyrələrin diploid nəslə üçün başlanğıc material olmasından ibarətdir. Beləliklə, cinsi çoxalma nüvə fazalarının əvəz olunması ilə bağlıdır. Bütün göbələklərdə olduğu kimi maya göbələklərində də nüvə fazalarının növbələşməsi haploid cinsi sporların – askosporların və ya bazidiosporların əmələ gəlməsi ilə nəticələnir.

Orqanizmin bir mərhələdən növbəti nəsildə həmin mərhələyə qədər olan bütün inkişaf prosesi həyat sikli və ya onotogenez adlanır. Göbələyin tam həyat sikli vegetativ və cinsi mərhələlərdən ibarətdir. Vegetativ mərhələdə hüceyrələr mitotik

bölünmənin hesabına çoxalır. Cinsi mərhələ isə meyotik bölünmə hesabına baş verir (şək. 98).



**Şəkil 98. Maya göbələyinin həyat sikli**

Miseliumlu göbələklərdə vegetativ çoxalma adətən həyat siklinin bir mərhələsini əhatə edir. Məsələn, askomisetlilərdə bu çoxalma haploid, bazidomisetlilərdə isə dikariotik mərhələdə baş verir. Maya göbələklərində vegetativ çoxalma həyat siklinin istənilən fazasında baş verə bilər. Bunun əsasında haploid və diploid növlər ayırd edilir. Haploid növlərdə vegetativ çoxalma haploid fazada baş verir. Diploid növlərdə isə vegetativ çoxalma diploid fazada gedir. Bunlardan başqa haplodiploid növlərdə mövcuddur ki, onların populyasiyası haploid və diploid hüceyrələrin qarışığından ibarət olur.

Maya göbələklərində cinsi çoxalma prosesində adi somatik hüceyrələr də iştirak edir. Belə tip cinsi proses **somatoqamiya** adlanır. Somatoqamiyanın aşağıdakı növləri mövcuddur: **holoqamiya** – iki morfoloji oxşar somatik hüceyrələrin qarışması (konyuqasiyası), **pedoqomiya** – ana hüceyrə ilə qız hüceyrənin birləşməsi,

**adelfoqamiya** – tumurcuqlanma nəticəsində əmələ gələn iki qız hüceyrənin qovuşması.

### 5.2.1. Maya göbələklərində cinsi differensasiya

Cinsi çoxalma zamanı hüceyrələrin konyuqasiyasının xüsusiyyətləri *Saccharomyces cerevisiae* maya göbələklərində daha yaxşı öyrənilmişdir. Cinsi çoxalma zamanı hər hansı iki hüceyrə konyuqasiya edə bilməz, yalnız müxtəlif tip cütləşmə hüceyrələri konyuqasiyada iştirak edə bilər. **“Cütləşmə tipi”** termini “cins” (erkək və ya dişi cins) termini ilə o vaxt eynilik təşkil edir ki, qovuşan hüceyrələr morfoloji cəhətdən oxşar olub, yalnız fizioloji – genetik cəhətdən bir – birindən fərqlənirlər. Qovuşan hüceyrələr bir – birindən bir genetik “mat” (matting – cütləşmə) lokusuna görə fərqli olurlar. “Mat” lokusu “mat” və “mat a” kimi allel halda ola bilər. “Mat a” lokusuna malik olan hüceyrə a – hüceyrə, “Mat  $\alpha$ ” lokusuna malik hüceyrə isə  $\alpha$  – hüceyrə adlanır.

“Mat a” və “mat  $\alpha$ ” lokusları cinsi faktorların (a – və  $\alpha$  – faktor) əmələ gəlməsinə cavabdehirlər. Bu faktorlar oliqopeptidlərdən ibarətdir. a – Hüceyrələr tərəfindən əmələ gələn a – faktoru  $\alpha$  - hüceyrələrdə mitoz bölünmə prosesini tormozlayır.  $\alpha$  – Hüceyrələr tərəfindən əmələ gələn  $\alpha$  – faktoru da öz növbəsində a – hüceyrələrin mitoz bölünməsinin qarşısını alır. Buna görə də yalnız a və  $\alpha$  - hüceyrələrin qarşılıqlı əlaqəsi zamanı konyuqasiya prosesi baş verir. Yalnız a və a,  $\alpha$  və  $\alpha$  hüceyrələr arasında heç vaxt konyuqasiya prosesi getmir. a və  $\alpha$  hüceyrələrinin konyuqasiyasından sonra a/ $\alpha$  genotipinə malik diploid hüceyrə (ziqot) əmələ gəlir. Yalnız belə hüceyrələr meiotik bölünərək cinsi sporlar əmələ gətirirlər. Xüsusi genetik metodlarla a/a və  $\alpha/\alpha$  diploidlərini almaq olur. Lakin belə hüceyrələr spor əmələ gətirmək qabiliyyətinə malik olmur.

Meyotik bölünmə prosesində a/ $\alpha$  4 haploid nüvə əmələ gətirirlər ki, bunlardan ikisi a – tipli, ikisi də  $\alpha$  – tipli olur. Deməli, tipik 4 sporlu askda 2 askospor a – tipinə, ikisi də  $\alpha$  – tipinə malik olur.



Vegetativ çoxalma zamanı hüceyrə, əks tip cütləşmə hüceyrəsinə çevrilir. Bu proses «sviç» (switch – qoşma) adını almışdır. Xromosom sahələrinin belə dəyişməsinə “ho” geni cavabdehdir. Bu gen DNT – nin əvəz olunan sahələrini spesifik olaraq kəsən endonukleaza enziminin sintezini kodlaşdırır. Nəticədə a – hüceyrəsindən alınan klonda  $\alpha$  - hüceyrələr əmələ gəlir və bunlar arasında cinsi proses gedə bilir. Belə maya göbələkləri homotallik adlanır. Əgər genlər sistemində, digər tip cütləşməyə, keçidə nəzarət edən hər hansı bir dəyişikliklər baş verərsə (məsələn, “ho” geni mütasivəyə uğrasa) onda a – hüceyrəsindən alınan klon yalnız a – hüceyrələrindən ibarət olur. Bu halda hüceyrələr arasında cinsi proses mümkün olmur. Sviç prosesi pozulmuş belə maya göbələkləri – heterotallik adlanır.

Heterotallizm hadisəsi maya göbələkləri arasında geniş yayılmışdır. Bəzi hallarda növ daxilində ayrı – ayrı ştammlar heterotalikdir. Məsələn, *Saccharomyces cerevisiae* növünün homo – heterotallik ştammları var. Digər hallarda heterotallizm növlərə məxsus xüsusiyyət olur. Bununla belə, homotallik növlər də mövcuddur. Bunlara, pedoqam cinsi prosesə malik olan maya göbələklərini aid etmək olar.

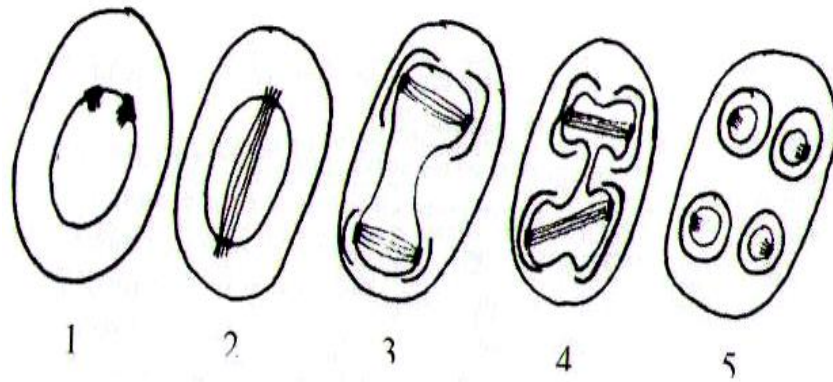
Cinsin genetik determinasiyasının (təyininin) daha mürəkkəb halları bazidiumlu maya göbələklərində müşahidə olunur. *Rhodosporidium*, *Leucosporidium*, *Sporidiobolus* cinslərinin növlərində cütləşmə tipi bipolyar deyil, tetrapolyardır. Tetrapolyarlıq 4 allellərlə müəyyən olunur və A, a, B, b hərfləri ilə işarə olunur. Bu halda çarpazlaşma yalnız o ştammlar arasında mümkündür ki, onlar bütün 4 allellərlə fərqlənsinlər: AB x ab və ya Ab x aB. Belə ki, ab x ab və ya AB x AB kombinasiyalarında cütləşmə mümkün deyil. Yalnız bir lokus üzrə fərqlənən ştammlarda: AB x aB, AB x Ab, ab x Ab və ya ab x aB bəzən hüceyrələrin kopulyasiyası müşahidə olunur, lakin onlardan dikariotik miselium inkişaf etmir.

### **5.2.2. Askomisetli maya göbələklərində cinsi çoxalma**

Cinsi sporları, endogen olaraq əmələ gələn və xüsusi çantada (askda) yerləşən maya göbələkləri askomisetli maya göbələkləri adlanır. Miseliumlu askomisetlərdən fərqli olaraq onların həyatının böyük bir hissəsi haploid fazada keçir və diploid faza

yalnız cavan asklarda mövcud olur. Askosporlu maya göbələkləri arasında (haploid, diploid) və haplodiploid ontogenezə malik olan növlər var. Bunların bəzilərində (*Schiosaccharomyces*, *Zygosaccharomyces*) ask bilavasitə ziqotdan əmələ gəlir. Ask ayrıca diploid vegetativ hüceyrədən (*Saccharomyces*, *Saccharomycodes*), qamet funksiyasını yerinə yetirən tumurcuqdan (*Lypomyces*), xlamidosporlardan (*Metschnikovia*), hətta psevdomiseliyum hüceyrələrindən (*Arthroascus*) və ya əsl miseliyumun hüceyrələrindən (*Saccharomycopsis*, *Stephanoascus*) formalaşa bilər.

İstənilən halda ask, diploid hüceyrələrin nüvəsinin meyotik bölünməsindən sonra formalaşır (şək. 99).

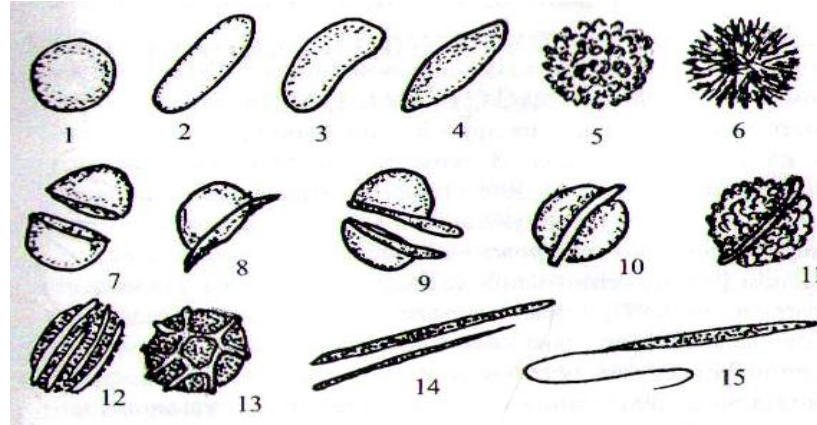


**Şəkil 99.** *Saccharomyces cerevisiae* növündə nüvənin meyoz bölünməsi sxemi və askosporların əmələ gəlməsi: 1, 2 – birinci bölünmə; 1 - nüvənin ikiləşməsi, 2 – iylərin əmələ gəlməsi; 3, 4 – ikinci bölünmə, askosporların hüceyrə divarının formalaşması; 5 – askosporlarla dolu ask

Meyoz, xromosomun sayının iki dəfə azalması ilə gedən nüvənin ardıcıl iki bölünməsidir. İkinci bölünmənin əvvəlində xromosomlar ikiləşir, ona görə də nəticədə xromosom sayının reduksiyası baş verir və 4 haploid nüvə yaranır. Sonrada nüvə olan sahələrdə membran formalaşır ki, bunlar da böyüyür və askın sitoplazmasının bir hissəsini əhatə edir. Askosporların əmələ gəlməsindən sonra az miqdarda «istifadə olunmamış» sitoplazma qalır. Membranın iki qatı arasında askosporun divarının əsası qoyulur.

Askosporlar vegetativ hüceyrələrdən daha qalın və çoxqatlı hüceyrə divarına, hüceyrədaxili membran sistemlərin zəif inkişafına malik olması və vakuolların

olmaması ilə fərqlənir. Bu xüsusiyyətlər askosporlarda metabolizm prosesinin zəif olması ilə əlaqədardır. Adətən askosporların daxilində çoxlu miqdarda ehtiyat qida maddələri, əsasən, lipidlər mövcud olur. Maya göbələklərinin askosporları tipik sükunətdə olan sporelardır və uzun müddət passiv vəziyyətdə qala bilər. Lakin, askosporların (vegetativ hüceyrələrlə müqayisədə) qeyri - əlverişli mühitə davamlılığı, məsələn, yüksək temperatura – çox da davamlı deyil. Maya göbələklərinin askosporları formasına görə çox müxtəlifdir (şək. 100). Onlar yumru, oval paxlavari,

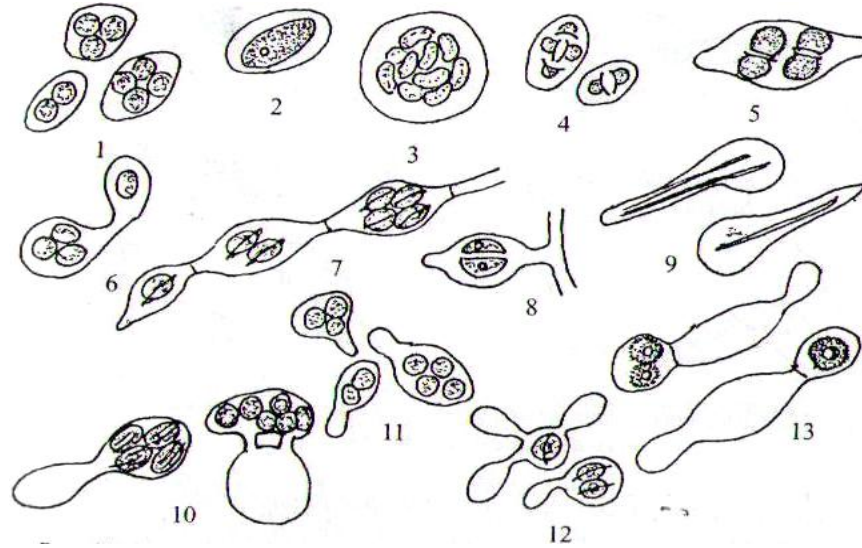


**Şəkil 100. Müxtəlif maya göbələklərində askosporların formaları: 1 – *Saccharomyces*, 2 – *Lodderomyces*, 3 – *Kluveromyces*, 4 – *Wingea*, 5 – *Debaryomyces*, 6 – *Nadsonia*, 7, 8 – *Pichia*, 9 – *Wickerhamia*, 10 – *Williopsis*, 11 – *Schwanniomyces*, 12, 13 – *Lipomyces*, 14 – *Metschnikowia*, 15 – *Nematospora***

mərziyəbənzər, oraqvari, iynəvari və s. formada ola bilər. Bundan başqa askosporların hüceyrə divarının səthində müxtəlif çıxıntılar (törəmələr) mövcud ola bilər ki, bunlar da elektron mikroskopunda yaxşı görünür. Belə çıxıntıların hesabına askosporlar ziyilli, saturunşəkilli, qozu xatırladan formada olur (şək. 100).

Askların forması onların əmələgəlmə üsulundan (ziqotik, aziqotik, tək hüceyrədə və ya miseliumda), cinsi çoxalma tipindən, askosporların miqdarından və formasından asılıdır. Askda askosporların sayı göbələyin növündən asılı olaraq 1 – 10 sayda və daha çox ola bilər. Ən çox və tez – tez rast gəlinən asklarda 1, 2, 4 və 8 askospor olur. Çoxsaylı askosporlara malik xarakterik torbaşəkilli asklar, torpaq maya göbələklərindən olan *Lipomyces* cinsinin bəzi növlərində müşahidə olunur. Askların və askosporların morfolojiyası, cinsi prosesin tipi böyük taksonomik

əhəmiyyətə malikdir. Bu xüsusiyyətlər maya göbələklərinin sistematikasında, cinsin təyininə geniş istifadə olunur.

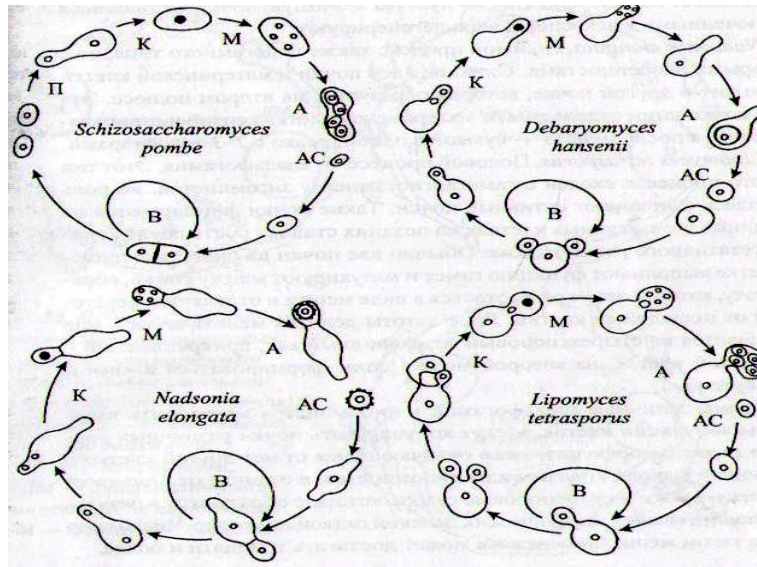


**Şəkil 101. Askomisetli maya göbələklərində askların tipləri: 1 – 5 diploid hüceyrələrdən əmələ gələn aziqotik asklar. 1 – *Saccharomyces*, 2 – *Lodderomyces*, 3 – *Khuyveromyces*, 4 – *Pichia*, 5 – *Hanseniaspora*, 6 – ziqotdan əmələ gələn (ziqotik) ask (*Zygosaccharomyces*), 7 – 8 – miselium üzərində asklar, 7 – *Arthroascus*, 8 – *Stephanoascus*, 9 – xlamidospordan əmələ gələn ask (*Metschnikowia*), 10 – adelfoqamiya nəticəsində əmələ gələn kisəşəkilli asklar (*Lipomyces*), 11 – 13 – pedoqamiya nəticəsində əmələ gələn asklar, 11 – *Debaryomyces*, 12 – *Welliopsis*, 13 – *Nadsonia***

#### 5.2.2.1. Haploid maya göbələklərində cinsi çoxalma

Bu maya göbələklərində vegetativ çoxalma haploid fazada baş verir, diploid mərhələ isə çox qısa, karioqamiyadan sonra əmələ gələn diploid nüvə dərhal meiotik olaraq bölünür və haploid vəziyyəti bərpa edir (şək. 102).

*Schizosaccharomyces pombe* növündə cinsi proses holoqamiya yolu ilə gedir. İki morfoloji cəhətdən oxşar haploid vegetativ hüceyrələr arasında kontakt yaradan çıxıntılar əmələ gəlir, sonra plazmoqamiya və daha sonra isə karioqamiya baş verir. Nəticədə diploid ziqot əmələ gəlir. Ziqot vegetativ çoxalmır, nüvəsi isə dərhal meiotik bölünməyə məruz qalır. Əmələ gəlmə 4 haploid nüvə askosporlara daxil olur. Askosporlar askdan çıxandan sonra cücərir və uzunmüddətli stabil vegetativ fazaya başlanğıc verirlər.



**Şəkil 102. Askomisetli haploidli maya göbələyinin həyat sikli: B – vegetativ çoxalma; P – plazmaqamiya; K – karioqamiya; M – meyoz; A – ask; AS – askosporlar**

*Debaryomyces hansenii* növündə cinsi proses pedaqamiya tipində gedir. Haploid hüceyrə tumurcuq əmələ gətirir, ana hüceyrənin nüvəsi tumurcuğa miqrasiya edir və nəticədə, tumurcuq iki nüvəli olur. Sonra tumurcuqda karioqamiya baş verir. Tumurcuqda əmələ gələn diploid nüvə dərhal meyoitik olaraq bölünür. Meyozdan sonra haploid nüvələrdən biri (bəzən 2, 3 və ya 4) ana hüceyrəyə keçir və o aska çevrilir ki, bu da özündə boş meyoz tumurcuğunu daşıyır. Askospora daxil olmayan nüvələr parçalanırlar.

*Nadsonia elongata* növündə cinsi proses pedoqamiya yolu ilə gedir. Lakin tumurcuğun və ana hüceyrənin nüvələrinin birləşməsi əks qütbədə əmələ gələn digər tumurcuqda baş verir. Bu tumurcuq sonradan ana hüceyrədən septa ilə ayrılır və ziqota çevrilir. Meyoz bölünmədən sonra isə 1 bəzən isə 2 – 3 askosporlara malik aska çevrilir.

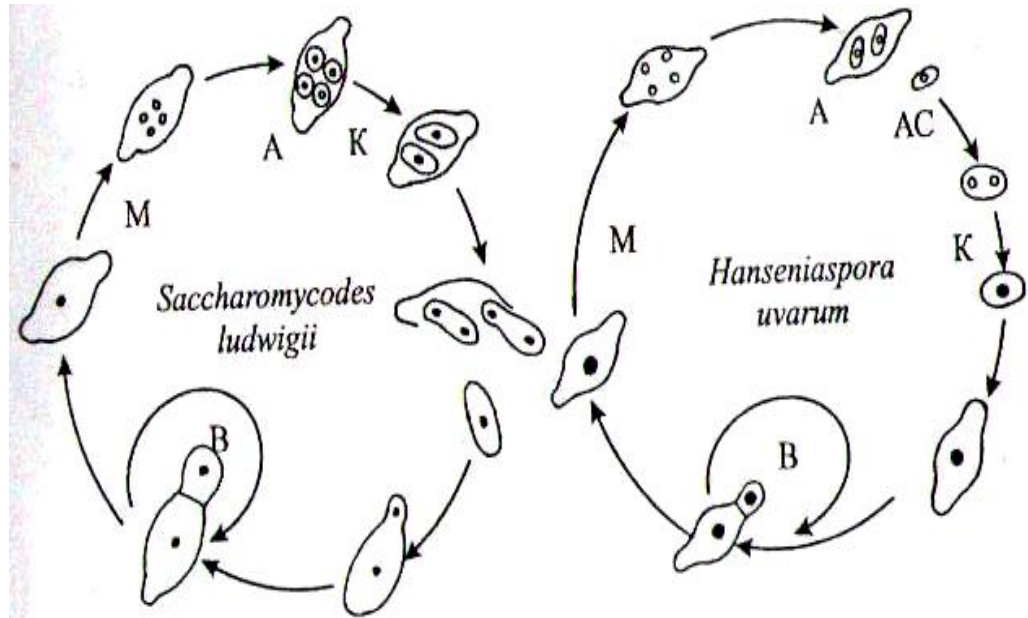
*Lipomyces tetrasporus* növündə cinsi proses adelfoqamiya yolu ilə gedir. Bu növ cinsi çoxalma ziqomisetlərdə gedən qametangiomiya oxşardır, lakin qamet rolunu burada aktiv tumurcuqlar yerinə yetirir. Belə tumurcuqlar haploid vegetativ hüceyrələrdə, vegetativ çoxalma mərhələsindən sonra formalaşırırlar. Adətən bir ana hüceyrədə olan iki tumurcuq qamet funksiyasını yerinə yetirir və öz aralarında kopulyasiya olunub, ziqot əmələ gətirirlər. Sonralar ziqot kisə şəklində böyüyür və

arakəsmə ilə onu daşıyan hüceyrədən ayrılır. Ziqotun nüvəsi meyotik yolla bölünür, və ana hüceyrəyə birləşmiş 4 sporlu aska çevrilir. Bu yolla hüceyrə üzərində sonradan 2 – ci və 3 – cü ask formalaşa bilər.

Lipomisetlərdə tipik adelfoqamiyadan başqa hüceyrənin digər kopulyasiya növləri ola bilər. Müxtəlif hüceyrələrin tumurcuqları o cümlədən, çıxıntı əmələ gətirən tumurcuqlar da kopulyasiya edə bilər.

### 5.2.2.2. Diploid maya göbələklərində cinsi çoxalma

Bu maya göbələklərində vegetativ yolla yalnız diploid hüceyrələr çoxalır. Haploid faza isə cavan asklarla və askosporlarla məhdudlaşır (şək.103).



**Şəkil 103. Askomisetli diploid maya göbələklərinin həyat siklləri: B – vegetativ çoxalma; P – plazmoqamiya; K – korioqamiya; M – meyoz; A – ask; AC – askosporlar**

*Saccharomyces ludwigii* növündə diploidləşmə askosporların birləşməsi zamanı baş verir. Askın içində haploid askosporlar (4 ədəd) cücərərək cüt – cüt kopulyasiya edirlər. Əmələ gələn diploid hüceyrələr vegetativ yolla çoxalır və bu zaman stabil və uzun müddətli diplofazanı əmələ gətirirlər. Müəyyən şəraitdə diploid hüceyrə meyotik siklə daxil olur və 4 askosporlu aska çevrilir.

*Hanseniaspora uvarum* növünün həyat sikli yuxarıdakı növə oxşardır, lakin bunlarda sporlar kapulyasiya etmir. Nüvə isə yetişmiş sporun askdan boşalmasından sonra meiotik yolla bölünür. Əmələ gələn 2 haploid nüvə birləşir və vegetativ çoxalma qabiliyyətinə malik olan diploid hüceyrə əmələ gətirir. Oxşar həyat sikli torpaq maya göbələyi olan *Villiopsis saturnus* növündə də müşahidə olunur.

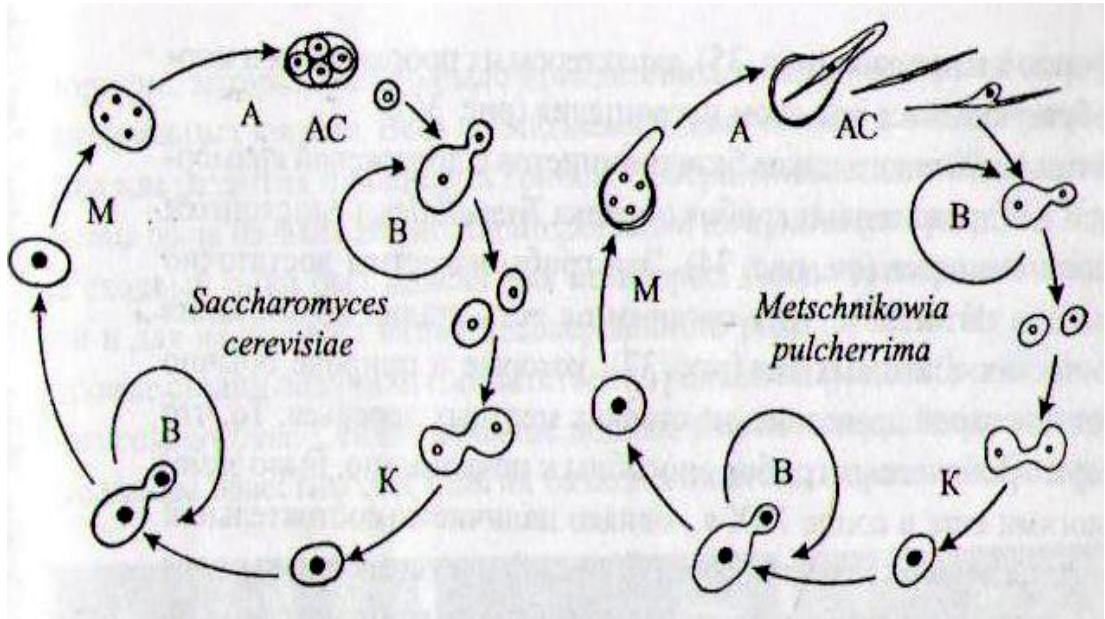
### **5.2.2.3. Haplodiploid maya göbələklərində cinsi çoxalma**

Haplodiploid maya göbələklərində vegetativ çoxalma həm haploid, həm də diploid fazalarda baş verir. Hər bir fazanın müddəti göbələyin növündən və böyümə şəraitindən asılıdır. Bu göbələklər arasında həm homotallik, həm də heterotallik növlər mövcuddur (şək.104).

*Saccharomyces cerevisiae* növü homotallik maya göbələyidir və əsasən diploid vəziyyətdə vegetasiya edir. Lakin, onda qısa vegetativ haploid faza da mövcuddur. Diploid hüceyrə karbon mənbəyinin çatışmamazlığı şəraitində tumurcuqlanmanı dayandırır və onun nüvəsi meiotik yolla bölünür. Nəticədə, 4 haploid askosporlu aska çevrilir. Bunlar da askdan azad olunduqdan sonra çoxalır və haploid nəsil əmələ gətirirlər. Haploid hüceyrələr adətən diploidlərdən xırda olur və daha yumru formaya malikdir. Tumurcuqlanma çapıqları bir – birinə çox yaxındır, çünki, tumurcuqlar bir lokusda qrup şəklində əmələ gəlir. Bir neçə tumurcuqlanma siklindən sonra iki hüceyrə konyuqasiya edərək birləşir və bununla da diploid vəziyyət bərpa olunur.

*Metschnikowia pulcherrima* növünün diploid hüceyrələri vegetativ tumurcuqlanma yolu ilə çoxalır. Lakin ayrı – ayrı hüceyrələr ölçücə böyüyüb, qalın qılaf əmələ gətirirlər və nəticədə diploid xlamidosporlara çevrilirlər. Xlamidosporların cücərməsi zamanı onların nüvəsi meiotik olaraq bölünür və 1-2 ədəd iynəşəkilli askosporu olan ask əmələ gəlir. Yetişmiş askosporlar haploid tumurcuqlanan hüceyrələrə başlanğıc verir. Haploid hüceyrələr kopulyasiya edərək diplofazanı bərpa edir. Bütün bu fazalar stabildir, ona görə də *Metschnikowia*

*pulcherrima* kulturalarında eyni zamanda xırda haploid hüceyrələr, iri diploid hüceyrələr və eləcə də xlamidosporlar mövcud olur.



**Şəkil 104. Haplodiploid askomisetli maya göbələklərinin həyat sikli: B – vegetativ çoxalma; P – plazmoqamiya; K – karioqamiya; M – meyoz; A – ask, AC – askopors**

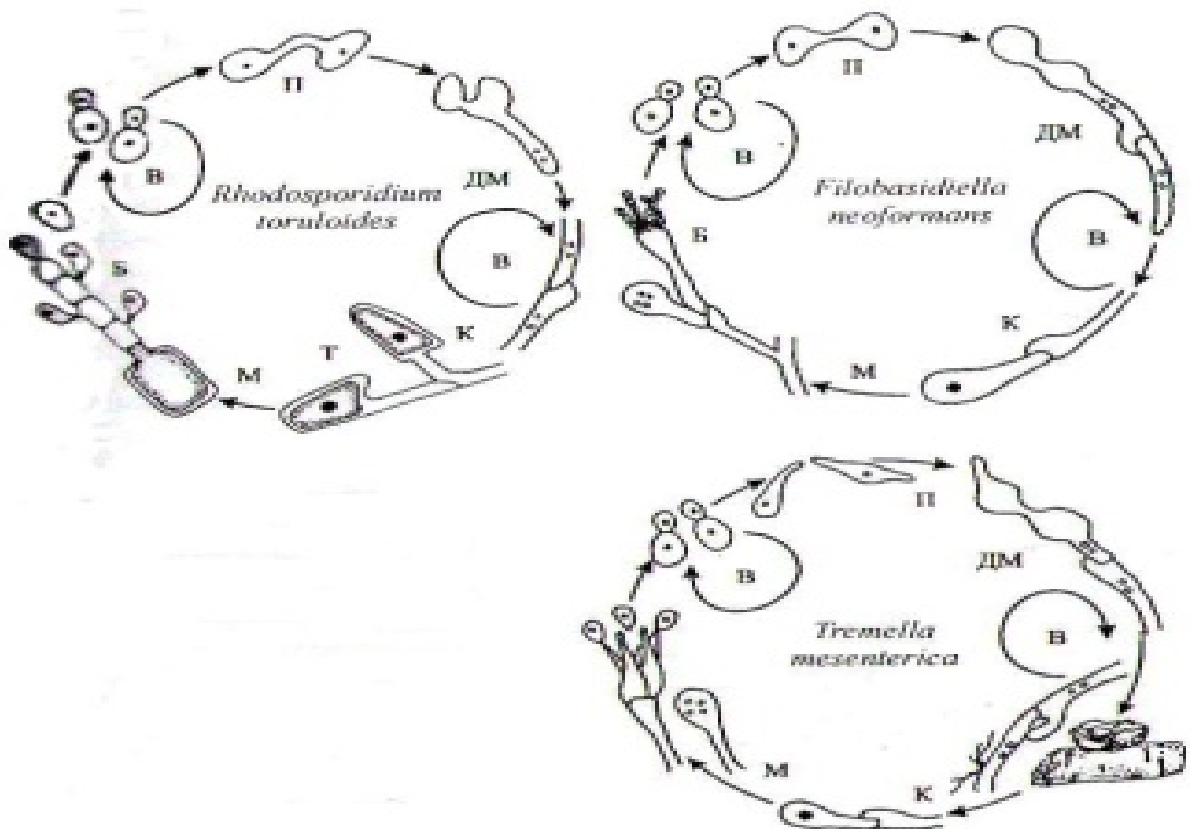
### 5.2.3. Bazidiomisetli maya göbələklərində cinsi çoxalma

Askosporlu maya göbələklərindən fərqli olaraq bütün bazidiomisetli maya göbələkləri, ekzogen cinsi spors (bazidiosporlar) əmələ gətirirlər. Plazmoqamiya və karioqamiya, ardıcıl olaraq baş verir. Həyat siklinin çox hissəsini dikariotik faza tutur və toqqalara malik dikariotik miselium əmələ gətirirlər. Növlərin çoxu heterotallıqdır, ona görə də bunların çoxu uzun müddət yalnız haplofazada natamam maya göbələkləri kimi məlum idi (şək.105).

İnkişaf siklinə maya göbələyi mərhələsinə malik olan bazidiomisetli göbələklər **heterobazidiomisetlər** adlanır. Bu ad 1900 – cü ildə N.Potulyar tərəfindən təklif olunmuşdu. Belə göbələklərin əsas xüsusiyyəti arakəsməli və ya dərin bölünmüş bazidilərin olmasıdır. Hal – hazırda bu termin haploid maya göbələyi mərhələsinə malik olan dimorf bazidiomisetli göbələklərə şamil edilir. Onların dikariotik miseliumu ən çox bitkilərdə və ya digər göbələklərin meyvə cisimlərində parazitlik edir.



Bazidiomisetli maya göbələklərinin həyat siklinin aktiv tədqiqi yalnız 60 – ci illərin sonu 70 – ci illərin əvvəllərində başlanmışdır. Bu tədqiqatlar yapon mikoloqu İsaio Banno tərəfindən natamam «qırmızı» maya göbələyi kimi məlum olan *Rhodosporidium toruloides* növünün cinsi çoxalmasının kəşf olunmasından sonra başlanmışdır. O çoxlu sayda tədqiq olunan ştamlar arasından, cütləşən növləri seçmiş və bunların çarpazlaşması nəticəsində dikariotik miseliumun əmələ əlməsini müşahidə etmişdir. Bu miselium üzərində morfoloji cəhətdən xlamidosporlara oxşar strukturlar formalaşır. Bunlar qalınlaşmış qılafa və çoxlu lipid ehtiyatına malik olan iri hüceyrələrdir. Bu hüceyrələrdə iki nüvənin birləşməsindən sonra meyoza baş verir və haploid vəziyyət bərpa olunur. Xlamidosporlara oxşar olan bu hüceyrələr **teliospor** adını almışdır. Teliosporlar cücərərək eninə arakəsməli promiselium əmələ gətirirlər ki, sonralar 4 hüceyrəyə bölünürlər. Bu hüceyrələr tumurcuqlanma yolu ilə haploid sporidiumlar əmələ gətirirlər.



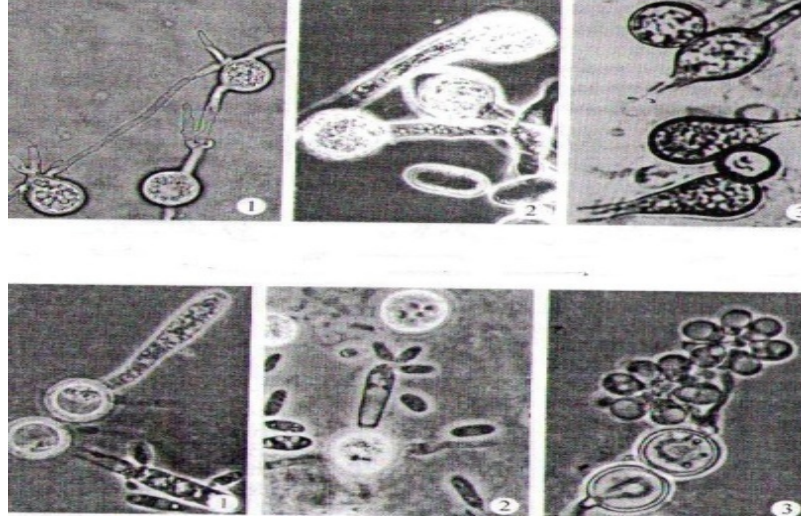
**Şəkil 105.** Anamorf maya göbələyi mərhələrinə malik olan bazidiomisetli göbələklərin həyat sikli: B – vegetativ çoxalma; P – plazmaoqamiya; DM – dikariotik miselium; K – karioqamiya; M – meyoza; B – bazidium

Sporidiumlar heterobazidiumlu göbələklərin bazidiosporları ilə eynilik təşkil edirlər. Bütün müşahidə olunan sikl, sürməli göbələklərin inkişaf sikli ilə çox oxşardır. *Rhodotorula glutinis* növünün tam mərhələsi İ.Banno tərəfindən *Rhodospodium toruloides* adlandırılmışdır (şək.105). Daha sonra oxşar sikl bəzi ballistosporlu maya göbələkləri üçün və natamam *Candida* cinsinin bəzi növləri üçün təsvir olunmuşdur. Onların teliosporlu mərhələsi *Sporidiobolus* və *Leucosporidium* cinsləri kimi qeyd olunmuşdur. Hal – hazırda oxşar tamam və natamam həyat siklləri bir çox bazidomitsetli maya göbələkləri üçün məlumdur. Onlar teliosporların formasına və cücərmə xarakterinə və promiseliumun morfolojiyasına görə fərqlənirlər (şək.106).

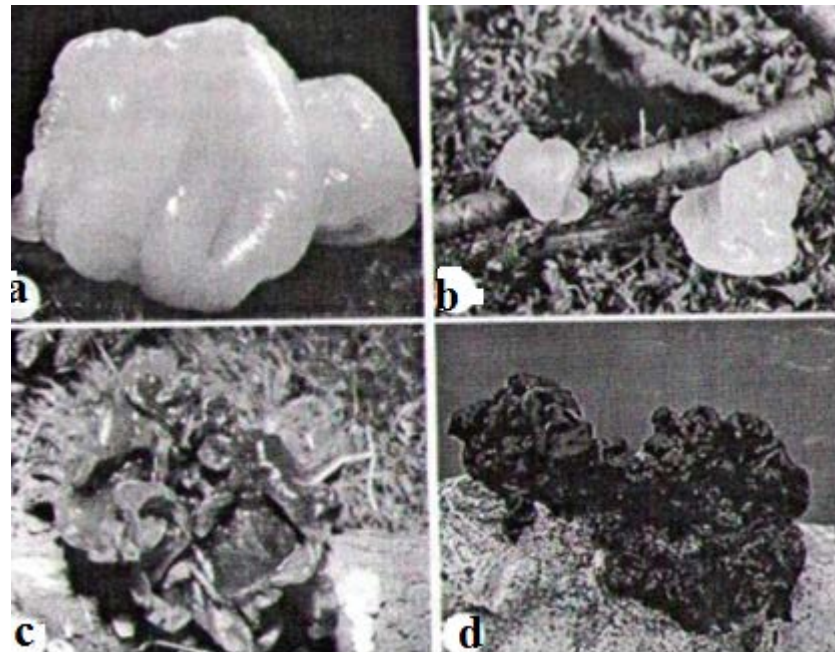
Bazidiomitsetli anamorf maya göbələklərinin başqa növ həyat sikli *Tremellales* sırasına aid olan maya göbələklərində məlumdur. Bu göbələklər himenomisetlər qrupuna daxildir və onların həyat siklinə makroskopik meyvə cisimlərinin əmələ gəlməsi müşahidə olunur (şək.107). Bunlar təbiətdə adətən qurumuş oduncaqlarda, məhv olmuş ağacların budaqlarında inkişaf edirlər. Əlverişli şəraitdə bir çox növlərdə dikariotik miseliumun formalaşmasından sonra meyvə cisimləri inkişaf etməyə başlayır. Meyvə cisimləri adətən qıvrıdaqlı, formasız yığıntılar şəklində olur. Meyvə cisimlərində 2 – 4 hüceyrəli bazidiumlar əmələ gəlir. Bazidiumun hər bir hüceyrəsi tumurcuqvari passiv spora və ya borulu çıxıntıya (epibazidium) malik olur və onun da üzərində bazidiosporlar formalaşır. Sərbəstləşən bazidiosporlar vegetativ tumurcuqlama və ya ballistosporların formalaşması ilə çoxalırlar.

Bazidiomitsetli maya göbələklərinin sistematikasında həyat siklinin xarakteristikası böyük rol oynayır, lakin laboratoriya şəraitində becərilmə zamanı onların həyat siklini tam müşahidə etmək mümkün olmur. Buna görə də onların identifikasiya və təsnifləşdirilməsi böyük çətinliklər törədir. Bu cür anamorf bazidiomitsetli maya göbələklərin sistematikasında müəyyən nailiyyətlər son 10 ildə xüsusən də taksonomik praktikaya molekulyar – bioloji üsulların daxil olması ilə əldə olunmuşdur. Məlum olmuşdur ki, bazidiomitsetli maya göbələklərin molekulyar –

bioloji xüsusiyyətlərinə görə qruplaşması, xüsusən rRNT – nin nukleotidlər ardıcılığı üzrə qruplaşması, çox vaxt həyat siklinin xarakteristikası ilə üst – üstə düşür. Buna görə də bazidiomisetli maya göbələklərinin klassifikasiyası gələcək tədqiqatların aparılmasını tələb edir.



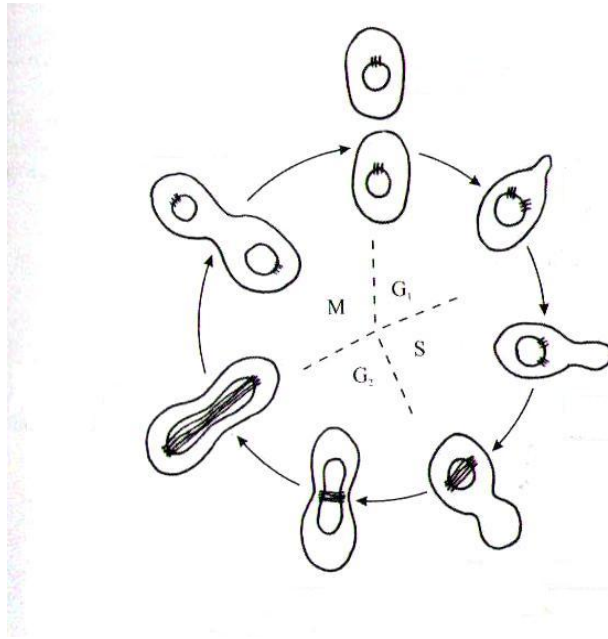
Şəkil 106. Bazidiomisetli maya göbələklərinin teliosporları: 1 – *Rhodotorula fujisanensis*; 2 – *Udeniomyces puniceus*; 3 – *Rhodosporidium babjeviae*



Şəkil 107. *Tremella* cinsli maya göbələklərinin müxtəlif növlərinin meyvə cisimləri: a – *T. mesenterica*; b – *T. lutescens*; c – *T. foliaceae*; d – *T. baroborensis*

### 5.3. Maya göbələklərində hüceyrə sikli

Maya göbələklərinin hüceyrə sikli (və ya mitotik sikl) dedikdə iki ardıcıl bölünmə arasında olan dövrdəki proseslər nəzərdə tutulur. Hüceyrə siklində baş verən hadisələr 4 fazadan ibarətdir: S, M,  $G_1$  və  $G_2$  fazalar. S – faza DNT – nin sintez dövrüdür və buna interfaza da deyilir. M – faza mitozdur.  $G_1$  – faza mitoz ilə interfaza arasında olan intervaldır.  $G_2$  – faza isə interfaza ilə mitoz arasında olan intervaldır (şək.108). *Saccharomyces cerevisiae* növündə siklin bütün 4 fazası təxminən vaxta görə bərabərdir. *Schizosaccharomyces pombe* növündə isə  $G_1$ , S və M fazaları qısadır və hüceyrə siklinin böyük bir hissəsini  $G_2$  böyümə fazası tutur. Hüceyrə sikli M – faza ilə sona çatır. Bu siklin də tərkibinə **kariokinez** (nüvənin bölünməsi, mitoz) və **sitokinez** (hüceyrənin bölünməsi) mərhələləri daxildir. Ana hüceyrə ilə tumurcuq arasında hüceyrə divarının əmələ gəlməsi **sitogenez** adlanır. Bu proses mitozdan sonra başlayır. Nəticədə populyasiyada hüceyrənin sayı artır və o böyüyür.



**Şəkil 108. Maya göbələklərində hüceyrə siklinin mərhələləri:  $G_1$  – sintezdən öndəki faza; S – interfaza, tumurcuğun əmələ gəlməsinin başlanğıcı;  $G_2$  – sintezdən sonrakı faza; M – mitoz**

Hüceyrə siklinin mərhələlərinin müəyyən olunması üçün müxtəlif diaqnostik xüsusiyyətlərdən (siklin markerləri) istifadə olunur. Morfoloji markerlərə hüceyrə və tumurcuğun ölçüləri, nüvənin vəziyyəti daxildir.  $G_1$  fazada nüvə yalnız bir

sentriolyar diskə malikdir, S fazanın əvvəllərində o ikiləşir. Bu zaman sitoplazmada nüvədaxili mikroborucuqlar əmələ gəlir. Bunlar da *Saccharomyces cerevisiae* növündə tumurcuğun oriyentasiyasında və iylərin formalaşmasında iştirak edir. G<sub>2</sub> fazasının əvvəlində nüvədə disklər ayrılır və mitotik iylər əmələ gətirir. Tumurcuq, G<sub>2</sub> fazasında ana hüceyrənin ölçüsünə çatır, nüvə isə hüceyrəarası dartılmaya miqrasiya edir ki, burada da mitoz baş verir. Kariokinezdən sonra sitokinez baş verir: yəni ana və qız hüceyrələri arasında membran əmələ gəlir, sonra isə birincili və ikincili septlər əmələ gəlir, nəhayət hüceyrələr bir – birlərindən ayrılırlar.

### **5.3.1. Hüceyrə siklinin biokimyası**

*Saccharomyces cerevisiae* və digər maya göbələkləri üzərində aparılan bir çox tədqiqatlarda, (xüsusən də *Shizosacharomyces pombe* üzərində aparılan təcrübələr) hüceyrənin həyat siklinin hansı mərhələsində, hüceyrənin hansı komponentlərinin sintez olunmasını müəyyənləşdirmək cəhdləri göstərilmişdir. Son 10 il ərzində əldə olunan nəticələrin çoxu ziddiyətlidir. Fikir ayrılığı yaratmayan yeganə nəticə odur ki, DNT müəyyən məhdud vaxt müddətində, daha doğru desək, hüceyrə siklinin S fazasında sintez olunur. Ümumi zülalın və RNT – nin miqdarı bütün hüceyrə sikli boyunca dayanmadan artır. Çoxsaylı eksperimentlərdə göstərilmişdir ki, hüceyrə siklində bir çox enzimlər sintez olunur və onların sintezi pilləli xarakter daşıyır. Bu eksperimentlərin əsasında belə bir nəticəyə gəlinmişdir ki, müxtəlif enzimlərin sintezi hüceyrənin həyat siklinin müxtəlif mərhələlərində baş verir. Hüceyrədə əksər zülalların biosintezinin hüceyrə siklinin bütün fazalarında getməsi də nişanlanmış atomlarla sübut olunub. Lakin, hüceyrə komponentlərinin hüceyrə siklinin hansı fazasında sintez olunması məsələsi qaranlıq olaraq qalmaqda davam edir.

### **5.3.2. Hüceyrə siklinin genetikası və tənzimi**

Hüceyrə sikli proseslərinin yaxşı başa düşülməsi üçün bir çox hallarda siklin müxtəlif mərhələlərini blokladığından mutasiyalardan istifadə olunmuşdur. Bunlara

hüceyrənin bölünmə siklinin mutasiyaları aiddir. Lakin hüceyrə sikli blokladırılmış mutant hüceyrələr böyüyə bilmirlər. Bu problemi temperatura həssas olan mutasiyaların köməylə həll etmək olur. Məsələn, 37<sup>0</sup>C temperaturda hüceyrə siklini blokladırın mutant 25<sup>0</sup>C temperaturda inkişaf edə bilir. Bu halda hüceyrə siklinin hansı mərhələsinin blokladığını təyin etmək olmur. Bunu müəyyənləşdirmək üçün, sinxronlaşdırılmış kulturaların 25<sup>0</sup>C şəraitdən 37<sup>0</sup>C şəraitə keçməsi müddətinə nəzarət etmək tələb olunur.

Maya göbələyi hüceyrələrinin inkişafı zamanı bölünmə nəticəsində ana hüceyrəyə oxşar iki qız hüceyrə yaranır. Bu, onu göstərir ki, ana hüceyrənin bütün komponentləri bölünməyə qədər ikiləşir.

Biokimyəvi və genetik faktlardan aydın olur ki, hüceyrə siklinin tənzimi iki səviyyədə gedə bilər. Onlardan biri DNT – nin replikasiyası və mitozla bağlıdır. İkinci səviyyə - hüceyrənin böyüməsi ilə bağlıdır. DNT – nin bölünmə siklinin blokladırılması hüceyrənin inkişaf siklini pozmur və əksinə inkişaf siklinin blokladırılması da DNT – nin bölünmə siklinə təsir göstərmir. Belə bir sual meydana çıxır ki, hüceyrənin bölünməsi və böyüməsi prosesləri bir – biri ilə necə bağlıdır? Bu suala cavab vermək üçün iki halı nəzərdən keçirmək lazımdır:

1. Əgər hüceyrənin böyümə sürəti sabit qalır, hüceyrənin ölçüsünə hüceyrə siklinin uzunluğu ilə nəzarət olunacaqdır. Hüceyrələr nə qədər tez – tez bölünərsə, onların ölçüsü o qədər kiçik olacaqdır;
2. Əgər hüceyrə siklinin uzunluğu dəyişməzsə, onda hüceyrənin ölçüsünə hüceyrənin böyümə sürəti ilə nəzarət olunacaqdır. Hüceyrənin böyümə sürəti nə qədər azdırsa, hüceyrənin ölçüsü də kiçik olur.

*Saccharomyces cerevisiae* və *Schiosaccharomyces pombe* maya göbələkləri ilə aparılan təcrübələr göstərir ki, hüceyrələrin ölçüsü böyümə sürəti ilə yox, hüceyrə siklinin müddətinin dəyişməsi ilə tənzimlənir.

## VI FƏSİL

### MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN EKOLOGİYASI

Dənizlərdə, okeanlarda və şirin su hövzələrində yaşayan maya göbələklərinin ekologiyası barədə olan materiallar hələ tam deyildir. Hidroloji və bioloji faktorlardan asılı olaraq maya göbələklərinin çoxalması və böyüməsi haqqında müəyyən məlumatlar mövcuddur. Maya göbələklərinə hidrostatik təzyiğin təsiri də demək olar ki, öyrənilməmişdir. Halbuki bu amil su mühitinin əsas göstəricilərindəndir.

Maya göbələklərinin çoxsaylı ştamları Qara dənizin hidrogen sulfidli sahəsindən ayrılmışdır. Lakin, onların hidrogen sulfidin hansı qatılığına davamlılığı məlum deyil. Bütövlükdə suda yaşayan maya göbələklərinə aid ədəbiyyat məlumatı olduqca azdır.

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

Su hövzələrində mikroorqanizmlərin, o cümlədən də maya göbələklərinin rolu böyükdür. Onlar üzvü maddələrin minerallaşmasını həyata keçirirlər ki, bunun nəticəsində də su hövzələrinin bioloji elementlərlə zənginləşməsi baş verir. Bundan başqa, maya göbələkləri vitaminlərin, digər bioloji aktiv maddələrin və üzvi birləşmələrin sintezinə malikdirlər. Onlar eyni zamanda plankton və bentos heyvanlar üçün qida mənbəyi hesab olunurlar. Müxtəlif su hövzələrində yaşayan maya göbələklərinin biokimyəvi aktivliyə malik olması da təsdiqlənmişdir.

## 6.1. Maya göbələklərinin təbiətdə yayılması

Təbiətdə maya göbələklərin yayılmasının öyrənilməsi mikrobioloqları ənənəvi çaxır hazırlanması prosesləri ilə bağlı olaraq maraqlandırmışdır. Əvvəllər maya göbələklərin öyrənilməsi pivə və çaxır hazırlanması zamanı qıvcırmanı əmələ gətirən növ və ştampların öyrənilməsi ilə kifayətlənirdi. Lakin, XIX əsrin sonlarından başlayaraq maya göbələklərinin təbii mənbələrdən ayrılması istiqamətində tədqiqatlar geniş aparılmışdır.

İlk tədqiqatlar zimologiyanın əsasını qoyan E.Hansen, A.Kleker tərəfindən aparılmışdır. Onlar çaxır istehsalında istifadə olunan *Saccharomyces cerevisiae* maya göbələyinin təbii mənbələrdən ayrılması sahəsində mühüm işlər görmüşlər. Bu istiqamətdə aparılan tədqiqatlarda Q.A.Nadsonun da əməyi böyük olmuşdur. Saxaromisetlər əsasən üzüm giləmeyvəsi üzərində çox tapılmışdır. Lakin, məlum olduğu kimi, burada üzüm şirəsinin sonrakı qıvcırmasında iştirak etməyən tamam başqa növ maya göbələkləri üstünlük təşkil edirlər.

Ətraf substratlarda, xüsusən də üzümlüklərin altındakı torpaqlarda saxaromisetlərə az rast gəlinmişdir və buna görə də ilkin işlərdə belə bir fərziyyə irəli sürülürdü ki, torpaq maya göbələklərinin aktiv inkişafı üçün əlverişli mühit deyildir. Lakin, torpaqda maya göbələkləri müəyyən müddət həyat qabiliyyətinə malik olan vəziyyətdə saxlanıla bilir, oradan da üzüm bitkisinə keçə bilirlər. Beləliklə də, «maya göbələklərinin təbiətdə dövrəni» anlayışı yarandı. O dövrdə maya göbələkləri deyəndə aktiv qıvcırma qabiliyyətinə malik bir hüceyrəli askomisetli göbələklər nəzərdə tutulurdu.

Aparılan geniş mikoloji tədqiqatlar nəticəsində tipik saxaromisetlərdən fərqlənən yeni növ maya göbələkləri aşkar olundu. Məlum oldu ki, təbii mənbələrdən ayrılan bir hüceyrəli göbələklərin əksəriyyəti askosporlar əmələ gətirmir və ümumiyyətlə, şəkərləri qıvcırtmaq qabiliyyətinə malik deyillər. Belə maya göbələkləri üçün *Torula* cinsi təklif olundu və sonra da bu göbələklər *Torulopus*, *Candida*, *Rhodotorula*, *Cryptococcus* cinslərinə aid olundu. Bu cinslərin növləri çox vaxt müxtəlif təbii substratlarda, o cümlədən torpaqda, bitkilərin səthində müxtəlif



bitki qalıqlarında aşkar olunmuşdur. Məlum oldu ki, maya göbələkləri təbiətdə kifayət qədər geniş yayılmışdır və onların inkişafı ənənəvi qıvcırma proseslərinin substratları ilə kifayətlənir. Lakin, bu dövrdə «maya göbələkləri» anlayışının mahiyyətində dəyişiklik yarandı. Başqa sözlə, “maya göbələyi” anlayışına spirtli qıvcırma törədə bilməyən bütün təkhüceyrəli göbələklər daxil deyildi və bu termin taksonomik mahiyyət kəsb etdi. Lakin, natamam maya göbələyi olan *Rhototorula* cinsinin bəzi nümayəndələrində tam həyat sikli (cinsi mərhələ) aşkar olundandan sonra “maya göbələyi” termini öz taksonomik mahiyyətini itirdi. Buna baxmayaraq ənənəvi olaraq indiyə qədər maya göbələklərinə vahid qrup şəklində baxılır.

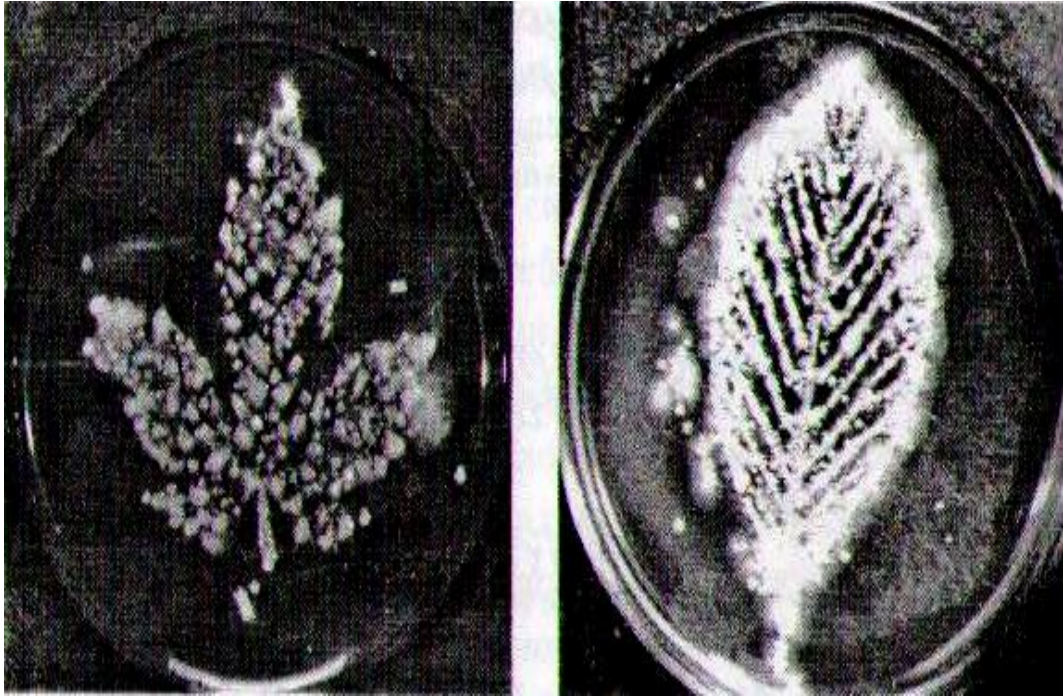
Maya göbələkləri təbii substratların tipik nümayəndələridir. Bir çox təbii yaşayış yerləri zimoloqların diqqətini dəfələrlə cəlb etmiş və müxtəlif maya göbələyi növlərinin mənbələri kimi qiymətləndirilmişdir. Belə yaşayış yerlərinə üzüm və digər şirəli meyvələr, nektarlı çiçəklər, bu çiçəkləri tozlandırان həşəratlar, kaktusun parçalanmış toxuması, ksilofaq həşəratların əmələ gətirdikləri oduncaq unu, onurğasız heyvanların bağırsaqları aiddir.

Təbiətdə maya göbələklərinin yayılması təkcə şəkərlərin yüksək miqdarı olan yerlərlə kifayətlənir. Onları praktiki olaraq istənilən təbii mühitlərdən ayırmaq mümkündür. Buraya üst və daha dərin torpaq qatları, bitkilərin səthi, bitki qalıqları, təbii sular və hava daxildir. Adətən belə əksər yaşayış yerlərində maya göbələklərinin miqdarı çox olmur. Bu təbii mühitlərdə maya göbələklərinin rolu miseliumlu göbələklərə nisbətən azdır. Askomisetli maya göbələklərinin bir çox növləri şəkər tərkibli substratlarda intensiv inkişaf etmələrinə baxmayaraq onları torpaqdan və bitkilərin səthindən ayırmaq olur. Bir çox maya göbələyi növləri məlumdur ki, bunlar üçün torpaq, bitkilər və bitki qalıqları əsas yaşayış yeri hesab olunur. Bu növlərin çoxu mayayabənzər göbələklər olan bazidiomisetli affinitetlərdir. Bunların inkişaf sikli üçün anamorf və miseliumlu teliomorf mərhələlər xarakterdir. Bəzi istisnalar olmaqla bazidiomisetli maya göbələkləri qıvcırma törədə bilmirlər və daha geniş spektrli birləşmələri mənimsəyirlər.

Maya göbələkləri arasında çoxlu kosmopolit evritop növlər vardır ki, bunlar da müxtəlif coğrafi zonalarda olan substratlardan ayrılmışdır.

### 6.1.1. Bitkilər üzərində məskunlaşan maya göbələkləri

**Epifit maya göbələkləri.** Bitkilərin yerüstü hissəsi demək olar ki, həmişə mikroorqanizmlərlə zəngin olur. Bunlara epifit mikroorqanizmlər deyilir. Epifit mikroorqanizmlərin əksər hissəsini maya göbələkləri təşkil edir (şək.109).



**Şəkil 109. Səmənili – aqar qidalı mühitin səthində yarpaqların izi qalmış yerlərdə maya göbələyi koloniyaları**

Bitkilərin yaşıl yarpaqlarında maya göbələklərin sayı adətən  $10^3 - 10^5$  KƏV/q bəzən isə  $10^7$  KƏV/q ola bilər. Bəzən tropik bitkilərin yarpağının səthində maya göbələkləri çox inkişaf edərək, yarpaq üzərində xüsusi qat əmələ gətirirlər. Bu qat hətta adi gözlə belə görünür. Belə maya göbələkləri bitkilərin paraziti deyil, kommensallarıdır. Epifit maya göbələklərin daimi qidalanma mənbəyi bitkilərin həyat fəaliyyəti məhsulları olan eksudantlardır. Bunların tərkibinə qlükoza, fruktoza, saxaroza, az miqdarda treqaloza, qalaktoza, üzvü turşular və s. daxildir. Bir çox maya göbələkləri hətta yarpaq kutikulasının hemisellulozasının lipidlərini mənimsəmək qabiliyyətinə malikdir. Azot tərkibli birləşmələr kimi isə zülalları, amin turşularını və

nuklein turşularını mənimsəyirlər. Epifit maya göbələkləri tərəfindən ayrılan ekstrasellulyar polimerlər, onlara yarpaqların səthində kifayət qədər möhkəm adgeziya olunmasına imkan yaradır. Bəzi maya göbələkləri fitopatogen göbələklər kimi yarpağın səthində deyil, yarpağın toxuması daxilində hüceyrələr arasındakı boşluqlarda inkişaf edirlər.

Maya göbələklərin bir çox növləri əsasən bitkilərin səthindən ayrılır və spesifik morfoloji, fizioloji xüsusiyyətlərə malik olur. Bu xüsusiyyətlər onların müəyyən tip yaşayış yerinə uyğunlaşmasına sübutdur. Belə xüsusiyyətlərə karotinoid piqmentasiyanı göstərmək olar. Bu piqment, hüceyrələri günəş radiyasından qoruyur. Bunlara hava ilə yayılan ballistosporların əmələ gəlməsini, hüceyrələri qurumaqdan qoruyan polisaxarid kapsulların formalaşmasını da aid etmək olar. Belə xüsusiyyətli maya göbələkləri fitobiontların ekomorfoloji qurupuna daxildir. Fitobiontların tipik nümayəndələrinə bazidiomisetli affinitetin anamorf növləri olan *Sporobolomyces roseus*, *Rhodotorula glutinis* göbələklərini göstərmək olar.

Bitki yarpaqlarında maya göbələklərin növ tərkibi geniş miqyasda variasiya edir. Lakin, müxtəlif növ bitkilərdə maya göbələyin spesifikliyi haqqında az məlumat var. Dəqiq fərqlər yalnız o halda aşkar olunur ki, bitkilər çox fərqli şəraitdə bitsinlər və ya müxtəlif ekoloji quruplara aid olsunlar. Bu halda maya göbələyi növləri də fərqli olur.

Maya göbələklərin bitki yarpaqlarında sayı və növ tərkibi vaxtaşırı dəyişə bilər. Bu halda epifit maya göbələklərinin dinamikası 3 qurup faktorla müəyyən olunur:

- hava – iqlim faktorları. Bura temperatur, rütubət, günəş radiyasının intensivliyi daxildir;
- bitkilərin fenoloji ritmləri və bununla bağlı sintez olunan eksudantlar, onların kimyəvi tərkibi. Eksudantlar epifit mikroorqanizmlər üçün əsas qida mənbəyi, stimulyator və ingibitor rolunu oynaya bilər;

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

**Bitki qalıqları üzərində rast gəlinən maya göbələkləri.** Maya göbələklərin digər təbii yaşayış yeri bitki qalıqları hesab olunur. Bitki qalıqları anotomik quruluşunu itirərək müxtəlif destruktiv təsirlərə məruz qalır. Bir qayda olaraq, parçalanan bitki qalıqlarında maya göbələklərinin taksonomik tərkibi elə həmin biosenozdakı bitkilərin canlı və məhv olmuş yerüstü hissələrində aşkar olunan taksonomik tərkibdən çox da fərqlənir. Adətən, burada tipik fitobiont növlər üstünlük təşkil edir. Bu, xüsusən təzə bitki qalıqları üçün xarakterikdir. Bunlar nisbətən qısa müddətdə formalaşır. Çox parçalanmış bitki qalıqlarında (meşə döşənəyinin aşağı qatları) maya göbələklərinin strukturu müəyyən qədər yenidən bərpa olunur. Maya göbələkləri üçün vacib olan sərbəst şəkərlərin və ya üzvi turşuların miqdarı burada müəyyən qədər aşağıdır. Ona görə də belə yaşayış yerlərində maya göbələyi qruplaşmaları daha da “ekstremal” vəziyyət alır: aşkar olunan növlərin sayı azalır, dominantlar daha da nəzərə çarpacaq dərəcədə yüksəlir.

Meşə döşənəyində xarakterik morfo – fizioloji xüsusiyyətlər kompleksinə malik bazidiomisetli affinitet növlər böyük rol oynayırlar. Bu da onların yaşayış yerinə adaptasiya olunmasının sübutudur. Bu növlərin maya göbələklərinə aid olması şərtidir. Belə ki, maya göbələyi hüceyrələri ilə yanaşı bunlar üçün həqiqi miseliumun olması xarakteridir. Bunlar bir çox maya göbələyi növlərindən yüksək hidrolitik aktivliyi ilə fərqlənir və polisaxaridləri mənimsəmək qabiliyyətinə malikdirlər. Belə növlər xüsusi ekomorfoloji qrup olan saprobiontlara aid edilir. Bunların tipik nümayəndələri *Trichosporon pullulans* və *Cystofilobasidium capitatum* göbələkləridir və xüsusən meşə döşənəyi üçün xarakterikdir.

### 6.1.2. Torpaqda rast gəlinən maya göbələkləri

Torpaqlarda yaşayan çoxlu mikroorqanizmlər arasında maya göbələkləri də mövcud olur. Adətən maya göbələklərinin sayı çox az olub,  $10^3$  KƏV/q – a bərabər olur. Torpaqda maya göbələklərin inkişafını müəyyən edən əsas amil asan mənimsənilən üzvi maddələrin qatılığı hesab olunur.

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

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

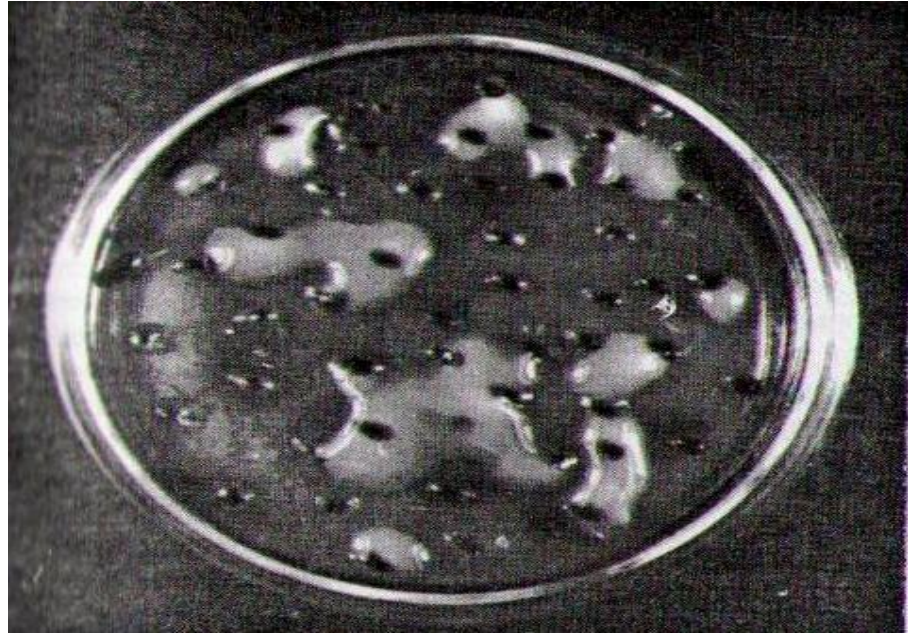
Aparılan – zımoloji tədqiqatlarda maya göbələkləri, səmənili – aqar qidalı mühitdə turşuluğun pH 4 – 4,5 göstəricisində yaxşı inkişaf edirlər. Neytral və qələvi mühitlərə uyğunlaşan növlər turş mühitdə bitməyə bilir. Lakin, maya göbələklərin əsl alkalofil növləri indiyə qədər məlum deyil. Maya göbələklərin turş mühiti xoşlaması ola bilər ki, onların saxorolitik xassəsi ilə əlaqəlidir. Belə ki, şəkərlərin çox miqdarı, bir qayda olaraq mühitdə üzvi turşuların əmələ gəlməsi və toplanması ilə şərtlənir.

Maya göbələklərin bitkilərdə və bitki qalıqlarında aşkar olunan bir çox növləri torpaqda rast gəlinir. Torpağın üst horizontlarında tipik fito – və saprobiontlara rast gəlinir. Bu maya göbələkləri torpağın alloxton qurupunu təşkil edir. Onlar tökülmüş yarpaqlarla birlikdə torpağa düşür və onurğasız heyvanlar vasitəsilə digər yerlərə yayılır. Buna görə də torpaq onlar üçün əsl yaşayış yeri hesab olunmur.

Alloxton maya göbələkləri bitkilərin kökü ilə assosiasiya edə bilir və ya bitki qalıqlarında mövcud ola bilər. Bu qurupun çox növləri tipik epifitlərdir. Lakin onlar yaşayış yerini dəyişdikdə məhv olmur, digər həyat tərzinə keçir. Belə orqanizmlərə *Aerobazidium pullulans* növünü göstərmək olar. Bu, həm yarpaqlarda epifitlər kimi, həm də meşə döşənəklərində və torpağın yuxarı horizontlarında göbələk komponenti

kimi geniş yayılmışdır. Yarpaqlarda bu növün populyasiyaları tipik epifit – ekrisotroflar kimi iştirak edir. Torpaqda isə onlar miseliumlu formada böyüyür və özlərini aktiv hidrolitiklər kimi göstərərək pektinləri, hemisellulozanı parçalayırlar. Lakin, avtohton torpaq maya göbələkləri, bütün həyat siklini torpaqda keçirir və torpağın mineral horizantları onların təbii yaşayış yeri hesab olunur. Belə maya göbələklərinə *Lipomyces* cinsinin bütün növləri aiddir.

Azotobacterlər olan azotsuz aqarlı Eşbi qidalı mühitini uzun müddət (təxminən 20 gün) saxladıqda torpaq yığıntıları ətrafında selikli maya göbələklərinin inkişafını müşahidə etmək olar (şək.110). Hüceyrələrində yağın miqdarı çox olduğu üçün onlar *Lipomyces* adlandırılmışdır.



**Şəkil 110. Eşbi qidalı mühitində torpaq komacıqlarını əhatə edən selikli *Lipomisetlər***

Bərk qidalı mühitlərdə lipomisetlər bir qayda olaraq axan selikli koloniyalar şəklində bitir. Bu hal polisaxarid kapsulasının intensiv əmələ gəlməsi ilə əlaqədardır. Kapsulanın qalınlığı hüceyrənin diametrindən iki dəfə çox olur. Lipomisetlər digər maya göbələklərinə nisbətən asan diffirensasiya olunur və ölçüsü 10 mkm və daha çox ola bilər. Köhnə kulturalarda hüceyrələr yağla dolur və xlamidiosporlara çevrilirlər. Lipomisetlərin cinsi sikli adətən bir ana hüceyrədə iki tumurcuğun

kopulyasiyasından ibarətdir. Bunun nəticəsində də xarakterik kisəşəkili asklar əmələ gəlir.

Lipomisetlər torpaq biotasının avtohton quruplaşmasına aid olan tipik pedobiontlardır. Birincisi, bu maya göbələkləri müxtəlif torpaqlardan həmişə ayrılır və digər substratlarda aşkar olunmur. İkincisi, lipomisetlərin sayı və onların torpaqda profil üzrə yerləşməsi, konkret torpaq əmələ gəlmə prosesin fiziki – kimyəvi və bioloji rejimlərinə uyğundur. Üçüncü, lipomisetlərdə bəzi morfoloji, fizioloji, böyümə prosesi və biokimyəvi xüsusiyyətlər mövcuddur ki, bunlar göbələklərin torpaq mühitinə adaptasiyasını sübut edir. Lipomisetlərin bütün məlum növləri maddələr mübadiləsinin oksidləşmə tipinə malikdir və spirtli qıvcırma törədə bilmirlər. Bunlar azotun aşağı qatılıqlarında böyümə qabiliyyəti nümayiş etdirirlər. Bu da, onları azotsuz qidalı mühitlərdə ayırmağa imkan verir.

Lipomisetlər çox geniş yayılmışlar. Onlar Antarktidadan başqa dünyanın bütün qitələrində rast gəlinir. Şimal yarımkürəsində meşə tundraya qədər yayılmışlar və yalnız tundrada və ya yüksək dağlıq ərazilərdə rast gəlinmir. Lipomisetlər səhralarda demək olar ki, olmur, lakin bəzən oazislərdə suvarılan torpaqlarda aşkar olunur.

Beləliklə, lipomisetlər əsasən daha yetkin və məhsuldar torpaqlarla assosiyasiya olunmuşlar. Onlara torpaq əmələ gəlmə prosesinin inkişafının ilkin mərhələsində rast gəlinmir. Bu mərhələdə torpaq zəif olur, bu da tundra və yüksək dağlıq ərazilər üçün xarakterikdir. Qara torpaq içərisində lipomisetlər dərinliklərə yayılır və bəzən də bu torpağın aşağı horizontlarında aktiv mikrobiotanın dominant hissəsini təşkil edir.

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

Torpaqda lipomisetlərin funksiyası çoxtərəflidir. Trofik zəncirlərdə bu göbələklər vacib həlqə kimi onurğasızların qidalanmasında iştirak edir. Lipomiset koloniyalarında həmişə amöblərin kütləvi inkişafını müşahidə etmək olur.

Bitki qalıqlarının torpaqda destruksiyası prosesində lipomisetlərin rolu görüldüyü kimi böyük deyil. Bu, onların digər göbələklərlə müqayisədə zəif rəqabət qabiliyyətinə malik olması ilə əlaqədardır. Buna yuxarıda qeyd olunan meşə torpaqlarının profili üzrə paylanması da sübutdur. Lipomisetlərin bəzi polisaxaridləri hidroliz etmək qabiliyyəti onların bu polimerlərin parçalanmasında rolu olduğunu göstərir. Beləliklə, lipomisetlərə əsas üzvlər kimi deyil, bitki qalıqlarının destruksiyası prosesini yerinə yetirən mikroorqanizmlərin peykləri kimi baxmaq olar. Lipomisetlər yalnız bu proseslərin son mərhələlərində üzvi qalıqların parçalanmasında iştirak edirlər. Lipomisetlərin torpaqda bir çox funksiyası onların polisaxaridlər sintez etmək qabiliyyəti ilə əlaqədardır. Bununla onlar yüksək hidroskopikliyə malik hüceyrəarası mühit yaradır. Bu mühit prodüsent hüceyrələrin maddələr mübadiləsini və xüsusi qidalanma rejimini təmin edir. Bunların arasında azot fiksə edən bakteriyalar da mövcuddur. Sonuncular, molekulyar azotu lipomisetlərlə assosiasiyada daha aktiv fiksə edirlər. Bu zaman lipomisetlərin hüceyrəxarici polisaxaridləri bakteriyalar üçün karbon mənbəyi rolunu oynayır. Azotobakterlər tərəfindən fiksə olunmuş azot göbələklər tərəfindən istifadə olunur.

Digər növ maya göbələklərinə gəldikdə, onların arasında yalnız torpaqdan ayrılan, bitkilərdə və bitki qalıqlarında isə rast gəlinməyən növlər yoxdur.

## **6.2. Maya göbələklərinin yayılmasının coğrafi qanunauyğunluqları**

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



Maya göbələyi qruplarının taksonomik strukturu qurşaq (zonal) sırada sadəcə olaraq dəyişmir və bu dəyişikliklər kifayət qədər qanunauyğun xarakter daşıyır. Maya göbələklərinin sayı və müxtəlifliyi və ya ayrı – ayrı növlərin çoxluğu monoton olaraq artır və ya müəyyən qurşaq diapozonunda temperaturdan asılı olaraq azalır. Bütün bu ekoloji optimuma aid uyğun ideyalar, müxtəlif növlər üçün müxtəlidir. Müxtəlif təbii zonalara uyğunlaşmasına görə maya göbələkləri arasında arktik (*Cryptococcus gilvescens*), arktik – boreal (*Cryptococcus laurentii*), boreal (*Cryptococcus podzolicus*), çöl – səhra (*Cryptococcus diffluens*) növləri ayırd edilir.

Maya göbələklərinin birlikləri tundrada iki müxtəlif komplekslərlə təqdim olunub: 1) kifayət qədər rəngarəng epifit kompleksləri. Bunlar bitkilərin yaşıl və məhv olmuş yerüstü hissələrində formalaşır; 2) eynicinsli döşənək – torpaq kompleksləri. Bunlar, parçalanan bitki qalıqlarında və torpaq horizontlarında olur. Avtoxiton torpaq maya göbələkləri tundrada rast gəlinmir. Lakin bitkilərinin yarpaqlarında onların sayı xeyli yüksək olur ( $10^5 - 10^6$  KƏV/q). Bu zona üçün epifit maya göbələklərinin yüksək miqdarı xarakterikdir. Maya göbələkləri çox vaxt fillosferdə mövcud olan göbələklərin yeganə növü kimi qeyd olunur.

Tundrada epifit maya göbələkləri sabit dominant növlərlə xarakterizə olunur. Həm canlı, həm də ölü bitki hissələrində, adətən *Cryptococcus laurentii* növü üstünlük təşkil edir. Bir qayda olaraq onun miqdarı maya göbələklərinin ümumi miqdarının 30 – 80%-ni təşkil edir. Yarpaqlarda rast gəlinən *Mrakia frigida* və *Leucosporidium scottii* növləri psixrofillərə aid olan göbələklərdir.

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

Meşə biogeosenozlarında maya göbələklərinin daha geniş yayılan növləri xarakterikdir. İqlim sahələrində bəzi maya göbələkləri superdominantlıq təşkil edirlər. Bu o deməkdir ki, bir və ya bir neçə növlər kəskin olaraq nəinki müəyyən tip substratlarda, həm də ümumiyyətlə biogeosenozda üstünlük təşkil edirlər. Tundra

zonasında belə növlərdən *Cryptococcus gilvescens* torpaq üçün və *Cryptococcus laurentii* yerüstü yaruslar üçün xarakterik hesab olunur. Subtropik səhralarda bütün substrat tiplərində kəskin olaraq bir növ dominantlıq edir – *Cryptococcus diffluens*. Qeyd edək ki, meşə biogeosenozlarında belə növlərin üzə çıxması çətindir.

Meşə zolağında maya göbələklərinin epifit kompleksi çox müxtəlifdir. Meşə otlarının yarpaqları üzərində onların sayı orta hesabla  $10^5$  KƏV/q olur, bəzən  $10^7$  –  $10^8$  KƏV/q – a çata bilir. Bitkilərin yerüstü hissələrində daha çox *Cryptococcus albidus*, *C. laurentii*, *Sporobolomyces roseus*, *Rhodotorula glutinis*, *Rh. lujisanensis*, *Rh. Mucilaginoso* növləri yayılır. Askomisetli maya göbələklərindən bu qrupa adətən *Metschmzaeia pulchorrima*, *Debaryomyces hansenii* və *Pichia* cinsinin müxtəlif növləri daxildir.

Meşə döşənəyində maya göbələklərinin sayı  $10^4$  KƏV/q – a qədər ola bilir. Burada onların növ müxtəlifliyi nəzərə çarpacaq dərəcədə bitkilərin yerüstü hissələri ilə müqayisədə azdır. Epifit mikrobiotanın nümayəndələri əsasən tökülmüş yarpaqlar üzərində məskunlaşır. Maya göbələklərinin torpaq növləri müxtəlif torpaq heyvanlarının həyat fəaliyyəti nəticəsində əmələ gələn tullantılar üzərində məskunlaşırlar. Eyni zamanda epifit və torpaq növlərinin döşənəkdə yüksək miqdarı onların aktiv çoxalmasını sübut edir. Döşənəyin yuxarı qatlarında adətən bitkilərdə olan növlər *Cryptococcus albidus* və *C. laurentii* dominantlıq təşkil edir. Bunlar karotinoid və melanoid piqmentasiyalı göbələklərdir.

Düzənlik sahələrdə maya göbələklərinin 2 müxtəlif tipinə: epifit və torpaq növlərinə rast gəlinir. Maya göbələkləri kütləvi düzənlik bitkilərinin məhv olmuş yerüstü hissələrində inkişaf edir. Burada onların sayı  $10^6$  KƏV/q – a çatır. Ən çox yayılmış epifit maya göbələkləri: *Cryptococcus albidus* və *C. laurentii*, qırmızı piqmentli ballistosporlu maya göbələkləri: *Sporobolomyces roseus* və *Bullera* cinsinin növləridir.

Düzənliklərdə piqmentli maya göbələklərinin miqdarı meşəli sahələrə nisbətən müəyyən qədər çoxdur. Karotinoid piqmentasiyaya malik növlərdən başqa düzənlik bitkilərinin yarpaqlarında, “qara mayalar” çoxlu miqdarda inkişaf edir. Bunlardan

*Aureobasidium pullulans* növünü göstərmək olar ki, o da melanoid pigmentlərini əmələ gətirir. Həmçinin meşə zolağında entomofil bitkilərdə *Metschnikowia pulcherrima* və *Metschnikowia reukaufii* növlərinə rast gəlinir. Bundan başqa düzənlik bitkilərinin yarpaqlarında bazidiomisetli fitopatogen göbələklər də geniş yayılmışdır.

Qara torpaqdan ayrılan maya göbələkləri arasında epifit növlər mövcuddur. Eyni zamanda düzənlik biogenozlarında əsl torpaq maya göbələkləri də yayılmışdır. Bunlara *Cryptococcus aerius* növü aiddir ki, bu da cənub sahələrinin torpaqlarında digər yaşayış yerləri ilə müqasibədə daha çoxdur. Lakin, qara torpaq düzənliklərində əsl pedobiontlar – lipomisetlər daha çox yayılmışdır. Onlar düzənlik torpaqlarında 50 sm dərinlikdə müşahidə olunur və əsasən bir növ *Lipomyces tetrasporus* ilə təmsil olunur.

Şimal zonalarla müqasibədə, səhralarda bitki qalıqlarında epifit maya göbələklərinin miqdarı orta hesabla  $10^4$  KƏV/q – dan çox olmur. Xüsusən sukkulent bitki növlərində səhra zonası üçün xarakter olan maya göbələkləri azdır. Maya göbələyi hüceyrələrinin bitkilərin canlı hissələrində əsas qidalanma tipi ekrisotrofdur, ona görə də kserofitlərin qalın kutikulası və həyatı ifrazatların məhdud olması epifitlərin inkişafını zəiflədir. Eyni zamanda yaz yağışlarından sonra, səhralarda efemerlər və efemeroidlər çoxlu inkişaf edən zaman onların yarpaqlarında epifit maya göbələkləri çoxalmağa başlayır və bunların sayı  $10^6$  KƏV/q - dən çox ola bilər. Efemerlər tez məhv olur, lakin onların qurumuş qalıqlarında həyat qabiliyyətli maya göbələkləri uzun müddət torpağın səthində və çoxillik bitkilərin xəzanında  $10^5 - 10^6$  KƏV/q səviyyəsində saxlanılır.

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

Orta və Mərkəzi Asiyanın səhralarında maya göbələklərinin növ tərkibi şimal təbii zonalarla müqayisədə kasıbdır. Həm bitkilərdə, həm də torpaqda anamorf bazidiomisetli affinitet maya göbələklərindən *Cryptococcus albidus* növü çox aşkar olunur. Bitki yarpaqlarında və qalıqlarında bu növün payına adətən maya

göbələklərinin ümumi sayının yarından çoxu aiddir, torpaqda isə 90% və daha çoxdur. Çoxsaylı tədqiqatlar göstərir ki, Orta Asiyanın səhralarında bitki yarpaqlarında və bitki qalıqlarında *Cryptococcus diffluens* üstünlük təşkil edir.

*Cryptococcus laurentii* göbələyi Neqev səhrasında üstünlük təşkil edir və güclü polisaxaroid kapsulasını formalaşdırmaq qabiliyyətinə malikdir. Belə kapsula havadan nəmliyi yaxşı adsorbsiya edir. Bu da tez – tez duman olan şəraitdə inkişaf prosesini sürətləndirir. Beləliklə, səhra maya göbələklərinin strukturunda regional fərqlər nəzərə çarpacaq dərəcədə özünü göstərir.

Səhra zonasının xarakterik xüsusiyyətlərindən biri də mikroskopik göbələklərin tünd rənglərinin üstünlüyüdür. Bunlar arasında *Aerobasidium* və *Phacococcomyces* cinslərinə aid olan “qara mayalar” üstünlük təşkil edirlər. Bitki yarpaqlarında belə mayayabənzər göbələklərin sayca çoxluğu, düzənliklə müqayisədə, səhrada yüksəkdir. Yüksək dağlıq ərazilərdə yüksəkliyin artması ilə əlaqədar maya göbələklərinin yayılmasında əsaslı dəyişikliklər baş verir. Belə ki, Pamir, Tyan – Şan və Qafqazın yüksək dağlıq ərazilərində (3000 m) maya göbələklərinin sayı dağlıq meşə torpaqlarına (2000 m) nisbətən azdır. Eksterimal şəraitlərdə subnival və nival yüksək dağlıq qurşaqlarda maya göbələklərinin növ müxtəlifliyi aşağı düşür. Burada askomisetli növlər aşkar olunmur və *Cryptococcus* cinsinin nümayəndələri üstünlük təşkil edir.

### **6.3. Təbii ekosistemlərdə maya göbələklərinin funksiyası**

Maya göbələkləri təbii ekosistemlərdə sayına və kütləsinə görə digər qrup mikroorqanizmlərdən azlıq təşkil edirlər. Üzvi maddələrin miqdarı az olan yerlərdə onların sayı daha azdır. Torpağın mineral horizonlarında onların sayı adətən  $10^2$  KƏV/q – dan çox olmur. Maya göbələkləri arasında mürəkkəb təbii polimerləri, o cümlədən, sellüloza və liqinini parçalamaq qabiliyyətinə malik olan növləri yoxdur. Ona görə də torpaqda məskunlaşan maya göbələkləri əsasən, asan mənimsənilən kiçik molekullu birləşmələri mənimsəyirlər. Bu birləşmələr isə bakteriya və kif göbələkləri tərəfindən polimerlərin parçalanması zamanı əmələ gəlir. Bununla belə,

lokal yaşayış yerlərinin çoxunda maya göbələkləri şəkərlərin və ya üzvi turşuların utilizasiyasına görə mikroorqanizmlər arasında üstünlük təşkil edirlər. Ümumiyyətlə, maya göbələklərinin təbiətdə funksiyası aşağıdakılardan ibarətdir:

- yüksək miqdarda asan mənimsənilən qida mənbələri olan lokusları tez tutması (zəptetməsi). Bu, bir çox askomisetli göbələklər üçün xarakterikdir. Belə lokuslarda onların çoxlu miqdarda biokütləsi toplanır ki, bu da onurğasız heyvanlar üçün qida mənbəyi rolunu oynaya bilir.

- bitkilərin ifrazatlarının mənimsəməsi və bitki qalıqlarının parçalanması zamanı epifit maya göbələkləri üçün suksessiyanın yaradılması;

- bitki mənşəli bəzi polimerlərin yuxarı qat torpaqlarda ilkin hidrolizi;

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

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

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

**Saxarobiontlar** əsl maya göbələkləridir və onların tipik nümayəndəsi *Saccharomyces cerevisiae* növüdür. Bu göbələklərin bir çox xüsusiyyətləri onların asan mənimsənilən substratlar olan mühitə uyğunlaşmasını göstərir. Bunlarda piqmentlərin, miseliumlu strukturların, xlamidosporların və selikli kapsulanın olmaması, intensiv qıcırma qabiliyyətinə malik olma və məhdud sayda maddələri mənimsəmək qabiliyyəti onların xarakterik xüsusiyyətləridir. Saxaromisetlərdən

başqa saxarobiontlara *Debaryomyces*, *Kluyveromyces*, *Torulaspota*, *Zygosaccharomyces*, həmçinin də *Pichia* və *Candida* cinslərinin əksər növləri aiddir.

**Fitobiontlar** bitkilərin canlı hissələrinin səthində yaşamağa adaptasiya olunmuşlar və bir qayda olaraq karotinoid pigmentləri əmələ gətirirlər. Onlar, çox vaxt inkişaf siklinə xlamidosporlar və ya xlamidosporlarabənzər quruluğa davamlı strukturlar əmələ gətirirlər. Bir çox növlərin xarakter əlaməti hava axını ilə yayılan ballistosporları əmələ gətirməsidir. Fitobiontların tipik nümayəndələrinə *Sporobolomyces* və *Sporidiobolus* cinslərinin növləri, *Rhodotorula* və *Cryptococcus* cinslərinin bəzi nümayəndələri aiddir.

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

**Pedobiontlar** torpaq hissəciklərinin bərk səthlərində yaşamağa uyğunlaşmışlar. Onlarda hüceyrə arası mühit yaradan selikli kapsula var. Bununla onlar quraqlıq mühitdə yaşamaq qabiliyyəti əldə edirlər. Bu maya göbələkləri çoxlu miqdarda ehtiyat maddələrini toplamaq qabiliyyətinə malikdirlər. Bu maddələr əsas etibarilə lipidlər şəklində toplanır və uzun müddətli aclıq dövrünün keçməsinə təmin edir. Bu göbələklər üçün həmçinin çox aşağı qatılıqda azotlu maddələri mənimsəmək qabiliyyəti xarakterikdir. Başqa sözlə, onlar oliqonitrofillərdir. Pedobiontların tipik nümayəndələri lipomisetlərin bütün növləridir. Göründüyü kimi, pedobiontlara həmçinin kriptokokları və xüsusən də *Cryptococcus terreus*, *C. aerius*, *C.terricola* növlərini aid etmək olar.

Təbii ekosistemlərdə maya göbələkləri tərəfindən yerinə yetirilən digər vacib funksiyalar da mövcuddur. Bazidiomisetli maya göbələklərinin kapsulaları bakteriyaların yaşama yeri rolunu da oynayırlar. Belə bakteriya – maya göbələyi assosiyasiyalarında bir çox vacib proseslər, məsələn; azotfiksasiya prosesi güclənə bilər. Torpaq maya göbələklərinin hüceyrəxarici polisaxaridləri, torpağın aqreqat vəziyyətinə təsir edir və bakteriyalar üçün substrat rolunu oynayırlar. Bir çox torpaq

heyvanları, məsələn, amöblər, mikroartropodlar, qurdlar tərəfindən maya göbələyi hüceyrələri aktiv olaraq yeyilir. Enerji və karbon mənbəyindən əlavə maya göbələkləri heyvanların rasionunda vitaminlərin vacib mənbəyi kimi də iştirak edirlər.

**Cədvəl 6**

**Maya göbələklərin həyat formaları**

Tip	Adaptiv xüsusiyyətlər	Əsas yaşayış mühiti	Tipik növləri
Saxarobi ontlar	Morfoloji adaptasiyaları yoxdur, qıvcırma törədirlər. R-strateqlərdir.	Şirəli meyvələr, nektar, ağacların şirəsi, onurğasız heyvanlar	<i>Saccharomyces cerevisiae</i> <i>Saccharomyces ludwigii</i> <i>Hanseniaspora uvarum</i> <i>Metschnikowia pulcherrima</i>
Fitobiontlar	Piqlent, balistospor və kapsula əmələ gəlirlər. oksidləşdirici mübadiləyə və lipaza aktivliyinə malikdirlər. R-strateqlərdir	Bitkilərin canlı və cansız qalıqları	<i>Sporobolomyces roseus</i> <i>Rhodotorula glutinis</i> <i>Cryptococcus flavus</i>
Saprobiontlar	Miseliumlu-maya göbələyi dimorfizmi var, oksidləşdirici mübadiləyə və hidrolaza aktivliyinə malikdirlər. K-strateqlərdir	Meşə döşənəyi	<i>Trichosporon pullulans</i> <i>Cystofilobasidium capitatum</i> <i>Cryptococcus podzolicus</i>
Pedobiontlar	Piqlentasiya yoxdur, hüceyrədaxili lipidlərə və oksidləşdirici mübadiləyə malikdirlər, oliqonitrofilidirlər, L-strateqlərdir	Torpağın mineral qatı	<i>Lipomyces spp.</i> <i>Cryptococcus aerius</i> <i>Cryptococcus terricola</i>

## VII FƏSİL

### MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN QİDALANMASI VƏ METABOLİZMİ

#### 7.1. Maya göbələklərinin qida maddələrinə tələbatı

Maya göbələklərinin ən çox öyrənilən və xarakterik növü *Saccharomyces cerevisiae* göbələyidir. Bu göbələk aerob şəraitdə qlükoza, saxaroza, maltoza və treqaloza şəkərlərini mənimsəyir, lakin laktoza və sellobioza olan qidalı mühitlərdə inkişaf edə bilmir. Qeyd etmək lazımdır ki, maya göbələklərinin növündən asılı olaraq karbon mənbələrini mənimsəməsi çox fərqlidir. Digər tərəfdən, şəkərlərin mənimsənilməsi aerob və anaerob şəraitindən asılı olaraq dəyişilə bilər. Məsələn, *Saccharomyces cerevisiae* göbələyi aerob şəraitdə saxaroza və treqalozada yaxşı inkişaf etdiyi halda, anaerob şəraitdə bu maddələri mənimsəyə bilmir.

*Saccharomyces cerevisiae* maya göbələyi vahid azot mənbəyi kimi ammonyaki və sidik cöhvərini mənimsəyir, lakin nitratları istifadə edə bilmir. Azot mənbəyi kimi aminturşuları və peptidlər də istifadə oluna bilər. Lakin bəzi amin turşuları, məsələn, histidin, qlisin, sistin və lizin maya göbələkləri tərəfindən çətin mənimsənilir. *Saccharomyces cerevisiae* proteaza enzimini sintez edə bilmədiyi üçün zülalları mənimsəyə bilmir.

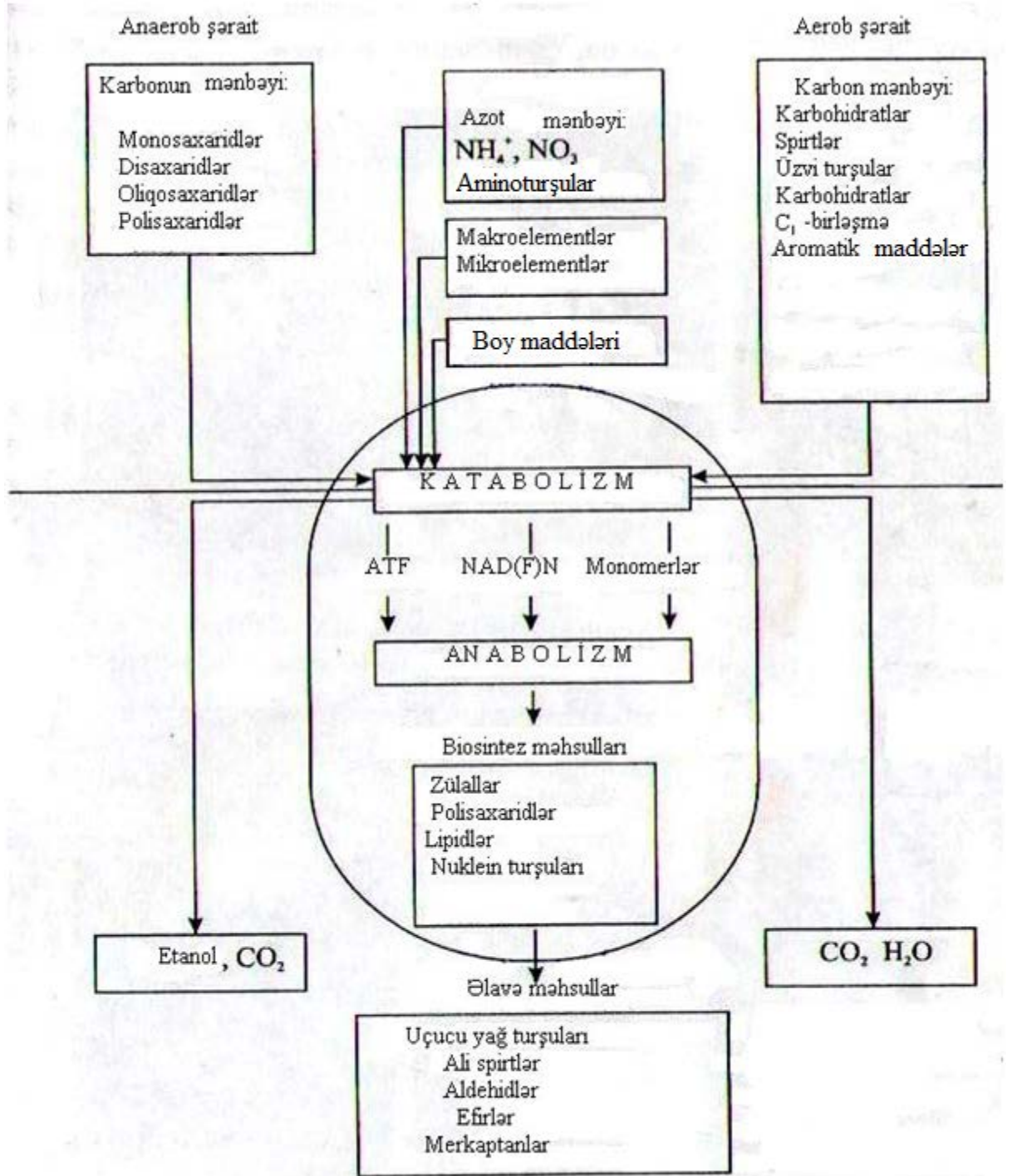
Maya göbələkləri vitaminlərə çox az tələbkardırlar, çünki onlar müxtəlif vitaminləri sintez etmək qabiliyyətinə malikdirlər. Maya göbələklərinin bu xassəsinə görə onlara “vitmainlər fabriki” adı verilmişdir.

Maya göbələkləri fosfora, kükürdə də tələbat duyurlar. Fosfor mənbəyi kimi dihidrofosfat ionları, kükürd mənbəyi kimi isə sulfat duzlarını mənimsəyirlər. Onlar üzvi kükürd mənbələrindən (metuonin, sistin) də istifadə edə bilirlər. Bu göbələklər kalium, maqnezium, kalsium, sink, dəmir və mis kimi elementlərə də ehtiyac duyurlar.



## 7.2. Maya göbələklərinin metabolizmi

Baxmayaraq ki, maya göbələkləri bakteriyalar kimi rəngarəng metabolizmə malik deyil, onlar müxtəlif növ karbon və azot birləşmələrini mənimsəyə bilir və müxtəlif metabolitlər əmələ gətirirlər (şək.111).



Şəkil 111. Maya göbələklərinin metabolizminin ümumi sxemi

### 7.2.1. Maya göbələklərində qıcırma prosesi

Maya göbələkərinin çox geniş məlum olan xassələrindən biri spirtli qıcırma törədə bilməsidir. Onların əksər növləri şəraitindən asılı olaraq qıcırma prosesindən tənəffüs prosesinə və əksinə tənəffüs prosesindən qıcırma prosesinə keçə bilirlər. Oksigen olan mühitdə qıcırma tormozlanır və maya göbələyi tənəffüs etməyə başlayır. Oksigen olmayan mühitdə isə spirtli qıcırma prosesi baş verir. Oksigenli mühitdə baş verən tənəffüs prosesi qıcırmaya nisbətən energetik cəhətdən çox sərfəlidir. Oksigenli mühitdə qıcırma prosesinin tormozlanmasını ilk dəfə fransız alimi L.Paster müşahidə etmiş və bu hadisə **Paster effekti** adlanır.

Spirtli qıcırma bəzi hallarda aerob şəraitdə də gedə bilər. Qlükozanın qatılığı yüksək olan aerob şəraitdə maya göbələyini becərdikdə qıcırma prosesi baş verir. Bu halda qlükoza tənəffüs prosesini tormozlayır. Bu hadisəni ilk dəfə Kребtri müşahidə etmiş və **Kребtri effekti** və ya **katabolit represiya** adlanır.

Bir çox maya göbələkləri qıcırma prosesi törədə bilmirlər və onları aerob və anaerob metabolizmə görə aşağıdakı qruplara bölünürlər.

1. Yalnız qıcırma prosesi törədən və aerob şəraitdə inkişaf edə bilməyənlər. Məsələn, gəmiricilərin bağırsağında yaşayan *Arxiozoma telluris* növü.
2. Müxtəlif substratları aktiv qıcırdan lakin aerob şəraitdə tənəffüs prosesinə keçənlər. Məsələn, *Saccharomyces cerevisiae*, *Schizosaccharomyces pombe*.
3. Aerob tənəffüs həyata keçirən, lakin anaerob şəraitdə zəif qıcırma aparənlər. Bura *Pichia* və *Debaromyces* cinsli askomisetli maya göbələkləri və qıcırma törədən bazidiomisetli maya göbələkləri aiddir.
4. Yalnız aerob şəraitdə inkişaf edib, qıcırma törədə bilməyənlər. Bura *Lipomyces* cinsli aksomisetli göbələklər və bazidiomisetli affinitətdən olan çoxlu natamam (*Cryptococcos*, *Rhodotorula*, *Sporobilomyces*) göbələklər.

Anaerob şəraitdə maya göbələkləri qlükozanın qlikolitik yolla pirüüziüm turşusuna çevirir və bu zaman 1 molekul qlükozadan 2 molekul ATF əmələ gəlir. Qıcırma törədən bütün maya göbələkləri qlükoza və fruktozanı qıcırda bilirlər. Ona görə ki, qlikolitik parçalanma yalnız bu şəkərlərdən başlayır. Bununla belə qlikolitik

yolun intermediatlarına asan çevrilə bilən digər maddələr də qıcqırmaya məruz qalırlar. Monosaxaridlərdən qalaktoza, disaxaridlərdən isə saxaroza, maltoza və treqaloza asan qıcqırdıla bilir. Laktoza və melibiozanı qıcqırda bilən maya göbələkləri çox az rast gəlinir.

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

Pentoza şəkərlərini qıcqırdan maya göbələklərinə çox az rast gəlinir. Bunlara *Pichia stipitis*, *Pachysolen tannophilus* növləri aiddir. Ksilozanın qıcqırması onun kslitə reduksiya olunması ilə başlayır.

### **7.2.2. Maya göbələklərində tənəffüs prosesi**

Aerob şəraitdə qlükozanın az miqdarında belə maya göbələkləri ATF-i tənəffüs prosesi hesabına əmələ gətirir. Maya göbələklərində substratın karbon qazı və suya qədər parçalanması 3 yolla gedə bilər: üç karboksilli turşular skində, qliksilat siklində və pentozofosfat siklində.

Aerob tənəffüs zamanı istifadə olunan karbonlu maddələrin spektri qıcqırma zamanı istifadə olunan maddələrə nisbətən çox genişdir. Gəmiricilərin bağırsağında yaşayan *Arxiozoma telluris* növündən başqa bütün maya göbələkləri aerob şəraitdə qlükozanı mənimsəyirlər. Əksər heksozalar da aerob şəraitdə asanlıqla mənimsənilir.

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

Bir çox maya göbələkləri şəkərlərin müxtəlif törəmələrini (Məsələn, şəkər spirtləri: sorbit, ribit, eritrit, mannit, inozit və ya qlikozidləri: arbutin, salisin) aerob olaraq assimulyasiya etmək qabiliyyətinə malikdirlər.

Maya göbələkləri polisaxaridlərdən nişastanı, petkini və hemisellulozanı mənimsəyə bilirlər. Sellüloza isə demək olar ki, maya göbələkləri tərəfindən

mənimsənilir. Bir neçə maya göbələyində, məsələn, *Trichosporon pulluans* kulturasında sellülaza enzimi müşahidə olunsa da onun aktivliyi çox zəif olmuşdur.

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

Bir karbonlu birləşmələrdən metil spirti 20 növə yaxın maya göbələkləri tərəfindən karbon və enerji mənbəyi kimi aerob şəraitdə mənimsənilir. Bunlara *Candida baidinii*, *Candida methylica*, *Pichia polymorpha*, *Pichia pastoris* növlərini aid etmək olar. Butun bu növlər fakültativ metilotroflardır.

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

### 7.3. Maya göbələklərinin inkişafını məhdudlaşdırma bilən amillər

**Temperatur.** Bir neçə soyuq sevən növlərdən başqa, maya göbələkləri içərisində ekstremofillər yoxdur. Yəni temperaturun, mühit turşuluğunun, osmotik təzyiqin, rütubətin ya çox yüksək, ya da çox aşağı həddlərində inkişaf edən maya göbələkləri yoxdur.

Əksər maya göbələklərində minimum inkişaf temperaturu 0 – 5°C, maksimum temperatur isə 30 – 40°C həddindədir. Demək olar ki, bütün maya göbələkləri otaq temperaturunda (20 – 25°C) bitə bilirlər.

Bəzi maya göbələkləri, məsələn, *Kluyveromyces thermotolerans*, *Arxiozyma telluris*, *Candida tropicalis* 45°C – dən yüksək temperaturda bitə bilirlər. Lakin onların minimum böyümə temperaturu 0 – 5°C arasında yerləşir. Ona görə də onları yüksək termotolerant növlər adlandırmaq olar.

Bir neçə növ maya göbələkləri məlumdur ki, onlar yalnız istiqanlı heyvanların daxili orqanlarında yaşayırlar. Belə növlərə, məsələn, dovşanların bağırsağ sistemində yaşayan *Cyniclomyces guttulatus* aiddir. Bu göbələklər bütün həyat sklini sahib heyvanın bədən temperaturuna uyğun olaraq keçirirlər. Ona görə də onların böyümə temperaturunun diapazonu çox azdır, adətən 30 – 40°C arasında dəyişir.

Aşağı temperaturda ( $0^{\circ}\text{C}$ ) yaxşı bitən maya göbələklərinə çox rast gəlinir. Əgər belə maya göbələklərin maksimum böyümə temperaturu  $20 - 25^{\circ}\text{C}$  – dən aşağı deyilsə, onda onları soyuğa davamlı və ya psixrotolerantlar adlandırırlar. Adətən psixrotolerant növlər bazidiomisetli affinitet maya göbələkləri arasında rast gəlinir. Əgər böyümənin minimum temperaturu  $20^{\circ}\text{C}$  aşağıdırsa, onda onlara psixrofillər deyilir. Obleqat psixrofillərə *Leucosporidium scottii*, *Mrakid frigida* kimi növlərin ştamları arasında rast gəlinir. Bu maya göbələkləri adətən tundra torpaqlarında və Antarktik dənizinin sularında rast gəlinir.

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

Beləliklə, bütövlükdə maya göbələkləri soyuq sevən mikroorqanizmlər qrupudur. Aşağı temperaturda becərməklə onları digər göbələklərdən asanlıqla ayırmaq olar.

**Suyun aktivliyi.** Suyun aktivliyi ( $a_w$ ), onun tərkibində həll olmuş maddələrin miqdarı ilə ölçülür. Suyun tərkibində həll olmuş maddələrin miqdarı yüksək olduqca onun aktivliyi aşağı düşür. Təmiz suyun aktivliyi vahid (1) qəbul edilmişdir. Maya göbələklərinin bir çox növləri  $a_w = 0,9$  bərabər olduqda böyümürlər. Suyun belə aktivliyinə qlükozanın 50 % məhlulu və ya *NaCl* 14 % məhlulu malikdir. Lakin maya göbələklərinin bir sıra növləri mühitdə qlükozanın qatılığı 60 % - ə və ya *NaCl* qatılığı 20 % - ə çatdıqda belə inkişaf edirlər. Belə maya göbələkləri kserotolerant adlandırılır. Bunlara askomisetli maya göbələkləri: *Zygosaccharomyces pombe*, *Debaryomyces panseii* və b. daxildir. Bu növlər çox vaxt müxtəlif mürəbbələrdə, cəmlərdə, siporlarda, quru meyvələrdə rast gəlinir və məhsulların xarab olmasına səbəb olur. *Debaryomyces panseii* maya göbələyi xüsusilə *NaCl* duzunun yüksək qatılığına davamlıdır. Bu göbələklərə dah çox müxtəlif turşularda, konservləşdirilmiş ət məhsullarında, dəniz suyunda rast gəlinir.

**Mühit turşuluğu.** Bir çox maya göbələklərin aktiv inkişafı mühit turşuluğunun pH 4,0 – 6,0 intervalında baş verir. Yəni, bu interval onlar üçün optimaldır. Məsələn,

*Saccharomyces cerevisiae* növünün bəzi ştamları pH 2,5 – 3,0 – də yaxşı bitirlər. Turş mühitə davamlı maya göbələyinə heyvanların həzm sistemində yaşayan *Cyniclomyces guttulatus* göbələyi də aiddir. Bu göbələk turşuluğun pH 2 göstəricisində daha yaxşı inkişaf edir.

Qeyd etmək lazımdır ki, bütün maya göbələkləri pH 4,0 – 4,5 diapazonunda bitə bilər. Belə zəif turş mühidə əksər bakteriyalar inkişaf edə bilmir. Belə turş mühitə maya göbələklərini asanlıqla bakteriyalardan ayırmağa imkan verir.

**İngibitorlar.** Maya göbələklərinin böyüməsi aktinomiset və göbələk mənşəli antibiotiklər tərəfindən tormozlanır. Maya göbələklərinin inkişafını güclü ingibirləşdirən antibiotiklərə sikloheksimid, xloramfenikol, flukonazol və amfoterisin B aiddir.

Sikloheksimid (aktidion) poliribosom səviyyəsində sitoplazmatik zülalın sintezini tormozlayır. Müxtəlif maya göbələklərində bu antibiotikə olan həssaslıq müxtəlifdir. Bu antibiotikə davamlılıq əlamətinə görə bir maya göbələyi növünü digərindən ayırmaq olur və bu əlamət taksonomiyada istifadə olunur. Məsələn, *Saccharomyces cerevisiae* və ona yaxın növlər sikloheksimidin bir neçə mq/l qatılığında tamamilə ingibirləşirlər. *Lipomisetlər*, *Kluyveromyces* cinsinin əksər növləri, *Kloeckera hansieniaspora* göbələyi bu antibiotikə davamlıdır və onun 100 mq/l qatılığında inkişaf edirlər.

Xloramfenikol mitoxondrial zülalların sintezini ingibirləşdirir, lakin sitoplazmada zülal sintezinə təsir etmir.

Tunikamisin antibiotiki selektiv olaraq hüceyrə divarının mannan – protein kompleksinin, invertaza və fosfatazaların sintezini və sekresiyasını blokladır. *Saccharomyces cerevisiae* göbələyinin isə yalnız böyüməsini zəiflədir, lakin onun hüceyrələri litik enzimlərin təsirinə həssaslıq qazanır.

Maya göbələklərinin güclü ingibitorları polien antibiotiklərdir. Bu antibiotiklər kif göbələklərinin böyüməsini tormozlayır, lakin bakteriyalara təsir göstərmirlər. Polien antibiotiklər hüceyrədə sitoplazmatik membran ilə möhkəm kompleks əmələ

gətirirlər və onun keçiriciliyini pozurlar. Nəticədə hüceyrənin sitoplazmasının komponentləri öz – özünə xaricə tökülür.

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

Killer aktivliyinin müəyyən olunması üçün həssas maya göbələyi ştamları bərk qidalı mühitin bütün səthinə yaxılmaqla əkilir, killer ştam isə ştrix üsulu ilə səthə əkilir və inkubasiya olunur. Əgər ştrix ətrafında təmiz sahə yaranırsa, deməli ştrix ilə əkilən ştam killerdir.

Öyrənilən maya göbələklərinin killer toksinləri peptidlər və ya qlükopeptidlərdən ibarətdir. *Saccharomyces cerevisive* göbələyinin toksinləri daha ətraflı öyrənilmişdir və müəyyən edilmişdir ki, onun polipeptidi bir – biri ilə disulfid əlaqəsi ilə birləşən iki  $\alpha$  və  $\beta$  kamponentlərdən ibarətdir. Killer toksinləri inkişafın ekspotensial fazasında sekresiya olunur.

Killer toksininin təsir mexanizmi bir neçə mərhələdən ibarətdir. Bu mərhələlərin ardıcılığı aşağıdakı kimidir: 1) toksinin  $\beta$  qlükanla birləşməsi; 2) membranda reseptorla birləşməsi; 3) membranda məsamələrin əmələ gəlməsi; 4) hüceyrənin elektrokimyəvi potensialının dəyişməsi; 5) hüceyrənin ölümü.

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

Killer toksinləri spesifik təsirə malikdir. Buna görə də killer toksinlərə davamlılığın və həssaslığın müəyyənlişməsi, göbələklərin sistematikasında növlərin differensiasiyası üçün vacib taksonomik əlamət kimi istifadə olunur.



## VIII FƏSİL

### MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN KULTURALAR KOLLEKSİYASINDA SAXLANMA METODLARI

#### 8.1. Dövri əkilmə

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

Kulturaların saxlanması üçün bu metodun istifadəsi zamanı, üç şərt nəzərə alınmalıdır: uyğun qidalı mühitin olması, saxlanma şəraiti və əkilmələrin lazım olan tezliyi. Bu metodun müsbət tərəflərinə onun sadəliyini, iş üçün lazımı kulturaların həmişə əl çatan olmasını, onların təmizliyinə və xassələrinə nəzarət imkanlarının olmasını aid etmək olar. Elə ştamlara rast gəlinir ki, onlar digər saxlanma metodlarını pis keçirir, bu metod isə onları uzun müddət saxlamağa imkan verir. Lakin bu metodun da öz çatışmazlıqları vardır. Belə saxlanma metodları zamanı çox vaxt orqanizmlərin dəyişilməsi, itirilməsi və ya onların fizioloji xüsusiyyətlərinin dəyişilməsi baş verə bilər.

Maya göbələyi kulturalarının çoxu ildə 2 – 3 dəfə yeniləşdirilməlidir (yenidən əkililməlidir). Bitmiş kulturalar 4 – 6<sup>0</sup>C temperaturda saxlanılır. Bu temperatur bir çox göbələklərin saxlanması üçün qənaətbəxş hesab olunur.

Kulturaların aqarlı qidalı mühitlərdə saxlanması metodu, göbələklərin morfoloji və kultural xüsusiyyətlərini həmişə izləməyə imkan yaradır. Bu halda onların xüsusi qidalı mühütlərə əkilməsinə ehtiyac duyulmur. Aqarlı qidalı mühütdə dövrü əkilmə anabioz vəziyyətdə pis saxlanılan, zəif həyat qabiliyyətinə malik olan kulturaların saxlanması üçün əvəzolunmazdır.

## 8.2. Mineral yağ altında saxlanma

Bu metod çox asandır və ona görə də həm böyük, həm də kiçik kolleksiyalarda geniş tətbiq olunur. Yağ, kulturaların qurumasının qarşısını alır və ona oksigenin daxil olmasını azaldır. Bu metodun mahiyyəti ondan ibarətdir ki, çəp aqarlı qidalı mühütdə mikroorqanizm kulturalarının üzərinə steril vazelin və yaxud mineral yağı tökülür. Adətən tıxacla qapanmış aqarlı qidalı mühit, artıq 2 – 3 aydan sonra quruyur. Yağ altında isə onlar uzun müddət saxlanılır. Digər tərəfdən, belə şəraitdə mikroorqanizmlərin metabolizm prosesləri ləngiyir. Yağ, qidalı mühütə havanın keçməsinin qarşısını tam ala bilmir. Buna görə də yağ altında kulturalar zəif də olsa inkişaf etməyə davam edirlər. Lakin inkişaf çox ləng gedir, oksigendən istifadə etmə sürəti tədricən aşağı düşür və kulturaların spor əmələ gətirmə qabiliyyəti çox ləngiyir. Nəticədə, kulturaların (yenidən əkilmədən) saxlanma müddəti bir qədər artır.

Maya göbələklərinin bir çoxu yağ altında 6 aydan 2 il müddətinə qədər sağ qala bilirlər, bəziləri isə (*Hansenula anomnla var. productive*, *H.cifferri*, *H. javunicu*, *Pichia belgica*, *Saccharomyces albus*, *Sacch. carlsbergensis*, *Sacch. cerevisiae*, *Zygosaccharomyces priorianus* və s.) 7 – 14 il ərzində canlı olaraq qalır. Bu zaman kulturalar öz morfoloji, fizioloji və biokimyəvi xüsusiyyətlərini saxlayırlar. Bəzi kulturalarda ilkin kultura ilə müqaisədə fərqlər müşahidə olunsada, bu fərqlər adətən sonrakı əkilmələr zamanı bərpa oluna bilər.

Bu metodda istifadə olunan yağ, yaxşı təmizlənmiş və təmiz çəkisi 0,8 – 0,9 q olmalıdır. Bu məqsədlə adətən tibbi vazelin yağından istifadə olunur. Bu yağ 1 atm. təzyiqdə 120<sup>0</sup>C temperaturda avtoklavda sterilizə olunur, sonra isə onun tərkibindən

rütubətin çıxarılması üçün, quruducu şkafda  $150^{\circ}\text{C}$  – dən yuxarı olmayan temperaturda saxlanılır. Kulturaların üstündə yağın qalınlığının 1 sm – dən çox olmaması məsləhət görülür.

Maya göbələyi kulturalarının üzərinə yağ tökdükdən sonra onlar adətən otaq temperaturunda və ya  $4 - 6^{\circ}\text{C}$  temperaturda soyuducuda saxlanılır. Müxtəlif orqanizmlər üçün optimal saxlanma temperaturu müxtəlifdir, lakin bir çox hallarda otaq temperaturu optimal hesab olunur. Yağ altında qalan kulturaların yenidən əkilməsini adətən ildə bir dəfə aparmaq lazımdır. Kulturaları yenidən əkmək üçün təzə hazırlanmış qidalı mühütdən istifadə olunması məsləhət görülür. Vazelin yağı altında maya göbələyinin yaxşı vəziyyətdə qala bilməsi, bu metodun geniş tətbiq olunmasına gətirib çıxartdı. Belə ki, Amerikanın Milli kulturalar kolleksiyasında yağ altında 1244 maya göbələyi ştamı, kif göbələkləri, streptomisetlər və bakteriyalar saxlanılmış və 12 – 18 aylıq saxlanmadan sonra kulturaların 96% - i sağ qalmışdır. Digər NURB (Northern Utilization Research Branch) Amerika kolleksiyasında 1300 maya göbələyi ştamı ilə yaxşı nəticələr əldə olunmuşdur. Londonun Gigiyena və Tropik Tibbi Təhsil İnstitutunun mikoloji laboratoriyasındakı kolleksiyada, Sankt – Peterburqda Kənd Təsərrüfatı Mikrobiologiyası elmi – tədqiqat institutunda və bir sıra digər institut və laboratoriyalarda da oxşar nəticələr əldə olunmuşdur.

Yağ altında saxlanmanın temperaturu barədə müxtəlif məlumatlar mövcuddur. Bir çox tədqiqatçılar kulturaları soyuducuda, digərləri otaq temperaturunda, üçüncülər isə həmin orqanizmin optimal inkişaf temperaturunda müvəffəqiyyətlə saxlayırlar. Əksər tədqiqatçılar, bu metodla kulturaları otaq temperaturunda saxlamağa üstünlük verirlər.

Mineral yağ altındakı aqarlı qidalı mühütün qalınlığı və çəpəki aqar qatının hündürlüyü də az məna kəsb etmir. Edvard və əməkdaşları mikroorqanizmlərdə hündürlüyü 0 – 30 mm – ə qədər yağ qatı ilə örtülmüş mühütlərdə oksigen mübadiləsini öyrənmişlər. Üzəri yağla örtülməyən kulturalarda oksigenin udulması 100%, 5 mm qalınlığında olan yağ qatı altında oksigenin udulması 21,3% , 10 mm qalınlığında olan yağ qatı altında udulma 11,4 % və 30 mm qalınlığında olan yağ

qatı altında udulma 1,4 % təşkil etmişdir. Nəticədə, yüksək qalınlıqlı yağ qatı altında qidalı mühitdə kulturalar oksigen çatışmazlığından məhv olmuşlar. Müəyyən edilmişdir ki, 1 cm qalınlığında yağ qatı qidalı mühitin dehidratasiyasının qarşısını alır və kulturaların həyat fəaliyyətinin uzun müddət saxlanmasına imkan yaradır. Daha nazik qat isə qidalı mühiti qurumaqdan xilas elə bilmir.

Bu metodun sadəliyi, xüsusi cihazların tələb olunmaması, vaxta, işçi qüvvəsinə, qablara, qidalı mühitlərə qənaət olunması, onun geniş istifadə olunmasına səbəb olmuşdur. Lakin bununla yanaşı, bakterioloji qələmin və iynənin közərdilməsi zamanı yağ damcılarının səpələnməsi ilə laboratoriyaya mikrobların yayılması təhlükəsi mövcud olur. Bundan başqa bu metodun tətbiq olunması nəticəsində qabların yağdan təmizlənməsi vacibliyi kimi əlavə işə ehtiyac olur.

Yağ qatı altında saxlanma metodu bütün göbələklərin həyat fəaliyyətinin saxlanması üçün, xüsusən də bazidiomisetlərin və digər spor daşımayan formaların həyat fəaliyyətinin saxlanması üçün də böyük əhəmiyyət kəsb edir. O, həmçinin insan üçün patogen sayılan fikomisetlərin və göbələklərin saxlanması üçün də səmərəlidir. Yağ altında saxlanma kulturalarda gənələrin əmələ gəlməsinə imkan vermir. Bu metod həm də bahalı cihazların olmasını tələb etmir.

### **8.3. Kulturaların liofilizə olunmuş şəkildə saxlanması**

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

Çoxillik təcrübələr göstərmişdir ki, mikroorqanizmlərin və digər bioloji obyektlərin liofilizasiyası yaxşı nəticələr verir. Liofilizasiya prosesində susuzlaşdırılmanın zədələyici təsiri azalır və qurudulmuş materialın uzun müddətli saxlanması imkanı artır. Keçən əsrin sonunda elmə daxil olan liofilizasiya metodu, sonradan bakteriyaların, virusların, toxumaların, qan plazmasının və vaksinlərin saxlanması üçün öz geniş tətbiqini tapmışdır.

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

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

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

Liofilizasiya olunan kulturaların yaş həddi müxtəlif maya göbələklər üçün müxtəlif olur. Məsələn, çaxır əmələ gətirən 2 sutkalıq maya göbələkləri, 7 sutkalıqlarla müqayisədə liofilizasiyanı daha yaxşı keçirirlər. *Pichia membranaefaciens* maya göbələyinin bəzi ştamları üçün 4 gün keçdikdən sonra liofilizasiya olunması məsləhət görülür. Bu yaş həddi *Cryptococcus terricolus* üçün — 5 gün, *Brettanomyces* üçün — 8 gün təşkil edir. Deməli, maya göbələyi kulturalarının saxlanması üçün onların daha müvafiq yığılma vaxtını bilmək vacibdir.

Liofilizasiya aparılan qidalı mühitin tərkibi böyük məna kəsb edir. Adı su və fizioloji məhlul kulturanın yaşama qabiliyyətini və onun saxlanma müddətini yaxşı təmin etmir. Qoruyucu mühit adlanan qidalı mühitlərin istifadəsi zamanı mikroorqanizmlərin məhv olma dərəcəsi, müəyyən qədər azalır. Qoruyucu mühitlər çox saylı və müxtəlifdir. Onlar əsasən üç qrupa bölünür: 1) bitki, heyvan və mineral mənşəli kolloid qidalı mühitlər (qan zərdabı, plazma, jelatin, aqar – aqar və b.); 2) tərkibində karbohidratlar (adətən saxaroza, laktoza, bəzən də qlükozanın 1 — 10% məhlulları) və zülalların hidroliz məhsulları (pepton və amin turşuları) olan qidalı mühitlər; 3) tərkibində həm kolloid və həm də məhlul əmələ gətirən maddələr olan mürəkkəb qidalı mühitlər.

Hal – hazırda daha çox üçüncü qrupa daxil olan qidalı mühitlər tətbiq edilir. Maya göbələkləri üçün öküz və at qan zərdabları, at zərdabının qlükoza ilə qarışığı; saxarozanın 10%-li məhlulu; tərkibində 10% saxaroza, 1,5% jelatin və 0,1% aqar – aqar olan məhlul istifadə olunur. Çaxır əmələ gətirən maya göbələklərin səmərəli liofilizasiyası 7 ballıqlı səməni suyunda müşahidə olunur. Bu mühitdə 10°C temperaturda 3 il saxlandıqdan sonra hüceyrələrin 50% - dən çoxu canlı olaraq qalır. Eyni şəraitdə at zərdabında saxlanılan kulturaların cəmi 15% - i sağ qala bilər.

Adı çəkilən maddələrin qoruyucu təsir mexanizmi indiyə qədər tam aydınlaşdırılmayıb. Belə hesab edilir ki, onlar hüceyrə qlafının zədələnməsinin qarşısını alırlar. Liofilizasiya zamanı qurudulan obyektin tam dondurulması təmin olunmalıdır. Məlum olduğu kimi, müxtəlif maddələrin sulu məhlullarının soyudulması zamanı əvvəlcə buz kristallarının əmələ gəlməsi baş verir. Buz kristalları arasında kanalcıqlar şəbəkəsi qalır. Bunlar da maye ilə dolur və burada maddələrin qatılığı evtektik qatılığa yaxınlaşır. Bütün məhlulun tam kütlə şəkilində donması üçün tələb olunan qatılığa **evtektik qatılıq** deyilir. Bu qatılıqda məhlul bütöv kütlə şəklində donur, burda əmələ gələn temperatur isə **evtektik temperatur** adlanır.

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

Liofilizasiyadan sonra əldə olunan preparatlarda, rütubətin miqdarı bir qədər qalmış olur. Bu qalıq rütubətdə yaşamaq uğrunda mübarizəyə və liofilizə olunmuş mikroorqanizmlərin (o cümlədən maya göbələklərinin) xüsusiyyətlərinin saxlanmasına böyük təsir göstərir. Müəyyən edilmişdir ki *Saccharomyces vini* növünün iki ştamında 1,52—2,63% qalıq rütubət olduqda canlı hüceyrələrin sayı daha çox (15 – 32%) mövcud olur. Belə maya göbələkləri, çoxalma intensivliyinə və qıvcırma aktivliyinə görə kontrol kulturalardan çoxda fərqlənmir.

Qalıq rütubətin optimal miqdarı müxtəlif orqanizmlər üçün müxtəlifdir. Bəzi tətqiqatçıların fikrincə, orqanizm təkamülün inkişaf pilləsinin nə qədər aşağı pilləsində yerləşirsə o, qalıq rütubət az olan mühitdə həyat qabiliyyətini daha yaxşı saxlaya bilir.

Qalıq rütubətin miqdarı liofilizə olunmuş materialın saxlanma müddətinə də öz təsirini göstərir. Rütubət nə qədər az olarsa, liofilizə olunmuş kultura bir o qədər də çox qala bilir, lakin bu zaman həddindən çox qurudulma aparılmamalıdır.

Liofilizə olunmuş kulturaların saxlanması adətən qaranlıqda otaq temperaturunda və ya soyuducuda həyata keçirilir. Liofilizasiyadan sonra kulturaların aşağı temperaturda (0 – 10<sup>0</sup> C) saxlanması daha yaxşı nəticə verir. Belə şəraitdə kulturalar qalıq rütubətin daha yüksək miqdarına dözümlü olurlar. Saxlama temperaturu 20 – 30<sup>0</sup> C olduqda isə qalıq rütubətin çox az olması tələb olunur. Liofilizə olunmuş kulturalar, bir qayda olaraq, vakuum altında qapanmış ampulalarda saxlanılır. Çünkü molekulyar oksigen onlara mənfi təsir göstərir. Bununla belə, bəzi maddələr oksigenin letal təsirinə maneçilik törədir. Bu maddələrə tiosidik turşusu və onun analoqları, şəkərlər (xüsusən monoqarlar) və onun törəmələri, qeyri – üzvi turşuların bəzi duzları aiddir. Belə hesab olunur ki, bu maddələr liofilizə olunmuş materialda oksidləşdirici reaksiyaların qarşısını alır.

Liofilizasiya prosesi bitəndən sonra qurudulmuş kulturanın təkçə sağ qalmasını deyil, həm də canlı hüceyrələrin sayını müəyyənləşdirmək vacibdir. Baxmayaraq ki, liofilizasiya öz – özlüyündə, mutasion dəyişikliklər əmələ gətirmir, lakin az miqdarda canlı hüceyrələrin saxlanması zamanı ilkin kulturadan fərqlənən formaların seleksiyası baş verə bilər.

Canlı hüceyrələrin sayına nəzarət etmək üçün onların miqdarı həm liofilizasiyadan əvvəl, həm də sonra müəyyən edilib, müqayisə olunur. Müəyyən edilmişdir ki, təkrar liofilizasiya kulturanın həyat qabiliyyətini artırır. Bunun üçün bir dəfə qurudulmaya məruz qalan hüceyrələr əkilir və yenidən liofilizasiyaya olunur. Bu proses bir neçə dəfə belə təkrərlənir. Bu yolla 5 dəfə liofilizasiya olunmuş çaxır əmələ gətirən maya göbələklərinin həyat qabiliyyətini 0,18 % - dən 19,2 – ə qədər artırmaq mümkün olmuşdur.

#### **8.4. Kulturaların digər saxlanma metodları**

Bir çox kolleksiyalarda kulturaların saxlanması steril torpaqda, qumda, silikageldə həyata keçirilir. Torpaqda və qumda saxlanma daha çox kif göbələyi və aktinomiset kulturaları üçün, bəzən də sporlu bakteriyalar və maya göbələklər üçün istifadə olunur. Məsələn, liofilizasiyanı pis keçirən maya göbələyi kulturaları İngiltərənin Milli kolleksiyasında silikageldə saxlanır.

Aydınlaşdırılmışdır ki, *Candida guillirmondi*, *C.tropicalis* və *C.lypolitica* kulturaları silikageldə və mikroelementli (Fe, Mg) silikageldə bir illik saxlanmadan sonra həyat qabiliyyətini 100% - ə qədər saxlaya bilirlər. Bu o deməkdir ki, populyasiyaların tərkibi stabil saxlanılır və seçmə prosesi getmir. Silikageldə saxlanma prosesinə müxtəlif temperaturun təsiri aşkar olunmuşdur. Otaq temperaturunda saxlanma zamanı bəzi kulturalar həyat qabiliyyətini itirə bilirlər. Lakin bu kulturalar aşağı temperaturda həyat qabiliyyətini saxlayırlar. Kulturaların daha yaxşı qalması - 60<sup>0</sup>C temperaturda soyudulma (saxlanma) zamanı müşahidə olunur.



Kif göbələyi və bakteriya kulturaları üçün torpaqda saxlanma metodu geniş tətbiq olunur. Maya göbələklərinin bu metodla saxlanması haqqında ədəbiyyat məlumatı azdır. Amerikanın Milli kolleksiyasında bu metodla yalnız *Cryptococcus* və *Rhodotorula* cinsli maya göbələklərinin saxlanması barədə məlumat var. *Cryptococcus neoformans* maya göbələyi kulturası bağ torpaqlarında 420 gün ərzində canlı olaraq qalmış və öz virulentliyini saxlamışdır.

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

*Cryptococcus neoformans*, *Cr. albidus*, *Cr. diffluens*, *Cr. vierreus* və *Rhodotorula tnucilaginoso* maya göbələkləri 244 gün ərzində quru çay qumunda saxlanılmışdır. Çaxır əmələ gətirən bəzi maya göbələkləri kvarts qumunda 2 il müddətində öz həyat qabiliyyətini saxlayırlar. Bəzi məlumatlara görə maya göbələkləri 5 – 20 ay ərzində karton yapışdırılmamış kağızda saxlanıla bilər. Pambıq liflər üzərinə yerləşdirilmiş 8 maya göbələyi kulturası 34 ildən sonra canlı olaraq qalmışdır. Çörəkbişirmədə istifadə olunan və pivə əmələ gətirən maya göbələkləri pambıq liflərində və filtr kağızının zolaqlarında 6 ay ərzində həyat qabiliyyətini saxlaya bilirlər.

Saxarozanın 10% - li məhlulunda maya göbələyinin saxlanmasını ilk dəfə L.Paster tədqiq etmişdir. O, bu metodu *Saccharomyces cerevisiae* kulturasının saxlanması üçün tətbiq etmişdir. Bu üsulla 15 – 16 il saxlanılan 6 maya göbələyi kulturasından 3-ü həyat qabiliyyətini saxlamışdır.

Maya göbələklərinin 10% - li saxarozaya məhlulunda uzun müddətli saxlanması bir çox müəlliflər tərəfindən sınaq edilmişdir. Belə ki, bu üsulla *Saccharomyces*, *Monilia*, *Torula* cinsindən olan maya göbələklərini 10—16 il ərzində saxlamaq mümkün

olmuşdur. Bu təcrübələrdə maya göbələyinin cavan kulturaları saxaroza məhlulunda kolbalara yerləşdirilmiş və otaq temperaturunda saxlanılmışdır. Bəzi məlumatlara görə 10% - li saxaroza məhlulunda 16 – 17 il saxlanmış maya göbələyi kulturalarının 16 – 22%-i həyat qabiliyyətini itirməmişdir. Pasterə məxsus olan kolbalarda saxlanılan *Saccharomyces cerevisiae* kulturası 44 il sonra açılmış və canlı olaraq qalması göstərilmişdir. Çaxır əmələ gətirən maya göbələkləri 3 il ərzində 10%-li saxaroza məhlulunda saxlanılan zaman, aqarlı səməni suyunda saxlanılan kulturalardan yalnız çoxalma enerjisi və qıvcırma aktivliyinə, tənəffüsə görə fərqlənmişlər. Lakin canlı hüceyrələrin sayı bu zaman yalnız 0,5 % təşkil etmişdir.

Maya göbələklərin spor şəklində saxlanması da məlumdur. Üzümün qıvcırmasından sonra əmələ gələn çaxır maya göbələkləri çöküntüsü “ac” aqarın səthinə köçürülmüşdür (100 ml suya 2 – 3 q aqar). Belə şəraitdə ayrı-ayrı kulturalarda 60 – 80% - ə qədər sporlu hüceyrələr əmələ gəlir və onlar “ac” aqarda 1,5 – 4,5 il ərzində sağ qala bilirlər. Bu halda maya göbələkləri öz əvvəlki xüsusiyyətlərini dəyişmədən saxlayırlar. Tədqiqatçılar hesab edirlər ki, maya göbələklərinin spor şəklində saxlanması daha təbii və səmərəli üsüldür. Əslində təbii şəraitdə maya göbələkləri spor halında uzun müddət qala bilər.

Spor halında saxlanmanın digər 3 metodla (müxtəlif mühitlərdə növbə ilə əkilmələr, 10% saxaroza məhlulunda saxlanma və liofilizə olunmuş vəziyyətdə saxlanma) müqayisəsi göstərmişdir ki, maya göbələklərində çoxalma enerjisinin, qıvcırma aktivliyinin və tənəffüs enerjisinin artımı, digər metodlardakı göstəricilər arasında bu metod orta mövqe tutur.

Aşağı temperaturun mikroorqanizmlərə təsirinin öyrənilməsi üzrə ilk işlər, göstərdi ki, maya göbələkləri dondurulmuş vəziyyətdə saxlanıla bilər. Müxtəlif maya göbələyi ştamlarında bu qabiliyyət müxtəlif formada özünü biruzə verir. İki sutkalıq kulturalar bir sutkalıqlara nisbətən donmuş vəziyyətdə daha yaxşı qala bilirlər. Başqa sözlə, sporların miqdarı çox olan iki günlük *Schizosaccharomyces octosporus* maya göbələyi kulturası, hələ sporları əmələ gətirməyən cavan bir günlük kulturalara nisbətən dondurulmaya daha davamlı olurlar.

Məlumdur ki, müxtəlif mikroorqanizmlərin, o cümlədən maya göbələklərin dondurulmaya davamlılığı bəzi qoruyucu maddələrin : qliserin, qlükoza, saxaroza, polietilenqlitol, demetilsulfoksid, dimetilformamidin əlavə olunması ilə bir xeyli artır. Qliserinin qoruyucu təsiri daha səmərəlidir. Maya göbələklərinin dondurulması zamanı 15% qliserin əlavə etmək tövsiyə olunur. Qliserinin miqdarının artıq (20%) götürülməsi, *Endomyces magnusii* maya göbələyinin hüceyrələrinin daha çox zədələnməsinə səbəb olmuşdur. Qliserinin və bəzi digər birləşmələrin qoruyucu funksiyası onların aşağıdakı fiziki – kimyəvi xüsusiyyətləri ilə əlaqəlidir: hidratlaşma qabiliyyəti, su – duz məhlullarında həll olma, soyuma, suyun donma nöqtəsinin azaltması, kristalizasiya sürətini ləngidilməsi, kristalların əmələ gəlmə xarakterinin dəyişdirilməsi. Son illərdə çox sürətli dondurma üsulu tətbiq olunmaqla (saniyədə - 100°C) *Saccharomyces cerevisiae* göbələyinin yaşama qabiliyyəti 42% - ə çatdırılmışdır. Dondurmadan sonra sağ qalan maya göbələklərində kəskin morfoloji və sitoloji xüsusiyyətlərin dəyişməsi aşkar olunmur. Baş verən bəzi cüzi dəyişiklər bəcərmə zamanı reaktivasiya prosesində itir. Bu üsulla dondurulmuş çörəkbişirmədə istifadə olunan *Saccharomyces cerevisiae* göbələyi öz spesifik xüsusiyyətlərini yaxşı qoruyub saxlaya bilir.

### **8.5. Maya göbələyi kulturalarının dəyişilmiş xassələrinin elektromaqnit sahəsinin təsiri ilə bərpaasının mümkünlüyü**

Hər – hansı saxlanma metodunun qiymətləndirilməsi zamanı müəyyən olunub ki, kulturaların birdən məhv olması və ya bəzi xüsusiyyətlərinin dəyişilməsi halları baş verir. Xassələri itirilmiş və ya dəyişilmiş mikroorqanizmlər işıq şüalarının və mühitin turşuluğunun təsiri ilə, müxtəlif növ mikroorqanizmlərlə birgə becərməklə bərpa oluna bilir.

Son illərdə xüsusi cihazların köməyi ilə elektromaqnit sahələrlə bioloji obyektə təsir etmək mümkün olmuşdur. Başqa sözlə, orqanizmlər tərəfindən buraxılan fiziki sahələri aşkar etmək və eyni zamanda da onu korreksiya etmək imkanı əldə olunmuşdur.

Xüsusi rezonans tezliklərə əsaslanan bioenerjiinformasiyalı texnologiyanın istifadəsi ilə *Candida kefir BD2* ştamının morfoloji xüsusiyyətlərinin bərpa olunma imkanları öyrənilmişdir. Bu ştam 2 il ərzində distillə suyunda 4 – 6°C temperaturda saxlanılmış və bu dövrdə çox güclü spontan dəyişikliklərə məruz qalmışdır. Belə ki, hüceyrələrin forması yumurtavari formadan oval formaya çevrilmiş, əvvəlki kultura ilə müqayisədə hüceyrələrin ölçüsü kiçilmiş, həyat qabiliyyəti kəskin aşağı düşmüş, həmçinin bəzi fizioloji və biokimyəvi xüsusiyyətlər itirilmişdir. Təcrübələrin nəticələri göstərmişdir ki, *Candida kefir BD2* ştamının hüceyrələrinin forma və ölçüləri, bioenerjiinformasiyalı metodların təsirindən sonra, bəzi eksperimentlərdə ilkin vəziyyətə qədər bərpa oluna bilər. Bu zaman hüceyrələrin oval forması yumurtaşəkilli formaya qayıtmış, hüceyrələrin ölçüsü isə əvvəlki ölçülərə qədər böyümüşdür.

Bioenerjiinformasiya üsullarının təsiri ilə *Candida kefir BD2* maya göbələyinin zəifləmiş həyat qabiliyyətinin də bərpası mümkün olmuşdur. Bəzi hallarda, hətta hüceyrələrin həyat fəaliyyətinin artması müşahidə olunmuşdur.

Müəyyən edilmişdir ki, kolleksiyada 2 il ərzində distillə suyunda saxlanılan *Candida kefir BD2* ştamının hüceyrələrinin dəyişilmiş bəzi fizioloji və biokimyəvi əlamətlərinin bioenerjiinformasiya üsulu ilə bərpa olunması da mümkündür. Belə ki, bioenerjiinformasiya texnologiyasının (elektromaqnit dalğalarının) təsirindən sonra *Candida kefir BD2* ştamın hüceyrələrinin laktoza qıvcırtma aktivliyi 50%, ureaza aktivliyi isə tam (100%) bərpa olunmuşdur. Enerji informasiya siqnallarının *Lactobacillus* cinsli bakteriyalara ötürülməsi, nəinki onların həyat fəaliyyətini bərpa etmiş, həm də kulturaların liofilizasiyadan sonra böyümə xüsusiyyətlərini də artırmışdır.

Beləliklə, bioenerjiinformasiya texnologiyaların köməyi ilə *Candida kefir BD2* ştamının kolleksiyada uzun müddətli saxlanma nəticəsində itirilmiş xassələrin bərpa olunmasının prinsipcə mümkünlüyü göstərilmişdir. Bu üsulla hüceyrələrin həm forma və ölçüsünü, həm də həyat qabiliyyətini, çoxalma enerjisini, bəzi fizioloji-biokimyəvi xassələrin bərpa etmək mümkün olmuşdur.

## IX FƏSİL

### MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN SƏNAYEDƏ TƏTBİQİ

Çaxırçılıq, pivə istehsalı və çörəkbişirmə artıq bir neçə minilliklər mövcuddur. Təbii ki, bu vaxt ərzində çoxlu sayda maya göbələyi növləri seleksiya olunmuşdur. Bunlar da müxtəlif növ çaxır və pivə hazırlanmasında istifadə olunur. Lakin yalnız XIX əsrin əvvəlində belə bir fərziyyə irəli sürülmüşdü ki, spirtli qıvcırmanı həyata keçirən 1678 – ci ildə Hollandiya alimi Anton Van Levenhuk tərəfindən ilk dəfə təsvir olunan mikroorqanizmlərdir. Maya göbələkləri 1834 – ci ildə Meyer tərəfindən aşkar olunub, o da bunlara *Saccharomyces* adını verib. Lakin, spirtli qıvcırmanın getməsində maya göbələklərinin rolunu 1868 – ci ildə Fransız alimi Lui Paster sübut etmişdir. XIX əsrin sonunda məlum oldu ki, müxtəlif növ pivə və çaxırdan ayrılan maya göbələkləri öz fizioloji xüsusiyyətlərinə (məsələn, müxtəlif şəkərləri qıvcırtma qabiliyyətinə) görə fərqlənirlər. Belə fizioloji müxtəlifliyin əsasında *Saccharomyces* cinsinin müxtəlif növləri ayırd olunmuşdur. Lakin son zamanlar molekulyar və genetik taksonomiya üsulları ilə göstərilmişdir ki, bu növlər müxtəlif fizioloji əlamətləri ilə fərqlənən bir növün irqləridir. Buna misal olaraq *Saccharomyces cerevisiae* növünü göstərmək olar. Əvvəllər növ kimi təyin olunmuş *Saccharomyces vini*, *Sacch. ellipsoides*, *Sacch. oviformis*, *Sacch. cheresiensis* və *Sacch. chevaleuri* maya göbələkləri *Sacch. cerevisiae* növünün fizioloji əlamətlərinə görə fərqlənən irqlərdir.

Çaxır və pivədən başqa dünyada digər populyar alkoqollu içkilər də var. Məsələn; Şərqdə sake, Cənubi Amerikada pulka və tekila, Afrikada pomlee və s. Bunlar ilkin xammalın tipinə, polisaxaridlərin parçalanma usuluna və prosesə edilən əlavələrə görə fərqlənirlər. Bəzi hallarda qıvcırma üçün *Saccharomyces cerevisiae* növündən fərqli maya göbələyi istifadə olunur. Rom içkisinin istehsalı zamanı, məsələn, *Schizosaccharomyces* cinsinin növləri istifadə olunur. Beləliklə, bir neçə min illər ərzində çaxır, pivə və çörək hazırlanmasının texnologiyası incəsənət səviyyəsinə gəlib çıxmışdı və daha keyfiyyətli məhsullar əldə edilmişdi. Lakin qeyid

etmək lazımdır ki, qıvcırma proseslərinin inkişafında yeni mərhələ fransız alimi Lui Pasterin işlərindən sonra başladı.

XIX əsrin sonuna qədər maya göbələkləri yalnız çaxırçılıqda, pivə hazırlanmasında və çörəkbişirmədə istifadə olunmuşdur. XX əsrin əvvəllərindən başlayaraq maya göbələklərinin tətbiq sahəsi sürətlə genişləndi. Maya göbələklərini geniş miqyasda becərməyə başladılar. Bunlardan kənd təsərrüfatı heyvanları üçün zülal və vitamin mənbəyi kimi istifadə olunur. Maya göbələklərindən etil spirti alınır. Onların köməyi ilə geniş spektrli birləşmələr, məsələn, vitaminlər, müxtəlif polisaxaridlər və lipidlər alınır.

Genetik mühəndisliyin inkişafı asan becərilə bilən maya göbələklərindən bir çox heyvan və bitki mənşəli vacib maddələrin (hormonların) alınmasına imkan verdi. Bu üsulla ilk dəfə insan insulini sintez edə bilən maya göbələyi quraşdırılmışdır.

### **9.1. Spirtli qıvcırma törədən maya göbələklərinin məhsulları**

*Saccharomyces* cinsinin məlum olan 18 növündən 6 – sı şərəbçilikdə geniş tətbiq olunur.

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

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

3. *Saccharomyces uvarum* şərəb və pivə istehsalında, çörəkbişirmədə istifadə edilir. Bu növün nümayəndələri 12 – 13% etil spirti əmələ gətirirlər.

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

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

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

Prinsip etibarilə etanolu hər hansı karbon mənbəyini qıvcırtmaqla almaq olar. Bu prosesi aparan məhz maya göbələkləridir. Belə ki, 200 növə qədər maya göbələyi qlükozanı qıvcırtmaq qabiliyyətinə malikdir. Etanol iri miqyasda alınib yanacaq kimi, əsasən, Braziliyada və digər Cənubi Amerika ölkələrində istifadə olunur. Karbon mənbəyi kimi şəkər çuğundurundan, etanolun produsenti kimi *Saccharomyces cerevisiae* maya göbələyi istifadə olunur. Spirtin alınmasında selluloza (substrat) mənbəyi kimi kağız və ağac sənayesinin tullantılarında istifadə olunur. Lakin oduncağın hidrolizatları çoxlu miqdarda pentoz şəkərlərdən ibarətdir. Keçən əsrin 70 – ci illərinə qədər pentozaları aktiv qıvcırdan maya göbələkləri məlum deyildi. Lakin hal – hazırda pentozaları qıvcırda bilən *Pachysolin tannophilus* və *Pichia stipitis* növləri məlumdur.

Etanolu digər substratlardan da, məsələn, süd cövhərindən də almaq olar. Bu zaman laktozanı qıvcırdan *Kluyveromyces* cinsinin nümayəndələrindən istifadə olunur.

Maya göbələkləri fakültativ anaerob mikroorqanizmlərdir. Anaerob şəraitdə onlar enerjinin hüceyrə daxili oksidləşmə - reduksiya proseslərindən alırlar. Aerob şəraitdə isə şəkəri ilk mərhələdə anaerob parçalayır, sonra isə əmələ gələn məhsulu aerob şəraitdə oksigenin iştirakı ilə parçalayırlar. Hər iki şəraitdə şəkərin anaerob parçalanması maya göbələkləri üçün ilkin mərhələni təşkil edir.

**Şərab istehsalı.** Şərab üzüm şirəsinin normal spirtli qıvcırması zamanı alınan məhsuldur. Onun aşağıdakı növləri məlumdur:

- 1) Şirin və ya şəkərli;
- 2) Quru və ya şəkərsiz;
- 3) Tünd;

#### 4) Köpüklənən;

Keyfiyyətli şərabin alınması hər şeydən əvvəl seçilmiş üzümün yetişmə dərəcəsi və növündən asılıdır. Üzümün tam yetişməsini təyin etmək üçün onun şirəsində şəkərin qatılığını (ballıqlığını ) yoxlayırlar. Tam yetişmiş üzümün şirəsi 21 – 23 ballıqlı olur.

Yığılmış üzümü xüsusi qısqac altında sıxıb şirəsini çıxadırlar. Bu zaman üzümün səthində olan spontan mikroorqanizmlər (kif və maya göbələkləri, bakteriyalar) də şirəyə keçir. Şirənin qıvcırması iki üsulla spontan mikroorqanizmlər və xüsusi maya göbələkləri ilə aparılır. Spontan qıvcırma çox vaxt tam getmir az miqdarda spirt əmələ gəlir, arzu olunmayan uçucu turşular yaranır və sonradan şərabin şəffaflaşması zəif gedir. Bu, ilk növbədə, üzümdə spirtli qıvcırma əmələ gətirən spontan maya göbələklərinin kifayət qədər olmaması ilə əlaqədardır. Digər tərəfdən, kif göbələkləri və bəzi bakteriyalar şirənin spontan qıvcırması zamanı onu xarab edir.

Qıvcırma prosesini stabil və optimal şəraitdə aparmaq üçün maya göbələklərinin təmiz kulturalarından ibarət mayadan istifadə olunur. Bu məqsədlə şirəni pasterizasiya və ya sulfid duzları, sulfid qazı əlavə etməklə sterilləşdirirlər. Nəticədə kif göbələkləri və bakteriyalar maya göbələklərinə nisbətən tez məhv olurlar. Sonra şirəyə təmiz maya göbələyi kulturaları (maya) əlavə edilir və qıvcırdılır. Qıvcırmanı təmiz kulturalarla aparmaq üçün aşağıdakı şərtlərə əməl olunmalıdır:

1) üzümdən alınan şirəni elə şəffaflaşdırmaq lazımdır ki, tərkibində maya göbələkləri cüzi miqdarda olsun;

2) spontan maya göbələklərilə rəqabət aparan ştamlardan istifadə etmək;

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

Təzə üzüm şirəsinin 1ml - də adətən 1000 – 10000 – ə qədər spontan maya göbələyi hüceyrəsi olur. Qıvcırmanı təmiz kultura ilə aparmaq üçün şirədə onun miqdarının spontan hüceyrələrdən 10 dəfə çox olması tələb olunur.

Qıvcırma çox vaxt 29<sup>0</sup>C temperaturda gedir. Şərabin növündən asılı olaraq fermentasiya 21 – 32<sup>0</sup> C temperaturda aparılır. Qıvcırmanın 3 – 5 – ci günləri üzüm



çeçəsi qalıqlarından piqmentlər və tannin ayrılıb məhlula keçərək onun rəngini tündləşdirir. Tannin və piqmentin miqdarı müəyyən dərəcəyə çatdıqda, şəkərin tam qıçqırmamasına baxmayaraq, şərabı tez süzüb çöküntüdən ayırırlar. Ayrılmış şərab 4 ballıqlı olur, qıçqırmanı axıra çatdırmaq üçün onu anaerob şəraitdə 7 – 11 gün də saxlayırlar. Sonra şərabı süzməklə maya göbələyi kütləsindən və şərab daşı adlı duzdan ayırırlar. Şərabın turşuluğunu artırmaq üçün bəzən limon turşusu əlavə edilir. Belə şərabı palıd oduncağından hazırlanmış xüsusi çənlərə töküb kip qapamaqla tam yetişdirirlər. Şərabın yetişməsi uzun sürən proses olub, oksigen çatışmamazlığı şəraitində gedir. Təzə şərab tam oksigensiz şəraitdə saxlandıqda onun yetişməsi normal getmir. Şirin şərabların yetişməsi adətən 2 ilə qədər, bəzi yüksək keyfiyyətli şərabların yetişməsi isə 5 il davam edir. Yetişmiş şərab çox vaxt tünd və ya rəngli olur. Onu süzmək, qızdırıb soyutmaq və hidrolitik enzimlər əlavə etməklə durulaşdırır və qablaşdırırlar.

Təbii yolla CO<sub>2</sub> ilə zənginləşmiş şərablara köpüklənən şərablar deyilir. Köpüklənən şərabın alınması üçün üzüm şirəsini yarımçıq qıçqırtıldıqdan sonra onu xüsusi qapalı qablara doldurub qıçqırma prosesini tədricən başa çatdırırlar. Bu zaman əmələ gələn CO<sub>2</sub> xaric olunmayıb şərabın özündə həll olmuş halda qalır və orada xüsusi təzyiq yaradır. Köpüklənən şərablar ağ və qırmızı olurlar. Şampan şərabı köpüklənən ağ şərabdır. Onu almaq üçün maya göbələkləri nisbətən aşağı (10 – 12<sup>0</sup>C) temperaturda 10 – 12% etil spirti olan şərabda anaerob becərilir. Bu məqsədlə butulka divarına yapışmayan və tez çökən dənələr əmələ gətirən ştamlar seçilir. Sovet şampan şərabı yuxarıda göstərdiyimiz üsulla *Saccharomyces oviformis* və *Saccharomyces vini* maya göbələklərindən alınır.

Süni yolla CO<sub>2</sub> verməklə də müxtəlif köpüklənən şərablar almaq olur. Bunlara qazlaşdırılmış şərablar da deyilir.

Şərabı təkcə üzümdən deyil, müxtəlif meyvə (alma, armud, narıngi və s.) və giləmeyvələrdən (nar, gilənar, quşüzümü və s.) alırlar. Bunun üçün meyvə və giləmeyvə şirələri üzüm şirəsində olduğu kimi maya göbələkləri ilə qıçqırdılır.

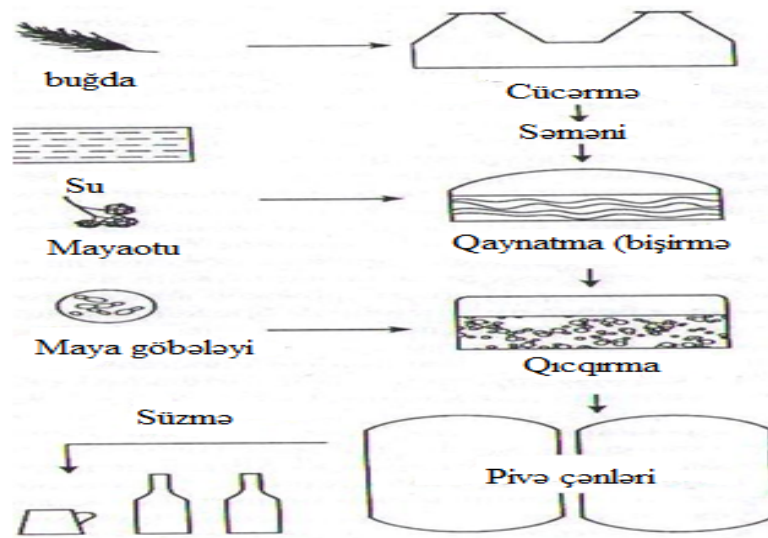
Alınan şərab adətən meyvənin adı ilə adlandırılır, məsələn, alma şərabi, gilənar şərabi, nar şərabi və s. Bu şərablarda köpüklənən və qazlaşdırılmış ola bilərlər.

**Pivə istehsalı.** Pivə istehsalı ən qədim proseslərdən biri olub b.e.ə. ərəblər tərəfindən Misirdə ixtira edilmişdir. Pivə almaq üçün əvvəlcə müxtəlif dənli bitkilərdən səməni hazırlanır. Səmənidən alınan cövhər (suslo) maya göbələyi ilə qıvcırdılıb pivəyə çevrilir.

Səməni almaq üçün arpanı 45 – 47% nəmləndirib 15 – 25<sup>0</sup>C temperaturda 5 – 7 gün müddətində saxlayırlar (becərilər). Əmələ gələn cücərtinin yarpağının ölçüsünün dəninin ölçüsündən 3 – 4 dəfə böyük olduqda proses başa çatır. Prosesi dayandırmaq üçün səməni tədricən 75 – 100<sup>0</sup>C temperaturda qızdırmaqla 5% nəmliyə qədər qurudulur. Quru səməni sürtüb ovxalamaqla qabığından ayırırlar. Ona temperaturu 40 – 50<sup>0</sup>C olan su əlavə edib, qarışdırmaqla əzir və bu vəziyyətdə 1 saat saxlayırlar. Sonra temperaturu 70<sup>0</sup> C – yə qaldırırlar. Bu zaman səmənidə olan amilaza enzimi nişastanı sadə şəkərlərə parçalayır. Səmənidəki şəkərlər və həll olan maddələr məhlulə keçdikdən sonra onu temperaturu aşağı salmadan süzülür. Alınan məhlulə səməni cövhəri deyilir. Cövhərin tərkibində maltoza, dekstrin, pentozalar və b. şəkərlər, amin turşuları, tannin, piqmentlər, mineral elementlər olur. Cövhərə mayaotu əlavə edib qızdırmaqla qatılaştırır, sterilləşdirir və enzimləri aktivsizləşdirirlər. Bu zaman maya otundakı ekstraksiya olunmuş maddələr acı turşular, qətran, efirli yağlar, tannin və b. cövhərin tərkibinə keçir, ona acı pivə dadı verir və stabilləşdirir. Qaynatdıqdan sonra cövhəri süzgəcdən keçirib ayırır, çənlərə doldurub aşağı temperaturda (6<sup>0</sup>C – də) saxlayırlar. Pivə almaq üçün cövhəri *Saccharomyces* cinsli maya göbələyinin müxtəlif ştamları vasitəsilə qıvcırdırlar. Pivə hazırlanmasının texnologiyası bir neçə mərhələdən ibarətdir. Pivənin istehsalı zamanı götürülən məhsulun nişastaya malik olması məsələni birqədər çətinləşdirir. Çünki maya göbələkləri nişastanı pis mənimsəyirlər. Ona görə də qıvcırmadan əvvəl, nişastanın hidroliz olunması vacibdir (şək. 112). Ənənəvi olaraq müxtəlif ölkələrdə pivə istehsalı üçün müxtəlif növ taxılılardan istifadə edirdilər: Avropada – buğda, Asiyada – düyü və Amerikada – qarğıdalı tətbiq olunur.

Buğdanın şəkərləşdirilməsi üçün onun özünün tərkibində olan amilazadan istifadə olunur. Buğda cücərərkən onun tərkibində çoxlu miqdarda bu enzim əmələ gəlir. Düyünün tərkibində olan nişastanı hidroliz etmək üçün *Mukor* və *Aspergillus* cinsli kif göbələklərindən istifadə olunur.

Pivə hazırlanmasında 2 tip qızcırmanı ayırd edirlər: üst (isti) və dib (soyuq) qızcırmalar. Bu prosesləri əmələ gətirən maya göbələkləri bir sıra xüsusiyyətləri ilə fərqlənir və əvvəllər bunlara müxtəlif növlər kimi baxılırdı: üst *S.cereksial* və dib *S. carlsbergensis*. Dib qızcırma 6 – 10°C, üst qızcırma isə 14 – 25°C temperaturda aparılır. Qızcırmanın sonunda dib maya göbələkləri qabın dibinə çökürlər, üst maya göbələkləri isə qızcırmanın kütlənin səthinə çıxırlar və “papaq” əmələ gətirirlər. Üst qızcırma zamanı hüceyrələrin üzə qalxması daha intensiv qızcırma ilə əlaqədardır. Bu zaman CO<sub>2</sub> qazının qabarcıqları əmələ gəlir ki, bu qabarcıqlar da maya göbələyi hüceyrələrinin qalxmasına səbəb olur.



**Şəkil 112. Pivə hazırlanmasının texnoloji sxemi**

Pivə hazırlanmasında istifadə olunan maya göbələklərinin vacib texnoloji xüsusiyyətlərindən biri onların flokkulyasiya qabiliyyətinə malik olmalarıdır. Flokkulyasiya – hüceyrələrin qızcırmanın son mərhələlərində bir – birilə birləşməsidir ki, bunun nəticəsində hüceyrələr qabın dibinə çökürlər. Şəkərin etanola maksimum çevrilməsi üçün maya göbələyi hüceyrəsinin qızcırma mayesində qalması vacibdir.

**Çörəkbişirmə.** Çörək bişirmədə istifadə olunan maya göbələyi ştamları *Saccharomyces cerevisiae* növünə aiddir.

Aşağı növlü unda nişastanı parçalayan enzimlər mövcud olduğu halda təmizlənmiş əla növ unda bu enzimlər parçalanmış olur. Buna görə də, xəmirin qıcırması üçün una şəkər əlavə etmək lazım gəlir. Qıcırma zamanı CO<sub>2</sub> - nin intensiv əmələ gəlməsi baş verir ki, bu da xəmirin qalxmasına səbəb olur. Qıcırma zamanı əmələ gələn etil spirti çörəyin bişirilməsi zamanı uçar.

Əvvəllər çörək bişirilməsi üçün maya göbələklərindən ibarət mayanı pivə istehsalçılarından alırdılar. XIX əsrin sonunda preslənmiş və quru mayaların istehsalı üzrə bütöv bir istiqamət inkişaf etmişdir. Çörəkbişirmədə istifadə olunan mayaların istehsalı qıcırma ilə müqayisədə bir sıra xüsusiyyətlərə malikdir. Belə istehsalın əsas məqsədi – xəmirdə qıcırma törədən, yüksək sürətlə CO<sub>2</sub> qazı yaradan maya göbələklərinin alınmasıdır. Maya göbələklərini maya kimi hazırlamaq üçün onları aerasiya şəraitində becərmək və göbələk biokütləsinin böyük çıxımına nail olmaq lazımdır. Alınan maya göbələkləri həm yüksək qıcırma aktivliyinə malik olmalı, həm də yaxşı saxlanmalıdır, yəni dondurulmuş və qurudulmuş vəziyyətdə öz xüsusiyyətlərini itirməməlidir. Çörəkbişirmədə istifadə olunan maya göbələklərini almaq üçün onlar böyük qablarda, intensiv qarışdırılma və aerasiya şəraitində becərdilər. Bu zaman qidalı mühit (melassa) tədricən və hissə - hissə becərilmə çəninə verilir. Əgər mühitə birdən – birə çoxlu şəkər əlavə olunsa, onda göbələk qıcırma prosesinə keçir və biokütlənin çıxımı azalar. Becərilmə prosesi bitdikdən sonra sentrafuqalaşdırma və filtrasiya yolu ilə biokütlə qidalı mühitdən ayrılır. Yaş biokütlə preslənərək “preslənmiş maya” alınır. “Quru maya” almaq üçün isə biokütlə qurudulur və qablaşdırılır.

Çörəyin hazırlanması hələ qədim dövrlərdən Misir, Yunanıstan və İtaliyada geniş yayılmışdı. Xəmiri yoğurarkən ona acıxəmir (tərkibində maya göbələkləri olan xəmir) qatmaqla gəlməsinin tezləşdirirlər. Bu üsul əhali tərəfindən hazırkı dövrdə də böyük müvəfəqiyyətlə istifadə olunur.

Çörəyin hazırlanması xəmirin bir çox fiziki və kimyəvi çevrilmələrə məruz qalması ilə əlaqədardır. Unun tərkibində enzimlər və spontan mikroorqanizmlər vardır ki, bunlar çörəyin hazırlanmasında böyük rol oynayırlar. Mikroorqanizmlərin inkişafı üçün unda əlverişli maddələr (şəkərlər, amin turşuları, vitaminlər, mineral maddələr) vardır. Undan xəmir hazırlandıqda onun tərkibindəki nişasta amilaza enziminin təsirindən sadə şəkərlərə, zülal isə proteza enziminin təsirindən amin turşularına qədər parçalanır. Mikroorqanizmlər isə bu maddələri, ilk növbədə şəkərləri mənimsəyərək xəmirin qıcırmasını törədirlər.

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

Maya göbələkləri buğda və çovdar çörəyininin bişirilməsində geniş istifadə edilir. Bu məqsədlə duru və pərçimlənmiş mayadan istifadə olunur. Çovdar çörəyi bişirmək üçün tərkibində həm maya göbələkləri, həm də südturşusu bakteriyaları olan mayadan istifadə edirlər.

Hazırda çörəkbişirmədə istifadə olunmaq üçün pərçimlənmiş və quru mayalar *Saccharomyces cerevisae* göbələyinin xüsusi seçilmiş ştamlarından alınır.

Maya göbələkləri həm də müxtəlif çeşidli qatığın (turşud məhsullarının) alınmasında südturşusu bakteriyaları ilə birgə südü qıcqırtmaq üçün maya kimi istifadə olunur.

## **9.2. Maya göbələklərinin biotexnologiyada tətbiqi**

Mikrob biokütləsindən yemlərin zülal və əvəzolunmayan aminturşuları ilə zənginləşdirilməsində istifadə olunması heyvandarlığın inkişafı üçün vacib problemlərdən biridir. Maya göbələkləri zülalı yem əlavələrinin alınması üçün perspektivli mikroorqanizmlər qrupu hesab olunur. Onların hüceyrələrində zülalın miqdarı quru çəkinin 2/3 hissəsini təşkil edir və əvəzolunmayan aminturşuları isə 10% - dən çoxdur.

Maya göbələkləri qida mənbəyi kimi ilk dəfə Almaniyada I Dünya müharibəsi zamanı istifadə olunmuşdur. O, zaman kolbasa hazırlanmasında maya göbələyi kütləsi qatğı kimi istifadə edilmişdir. XX əsrin I yarısında istehsalatın yeni istiqaməti kimi – birhüceyrəli orqanizmlərin biokütləsindən yem əlavəsi kimi istifadə olunması məsələsi ortaya qoyuldu və bəzi ölkələrdə 1930 – cu illərdə maya göbələyi biokütləsi alınaraq iribuynuzlu heyvanların yemində qatılırdı. Bu məqsədlə maya göbələyi qarğıdalı özəyi hidrolizatında becərilmişdir. Hidrolizatın tərkibində çoxlu qlükoza olduğu üçün maya göbələkləri çox asanlıqla bu mühitdə inkişaf edib çoxala bilirlər. Lakin qlükoza insanlar üçün qida mənbəyi olduğundan göbələkləri becərmək məqsədlə digər xammalın axtarışına ehtiyac yarandı. Bu məqsədlə neft parafinlərindən istifadə olunmağa başlandı. Dünyada ilk dəfə Rusiyada 1973 – cü ildə *Candida* cinsli maya göbələklərinin – parafinlərdə becərməklə heyvanlar üçün zülal – vitaminli yem əlavəsi alındı. *Candida* cinsli göbələklər şərti patogen olduqları üçün bu üsul geniş tətbiq tapa bilmədi. İnsan və heyvanlar üçün zişansız həm də yeməli sayılan *Saccharomyces* cinsli göbələklərdir. Bu göbələklər isə neft parafinlərində çoxala bilmirlər. Bu maya göbələkləri şəkərli mühitdə yaxşı inkişaf edə bilirlər. Buna görə də onları becərmək üçün şəkər tərkibli kəndtəsərrüfatı tullantılarından istifadə olunur. Bu məqsədlə maya göbələklərini becərmək üçün şəkər çuğunduru tullantısı olan melassadan istifadə olunur.

Yem zülalının alınması üçün başqa bir substrat süd cövhəridir. Bu pendirin hazırlanmasında əmələ gələn əlavə məhsuldur. Süd cövhərinin tərkibində 4% laktoza vardır. Laktozanı mənimsəmək qabiliyyəti maya göbələklərinin 20% - nə xasdır. Laktozanın aktiv qıçqırdılması *Kluyveromyces* cinsindən olan maya göbələkləri üçün daha xarakterikdir.

Maya göbələklərindən sənaye miqyasında alınan məhsullardan biri etil spirtidir. Bu məqsədlə xammal kimi bitki tullantılarının hidrolizatlarından istifadə olunur. Məsələn, Cənubi Amerika ölkələrində, o cümlədən Braziliyada sənaye miqyasında etil spirtini şəkər qamışı və maniok hidrolizatlarını *Saccharomyces cerevisiae* maya göbələyi vasitəsilə qıçqırtmaqla alırlar. Bəzi ölkələrdə, məsələn,

Rusiyada bu məqsədlə ağac bəmalı sənayesinin tullantılarından alınan hidrolizatlardan substrat kimi istifadə olunur.

Hazırda maya göbələkləri müxtəlif enzim preparatlarının, üzvi turşuların, hüceyrəxarici polisaxaridlərin, çoxatomlu spirtlərin, vitaminlərin sənaye miqyasında alınması üçün istifadə olunur.

Bu məqsədlə *Yarrowia lipolytica*, *Candida catenulata*, *Candida hidrocarbofumarica* və *Aerobasidium pullulans* göbələklərindən istifadə olunur. Sonuncu göbələkdən qida sənayesində geniş tətbiq olunan pullunan polisaxaridi alınır. Hüceyrə xarici polisaxaridləri sintez etmək qabiliyyəti *Cryptococcus*, *Rhodotorula*, *Lipomyces cinsli* maya göbələklərinə də xasdır.

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

Hazırda qida və kimya sənayesində istifadə olunan bəzi enzimlər maya göbələklərindən alınır. Məsələn, invertaza ( $\beta$  – fruktofuranozidaza) enzimi *Saccharomyces cerevisiae* göbələyindən alınır. Bu enzim saxarozanı qlükoza və fruktozaya parçalayır və müxtəlif şokaladlı konfetlərin alınmasında istifadə olunur. Kondider məhsullarının hazırlanması zamanı saxarozanın kristallaşmasının qarşısını almaq üçün də invertaza geniş tətbiq olunur. *Kluyveromyces marxianus* maya göbələyindən sənayedə tətbiq olunan  $\beta$  – qalaktozidaza enzimi alınır və süd məhsullarının alınmasında istifadə olunur. *Yarrowia lipolytica* göbələyindən lipolitik (yağları parçalayan) enzimlər alınır. Bu enzimlər pendir hazırlanmasında, kosmetik məhsulların alınmasında, dəri də xəzin aşılansında və müasir yuyucu vasitələrin hazırlanmasında tətbiq olunur.

Hazırda maya göbələklərindən bir çox digər enzimlər, məsələn, *Saccharomycopsis fibuliger* göbələyindən pektinaza, *Schwanniomyces occidentalis* – dən amilaza, *Cryptococcus laurentii* – dən ksilanaza, *Hyphopichia burtonii* – dən

alkoholoksidaza, *Trigonopsis variabilis* – dən oksidazalar, *Rhodotorula glutinis* – dən fenilalanin ammoniaklizalar alınır.

Maya göbələklərindən vitamin mənbəyi kimi istifadə etmək hələ keçən əsrin 30 – cu illərdən başlanmışdır. *Saccharomyces cerevisiae* göbələyindən D vitamininin ilkin maddəsi olan ergosterin alınır. Maya göbələklərindən B qrupu vitaminlərinə aid olan riboflavin alınır. Qırmızı maya göbələklərindən alınan  $\beta$  – karotin sənaye miqyasında istehsal olunur.



## X FƏSİL

### İNSANDA XƏSTƏLİK TÖRƏDƏN MAYA GÖBƏLƏKLƏRİ

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

#### 10.1. Kandidoz xəstəliyinin törədiciləri

Kandidozun əsas törədicisi *Candida albicans* göbələyi hesab olunur. Lakin bu xəstəliyi digər növlər də o cümlədən, *C.tropicalis*, *C.parapsilosis*, *C. glabrata*, *C. krusei*, bəzən *C. lusitaniae*, *C. guilliermondii*, *C. rugosa* növləri də yarada bilər. Bütün bunlar natamam mayayabənzər göbələklərdir. Onlara daha çox müxtəlif təbii yaşayış yerlərində rast gəlmək olar. Bunların çoxunu eyni zamanda insanın normal mikrobiotasına aid edirlər. Yəni bunlar daimi olaraq sağlam inasanların bədənində yaşayırlar. Onları çox vaxt dəridən, selikli qişalardan və kaldan ayırmaq olur. Bütün bu növlərin əsas vacib xüsusiyyəti onların 37<sup>0</sup>C temperaturda böyümə qabiliyyətidir ki, bu da insan bədəninin temperaturuna tamamilə uyğundur.

Maya göbələklərinin insan bədənində kütləvi inkişafı kandidozla gətirib çıxarır. Bu xəstəlik əsasən immuniteti zəif olan insanlarda əmələ gəlir. Qeyd edək ki bədxassəli törəmələr, yanıqlar, ciddi cərrahi əməliyyatlar, geniş spektrli təsirə malik antibiotiklərlə uzun müddətli müalicə, vaxtından əvvəl doğuşlar, orqan və toxumaların transplantasiyası bu xəstəliyin yaranmasına səbəb ola bilər. Vaxtından tez doğulmuş körpələrin, yaşlı insanların və steril olmayan şprislərdən istifadə edənlərin kandidoz xəstəliyinə tutulma ehtimalı çoxdur. Son zamanlar kandidoz QİÇS - ə tutulan xəstələrdə daha çox rast gəlinir. Kandidoz bütün dünyada rast gəlinən xəstəlikdir.

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

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

## **10.2.Kriptokokkuz xəstəliyinin törədiciləri**

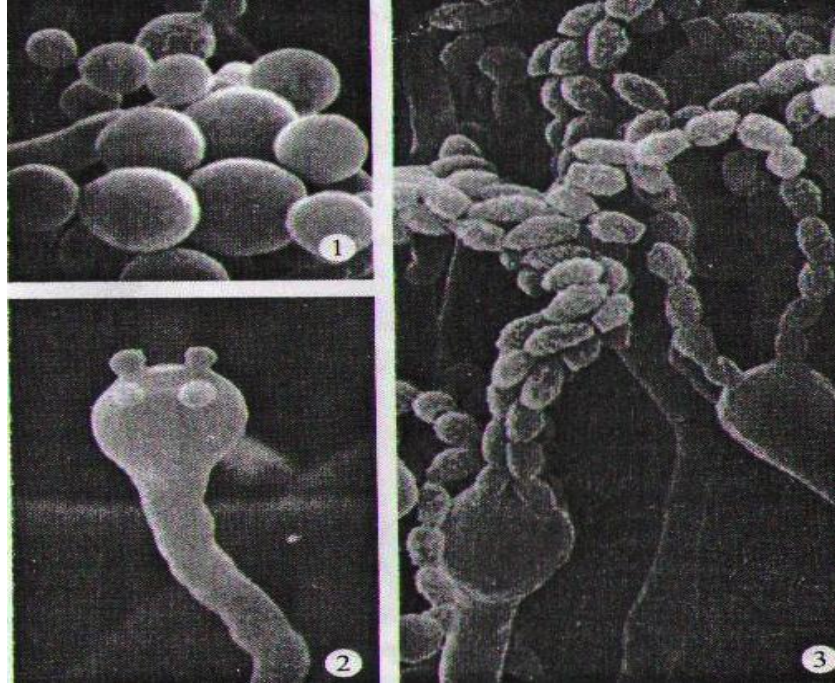
Kriptokokkuz (torulez və ya avropa blastomikozu) xəstəliyi natamam bazidiomisetli affinitet göbələk *Cryptococcus neoformans* tərəfindən yaradılan xəstəlikdir. *Cryptococcus* cinsinin növlərinə təbii yaşayış yerlərində rast gəlmək olur. Lakin bunlara daha çox göyərçinlərin, sərçələrin və digər quşların zılında rast gəlmək olar. Bu halda quşlar özləri bu xəstəliyə tutulmuş olurlar. Quru kalda kriptokokklar bir neçə ay müddətində qala bilirlər. *Cryptococcus neoformans* həmçinin sağlam insanların selikli qişalarında da aşkar edilmişdir.

İnsanda yoluxma adətən hava – toz yolu ilə baş verir. Kriptokokkozun ən təhlükəli forması meninqoensefalitdir. Bu xəstəlik bir qayda olaraq sinir sistemini zədələyir. Xəstəlik baş ağrıları ilə başlayır ki, yavaş – yavaş artaraq dözülməz vəziyyətə gəlib çıxır. Bu zaman iflic əlamətləri meydana çıxır və insanın huşu

pozulur. Xəstəliyin inkişafı orqanizmin zəifləməsinə, sonra da komatoz hala gətirib çıxarır. Ölüm halı 4 – 6 aydan sonra tənəffüs paralicindən baş verir. Kriptokokk minengiti zamanı ölüm halları 100% - ə çatır.

Bir çox xəstələrdə sinir sisteminin pozulmasından başqa ağciyərlərin kriptokokkozu da inkişaf edir. Xəstəlik pnevmoniya şəklində özünü göstərir (simptomlar pnevmoniyaya çox oxşardır). Kriptokokkozun yayılmış forması zamanı müxtəlif orqanlar zədələnə bilər. Həmçinin dəri və selikli qişaların pozulması da baş verir ki, bunlar nisbətən yüngül keçir. Kandidozda olduğu kimi kriptokokkoxla yoluxmaya da immuniteti zəif olan adamlarda rast gəlinir. QIÇS, leykoz, orqan və toxumaların köçürülməsi, uzun müddət immunsupressantların qəbulu orqanizmdə immunitetin kifayət qədər zəifləməsinə səbəb olur.

Böyük tibbi məna kəsb etdiyinə görə *Cryptococcus neoformans* maya göbələyi çox geniş tədqiq edilib. Bu növün öyrənilməsinin tarixi 100 ildən artıqdır. Qidalı mühitlərdə o tumurcuq hüceyrələrindən ibarət olub haploid fazada inkişaf edir. Fenollu birləşmələrə malik qidalı mühitlərdə meloninlərin sintezi hesabına qəhvəyi koloniyalar əmələ gətirir. Bu növün 2 müxtəlif serotipi ayırd edilmişdir: *Candida neoformans* var. *neformans* və *Candida neoformans* var. *gattii* təbiətdə hər yerdə rast gəlinir. Quşların kalında daha çox müşahidə olunur. *Candida neoformans* var. *gattii* isə tropik və subtropik regionlar üçün xarakterikdir. Hər iki növdə teleomorflar *Filobasidiella* cinsinə aid olan tam mərhələ tapılmışdır. Belə ki, *Candida neoformans* var. *neformans* üçün bu *F. neoformans*, *Candida neoformans* var. *gattii* üçün isə *F. Neoformans* var. *bacllispota* adları verilmişdir. Hər iki teleomorflar heterotallikdir və yalnız komplementar tip cütləşməyə malik ştamların qarışdırılması zamanı inkişaf edir. Bu zaman dikariotik toqqalı hiqlər əmələ gəlir, bunların da üzərində sancağabənzər arakəsməsiz bazidiumlar formalaşır. Bazidiumlarda karioqamiya baş verir və diploid nüvənin bazidinin yuxarı hissəsinə miqrasiyasından sonra meyoza baş verir. Əmələ gələn haploid nüvələr mitotik olaraq bölünməyə davam edir və bazidiosporların uzun zəncirlərinə başlanğıc verir (şək.113). Bazidiosporlar hava axını ilə yayılır və insanlara yoluxur.



**Şəkil 113. *Filobasidiella neoformans* göbələyinin telemorf mərhələsi: 1 – tumurcuqlanan hüceyrələr; 2 – bazidium; 3 – zəncirvari bazidiosporlara malik bazidiumlar**

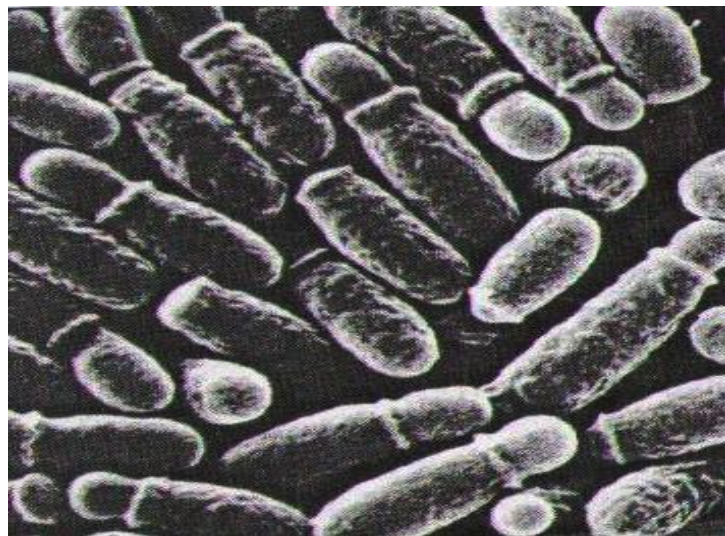
### **10.3. Müxtəlif tipli dəri xəstəliklərinin törədiciləri**

Bəzi maya göbələkləri insanların və istiqanlı heyvanların obliqat simbiiontları olub, dərilərin səthində və tük örtüyüdə yaşayırlar. Digər yaşayış yerlərində isə bu orqanizmlərə rast gəlinmir. Bu göbələklərin ilkin təsviri XIX əsrin ortalarına aid edilir. Onlar insan dərilərinin nümunələrində aşkar olunmuş və *Malassezia* cinsinə aid edilmişlər. Onların törəddikləri xəstəliklərdən biri **əlvən dəmrovdur**. Dəri pulcuqlarına mikroskopda baxılması zamanı onlarda qısa hiqlər müşahidə olunur ki, bunlar da epidermis qatına qədər daxil olur. Belə göbələklərin qidalı mühitlərdə becərilməsi ilk dövrlərdə uğursuz olmuşdur. Dəri və saç örtüklərində müşahidə olunan bəzi göbələklər maya göbələklərinin bitdiyi adi qidalı mühitlərdə inkişaf edə bilmirlər. Bunlara dəri kəpəyi əmələ gətirən *Pityrosporum* cinsli göbələklər aiddir. XX əsrin 20 – ci illərində məlum olmuşdur ki, bu maya göbələklərinin becərilməsi üçün qidalı mühitə yağ turşularının əlavə olunması vacibdir. Bu məqsədlə qidalı mühitə zeytun yağı əlavə olunur. *Pityrosporum* cinsli göbələklərin becərilməsi zamanı aşkar olunub ki, onlar hif əmələ gətirmək qabiliyyətinə malikdirlər və

morfoiogyasına görə *Malassezia* cinsli göbələklərin hiflərinə tam oxşardır. Beləliklə, sübut olundu ki, *Pityrosporum* və *Malassezia* eyni bir göbələyin tumurcuqlu və miseliumlu mərhələləridir. Nəticədə bütün bu göbələklər *Malassezia* cinsinə aid edilmişdir.

*Malassezia* cinsindən olan mayaya bənzər göbələklərin xarakter xüsusiyyəti geniş əsasda monopolyar enteroblastik tumurcuqlanmadır. Ayrılmış tumurcuq ana hüceyrədə yaxalığa bənzər çapıq qoyur ki, bundan da sonrakı tumurcuq əmələ gəlir (şək. 114). Nəticədə hüceyrə armud və ya lampa şəkilli xarakterik formaya malik olur. *Malassezia* bazidiomisətli affinitet mayayabənzər göbələklərə aid edilir. Lakin, teleomorf mərhələ bunlarda məlum deyil. Hal – hazırda bu cinsin morfoloji və fizioloji xüsusiyyətlərinə görə fərqlənən 8 növü aşkar olunmuşdur.

*Malassezia* cinsinin nümayəndələri müxtəlif bakteriyalarla birgə insanın normal mikrobiotasının komponentlərinə aiddir və sağlam insanların dərisinin müxtəlif nahiyələrində rast gəlinir. Onlar adətən istiqanlı çöl və ev heyvanlarının dərisində də rast gəlinir. Lakin, immun sisteminin müxtəlif pozulmaları zamanı *Malassezia* cinsinin növləri müxtəlif dəri xəstəlikləri əmələ gətirə bilər. Onlardan ən çox yayılanı yuxarıda adı çəkilən əlvan dəmrov və ya **pitiriaz** xəstəliyidir. Bu xroniki qeyri – kontakioz (keçici olmayan) xəstəlikdir və ən çox da tropik ölkələrdə yayılmışdır.



**Şəkil 114.** *Malassezia* cinsli monopolyar enteroblastik tumurcuqlanması olan maya göbələyi hüceyrələri

Göbələyin hiqləri epidermis qatına daxil olaraq peqmentasiyanı və dərinin səthi qatının normal strukturunu pozur. Bu göbələklər tərəfindən əmələ gələn digər xəstəlik **follikulit** adlanır. Bu, çoxlu xırda follikulların (səpmələrin, qovucuqların) əmələ gəlməsi ilə xarakterizə olunur. Belə qovucuqlara beldə, döşdə, çiyinlərdə rast gəlinir və qaşınma ilə müşayət olunur. Follikulit həmçinin ən çox isti iqlimli ölkələrdə rast gəlinir. *Malassezia* cinsli göbələklərin yaratdıqları digər xəstəliklərdən biri **seboreyli (piy vəzilərinin iltihabı) dermatitdir**. Onlar güclü allergen kimi də çıxış edə bilər. Bu halda xəstəlik atipik dermatit adlanır.

*Malassezia* cinsli göbələklərin əmələ gətirdikləri xəstəliklər əsas etibarilə xroniki hesab olunur və immun sistemi zəif olan, allergiyaya meyilli insanlar üçün xarakterikdir. Sağlam insanlarda piy vəzilərinin normal funksiyası zamanı bu göbələklər dəridə müşahidə olunmur.

## İSTİFADƏ EDİLMİŞ ƏDƏBİYYAT

1. Qənbərov X.Q., Cəfərov M.M. Azərbaycan ərazisində evdə hazırlanan (spontan) qatıqların mikrobiologiyası. Bakı – “ELM” – 2013, 345s.
2. Qənbərov X.Q., Abdullayeva N.A. Mikroorqanizmlərin biokimyası. Bakı, 2013, 172с.
3. Mehdiyeva N. Mikologiya. Bakı, 2006, 300s.
4. Бабьева И.П., Голубев В.И. Методы выделения и идентификации дрожжей . М.: Пищевая пром., 1979, 120с.
5. Бабьева И.П., Решетова И.С. Методы количественной оценки развития дрожжей в почвах и подстилках /В сб.: «Микроорганизмы как компонент биогеоценоза», М.: Наука, 1984, с.84-92
6. Бабьева И.П., Садыков Б.Ф. Состав и численность дрожжей в филлосфере растений //Микология и фитопатология, 1980, т.14, №6, с.473 – 476
7. Бабьева И.П., Чернов И.Ю. Биология дрожжей. М.: КМК, 2004, 222с.
8. Бери Д. Биология дрожжей. Москва, «Мир», 1985, 95с.
9. Билай В.И. Основы общей микологии. Киев, 1989, 390с.
10. Ганбаров Х.Г., Исмайылов Н.И., Джафаров М.М. Выявление исходных значений рН среды, этанола и хлористого натрия на рост дрожжей рода *Candida* // Вестник Бакинского Университета, Серия ест. Наук, 2005, №1, с.65 – 72
11. Ганбаров Х.Г., Таги – заде З., Гулиева Н.А. Биотехнология. Баку, 2005, 360с
12. Ганбаров Х.Г., Абдулгамидова С. М. Изменчивость дрожжей и коррекция их свойств электромагнитными полями. Берлин: Lambert Academic Publishing, 2012, 144р.
13. Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии. Москва, 2005, 213с.
14. Мюллер Э., Леффлер В. Микология. М.: Мир, 1995, 341с.
15. Максимова И.А., Чернов И.Ю. Структура сообществ дрожжевых грибов в лесных биогеоценозах //Микробиология, 2004, т.73, №4, с.558 – 566

16. Сатток Д., Фотергилл А., Рипальди М. Определитель патогенных и условно патогенных грибов. М.: Мир, 2001, 468с.
17. Черепанова Н.П. Систематика грибов. Санкт – Петербург, 2005, 344с.
18. Adams M. R., Moss M.O. Food microbiology. Royal Society of Chemistry, 2000, 479 p.
19. Andrews J.H., Harris R.F. The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces // Annual. Rev. Phytopathol., 2000, vol.38, p.145 – 180
20. Andrews J.H., Spear R.N., Nordheim E.V. Population biology of *Aureobasidium* pollutants on apple leaf surfaces // Can.J.Microbiol., 2002, vol.48, №6, p.500 – 513
21. Barnett J.A., Payne R.W., Yarrow D. Yeasts: Characteristics and identification (second edition). Cambridge University press. Cambridge, New. York, Port chester. Melbourne sydney, 1990, 1130p.
22. Davenport R.R. An introduction to yeasts and yeast like organisms, in Biology and activities of yeasts. Acad. Press, 1998, p. 1 - 27
23. Kun L.Y. (editor). Microbial biotechnology. Principles and Applications. World scientific., 2003, 724p.
24. Kurtzman C.P., Fell J.W. (editors) The Yeasts, a taxonomic study. Fourth edition. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 1998, 1055p.
25. Kurtzman C.P., Robnett C.J. Phylogenetic relationships among yeasts of the “*Saccharomyces complex*” determined from multigene sequence analyses // FEMS Yeast Research, 2003, vol.3, p.417 – 432
26. Lodder J. ( Editor) The Yeasts, a taxonomic study. North-Holland Publishing Company–Amsterdam–London, 1977, 1358 p.
27. Maier R.M., Pepper I.L., Gerba Ch.P. Environmental microbiology. Academic Press., 2000, 585p.
28. Mc – Arthur J.U. Microbial ecology. An evolutionary Approach. Academic Press is an imprint of Elsevier, 2006, 415p.
29. Ogunseitan O. Microbial diversity. Blackwell publishing, 2005, 292 p.



30. Pepper I.L., Gerba Ch.P., T.J. Environmental microbiology (third edition) . Academic Press is an imprint of Elsevier, 2015, 705p.
31. Querol A., Bellach C. Molecular evolution in yeast of biotechnological interest // *Int. Microbiology*, 2003, v. 6, № 3, p. 201 – 205
32. Rose A.H. Chemical Microbiology. Butterworth, London, 1976, 300p.
33. Sloncrewski J.L., Foster J.W., Gillen K.M. Microbiology. An evolving science. Norton. New York. London, 2009, 1097p.
34. Seckbach J. (editor). Symbiosis. Mechanisms and model Systems. Kluwer Academic publishers. Dordrecht. Boston, London, 2002, 736 p.
35. Stoley j., Reysenbach A. (editors) Biodiversity of microbial life. Wiley- liss. , 2002, 552 p.
36. Zacchi L., Vaughan – Martini A. Yeasts associated with insects in agricultural areas of Perugia, Italy. // *Annals of Microbiology*, 2002, vol.52, p.237 – 244

# M Ü N D Ə R İ C A T

<b>GİRİŞ</b> .....	3
<b>I FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏYİ HÜCEYRƏSİNİN QURULUŞU VƏ KİMYƏVİ TƏRKİBİ</b> .....	5
1.1. Maya göbələklərinin morfolojiyası.....	5
1.2. Maya göbələyi hüceyrəsinin quruluşu .....	8
1.2.1. Kapsula.....	10
1.2.2. Hüceyrə divarı.....	11
1.2.3. Hüceyrə membranı.....	14
1.2.4. Nüvə.....	15
1.2.5. Mitoxondri.....	17
1.2.6. Endoplazmatik şəbəkə (və ya endoplazmatik retikulum).....	19
1.2.7. Holci aparatı və lizosomlar .....	19
1.2.8. Digər sitoplazmatik strukturlar .....	20
1.2.9. Sitoplazma.....	21
1.3. Maya göbələyi hüceyrəsinin kimyəvi tərkibi.....	22
<b>II FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN SİSREMATİKASI</b> .....	26
2.1. Maya göbələklərinin sistematikasına giriş.....	26
2.2. Maya göbələklərində növ konsepsiyası.....	28
2.3. Maya göbələklərinin sistematikasında istifadə olunan kriteriyalar.....	30
2.4. Anamorf maya göbələklərinin sistematikasının xüsusiyyətləri.....	31
<b>III FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN TƏSNİFATI</b> .....	35
3.1. Askomisetli maya göbələkləri.....	35
3.2. Askomisetli affinitetin anamorf maya göbələkləri.....	69
3.3. Bazidiomisetli maya göbələkləri.....	76
3.4. Bazidiomisetli affinitetin anamorf cinsləri.....	92
<b>IV FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN İDENTİFİKASIYASI</b> .....	99
4.1. Maya göbələyi növünün standart təsviri üçün istifadə olunan əlamətlər.....	99
4.2. Vegetativ çoxalma prosesinin xarakteristikası.....	101
4.2.1. Vegetativ çoxalma üsulları.....	101
4.2.2. Xlamidosporların və ballistosporların əmələ gəlməsi.....	103
4.2.3. Bərk və maye qidalı mühitlərdə inkişaf.....	104
4.3. Cinsi çoxalma prosesinin xarakteristikası.....	105
4.4. Fizioloji əlamətlər.....	109

4.5. Biokimyəvi və genetik əlamətlər.....	110
4. 6. Maya göbələyi növünün təsvirinin standart sxemi.....	111
4.7. Anamorf maya göbələklərinin identifikasiyasının xüsusiyyətləri.....	113
<b>V FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN ÇOXALMASI.....</b>	<b>116</b>
5.1. Qeyri-cinsi çoxalma.....	116
5.1.1. Pseudomiselium.....	122
5.1.2. Dimorfizm və pleomorfizm.....	123
5.1.3. Əsl miselium.....	125
5.2. Cinsi çoxalma.....	126
5.2.1. Maya göbələklərində cinsi differensasiya.....	128
5.2.2. Askomisetli maya göbələklərində cinsi çoxalma.....	129
5.2.2.1. Haploid maya göbələklərində cinsi çoxalma.....	132
5.2.2.2. Diploid maya göbələklərində cinsi çoxalma.....	134
5.2.2.3. Haplo – diploid maya göbələklərində cinsi çoxalma.....	135
5.2.3. Bazidiomisetli maya göbələklərində cinsi çoxalma.....	136
5.3. Maya göbələklərində hüceyrə sikli.....	140
5.3.1. Hüceyrə siklinin biokimyası.....	141
5.3.2. Hüceyrə siklinin genetikası və tənzimi.....	141
<b>VI FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN EKOLOGİYASI.....</b>	<b>143</b>
6.1. Maya göbələklərinin təbiətdə yayılması.....	144
6.1.1. Bitkilər üzərində məskunlaşan maya göbələkləri.....	146
6.1.2. Torpaqda rast gəlinən maya göbələkləri.....	149
6.2. Maya göbələklərinin yayılmasının coğrafi qanunauyğunluqları.....	152
6.3. Təbii ekosistemlərdə maya göbələklərinin funksiyası.....	156
<b>VII FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN QIDALANMASI VƏ</b>	
<b>    METOBOLİZMİ.....</b>	<b>160</b>
7.1. Maya göbələklərinin qida maddələrinə tələbatı.....	160
7.2. Maya göbələklərinin metabolizmi.....	161
7.2.1. Maya göbələklərində qıvcırma prosesi.....	162
7.2.2. Maya göbələklərində tənəffüs prosesi.....	163
7.3. Maya göbələklərinin inkişafını məhdudlaşdırıb bilən amillər.....	164

## **VIII FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN KULTURALAR**

<b>KOLLEKSİYASINDA SAXLANMA METODLARI.....</b>	<b>169</b>
8.1. Dövri əkilmə.....	169
8.2. Mineral yağ altında saxlanma.....	170
8.3. Kulturaların liofilizə olunmuş şəkildə saxlanması.....	172
8.4. Kulturaların digər saxlanma metodları.....	176
8.5. Maya göbələyi kulturalarının dəyişilmiş xassələrinin elektromaqnit sahəsinin təsiri ilə bərpasının mümkünlüyü.....	179

## **IX FƏSİL. MAYA GÖBƏLƏKLƏRİNİN SƏNAYEDƏ TƏTBİQİ.....**

9.1. Spirtli qızcırma törədən maya göbələklərinin məhsulları.....	182
9.2. Maya göbələklərinin biotexnologiyada tətbiqi.....	189

## **X FƏSİL. İNSANDA XƏSTƏLİK TÖRƏDƏN MAYA**

<b>GÖBƏLƏKLƏRİ.....</b>	<b>193</b>
10.1. Kandidoz xəstəliyinin törədiciləri .....	193
10.2. Kriptokokkuz xəstəliyinin törədiciləri.....	194
10.3. Müxtəlif tipli dəri xəstəliklərinin törədiciləri.....	196
<b>İSTİFADƏ EDİLMİŞ ƏDƏBİYYAT.....</b>	<b>199</b>