

**AZƏRBAYCAN MİLLİ ELMLƏR AKADEMİYASININ
MİKROBİOLOGİYA İNSTİTUTU**

Əlyazması hüququnda

DİLZARƏ NADİR QIZI AĞAYEVA

**MEŞƏ AĞAQLARININ GÖBƏLƏKLƏRİ, FİTOPATOGEN
NÖVLƏRİN TAKSONOMİYASI VƏ FİLOGENİYASI**

2430.01 - Mikologiya

**Biologiya elmləri doktoru elmi dərəcəsi
almaq üçün təqdim edilmiş dissertasiyanın**

AVTOREFERATI

BAKI- 2013

Dissertasiya işi əsasən AMEA Botanika İnstitutunun İbtidai bitkilərin sistematikasını şöbəsinə, qismən Cənubi Afrika Respublikasının Pretoriya Universitetinin Meşə və Kənd təsərrüfatı Biotexnologiya İnstitutunda və ABŞ-ın Ayova Dövlət Universitetinin Bitki Patologiyası və Mikrobiologiya departamentində yerinə yetirilmişdir.

Elmi məsləhətçi: Prof. Dr. Tomas S. Harrington

Rəsmi opponətlər: B.e.d., prof., AMEA-nın müxbir üzvü
İ.M. Hüseynova
B.e.d., prof. E.S. Hüseyin
B.e.d., prof. X.Q. Qənbərov

Aparıcı təşkilat: Azərbaycan Tibb Universiteti, mikrobiologiya və immunologiya kafedrası

Müdafə “__18__” “____03_____” 2013-cü il tarixində saat “_____” AMEA-nın Mikrobiologiya İnstitutunun nəzdində fəaliyyət göstərən FD 01.222 Dissertasiya Şurasının iclasında keçiriləcəkdir.

Ünvan: Az1073, Bakı, Badamdar şossesi 40

Dissertasiya ilə AMEA Mikrobiologiya İnstitutunun kitabxanasında tanış olmaq olar.

Avtoreferat “_____” “_____” 2013-cü il tarixində göndərilmişdir.

FD 01.222 Dissertasiya Şurasının
elmi katibi, b.ü.f.d., dos

F.X. Qəhrəmanova

GİRİŞ

Mövzunun aktuallığı: Meşələr Yer kürəsinin bitki örtüyünün əsas tiplərindən biridir və bir-biri ilə qarşılıqlı əlaqədə olan torpaq, su, bitkilər, vəhşi canlılar və mikroorqanizmlərin qiymətli təbii vəhdətidir. Bu səbəbdən də meşə ekosistemlərinin bioloji müxtəlifliyini aşkar etmək, təbii zənginliyini mühafizə və bərpa etmək bəşəriyyət qarşısında duran mühüm vəzifələrdən hesab edilir (Edmonds et al., 2000).

Dünya üzrə meşə ilə örtülü ərazilər 4 milyard hektardır. Azərbaycan az meşəli ölkədir və hal-hazırda respublika ərazisinin 11.8 %-i meşələrlə örtülmüşdür (<http://www.eco.gov.az>). Respublikada təbii meşələr əsasən enliyarpaqlı ağacların qarışığından ibarət olub, 400-1600 m hündürlükdə yerləşirlər. Meşələr ağac növlərinin tərkibi etibarilə zəngindir. Azərbaycan florasında 107 ağac növünün olmasına baxmayaraq, meşə əmələ gətirən növlər azlıq təşkil edir və əsasən enliyarpaqlıların nümayəndələridir. Onlardan *Quercus L.*, *Fagus L.* və *Carpinus L.* növləri meşələrin əsas tərkib elementləridir. *Alnus Gaertn.*, *Aser L.*, *Castanea Mill.*, *Juglans L.*, *Parrotia C.A.M.* və *Populus L.* Azərbaycanda meşə əmələ gətirən ağac cinsləri hesab edilirlər (Məmmədov, Xəlilov, 2005; Əsədov və b., 2008). İynəyarpaqlılar *Pinus L.*, *Juniperus L.* və *Taxus L.* cinslərinin bir neçə növü ilə təmsil olunmuşlar. Ağacların həyatliyi 10 il bəzən 100 illərdir. Buna görə də meşə ekosistemləri kənar təsirlər olmadığı hallarda təbii fluktuasiyanın aşağı dinamikasını əks etdirir.

Müxtəliflik meşə ekosistemlərində bir sıra proseslər üçün vacib komponentdir. Ekosistemin fəaliyyətində göbələklər həyati roluna görə ən mühüm orqanizmlər sırasındadır. Onlar bitkilərin ayrılmaz məskunlarıdır. Meşə ağacları ilə assosiasiyada olan göbələklər üzvi maddələrin parçalanması, qida maddələrinin dövriyyəsi və daşınması kimi həlledici fəaliyyətlər üçün çox əhəmiyyətliyətlirlər. Onların əksəri məlum növlərdir, lakin hər il yeni növlər də aşkar edilir.

Məlum növlərin 10 %-dən azını patogenlər təşkil edir. Patogen göbələklər əksər hallarda öz sahib bitkiləri ilə təkamül etmiş növlərdir və bu baxımdan onlar növ spesifikliyinə malikdirlər. Lakin patogenlik xüsusiyyətləri əlverişli şərait yarandıqda özünü biruzə verir. Bununla yanaşı qloballaşan iqtisadi şəraitdə yeni xəstəlik törədicilərinin introduksiyası və yayılması riski artmaqdadır. Bu, göbələklərdən bəzilərinin canlı ağacları endofit infeksiyalar kimi qala bilməsi ilə izah edilir. Endofit münasibətlərin təbiəti dəyişkəndir. Endofit göbələklər sağlam bitki toxumalarında simptomlar əmələ gətirmədən koloniyalaraq ciddi zərər vurmurlar (Todd, 1988; Rollinger, Langenheim, 1993; Halmschlager, Kowalski, 2003). Patogenlər uzun müddət latent şəkildə qala

bilirlər və ancaq patogenlik üçün fizioloji və ekoloji əlverişli şərait yarandıqda simptomlar müşahidə edilir (Kulik, 1984; Carroll, 1990).

Göbələklərin, xüsusi ilə patogen növlərin, ağaclara sirayətlənmə vasitələri çox müxtəlifdir. Müəyyən coğrafi ərazidə yayılmış göbələklər ciddi genetik səddlərə malikdir. Patogen göbələklərin yeni ərazilərə introduksiyası onları yerli növlərlə, xüsusilə oxşar sahib bitki və vektorlarla əlaqəyə girməsi ilə nəticələnir ki, bu da öz növbəsində yeni risklər yaradır (Brasier, 2001). Hökumətlər və beynəlxalq bitki mühafizə təşkilatlarının gördüyü tədbirlərə baxmayaraq, belə risklər ölkələr arasında səyahətçilərin və daşınan yüklərin çoxaldığı bir dövrdə gözlənilməz şəkildə artır. Introduksiya olunmuş göbələklər həmçinin təbii olaraq aşağı davamlılığa malik ağaclar üçün ciddi ekoloji dəyişikliklər təmsil edir və əksinə, digər ölkələrdən gətirilmiş ağac cinsləri yeni ətraf mühitə uyğunlaşmazdan əvvəl yerli patogenlərə qarşı çox həssas olurlar (Ostry, Laflamme, 2009).

Növlər sərhəd tanımır və bir növ bir çox ölkələrdə rast gəlinir, həmçinin onlar hər bir ölkə üçün müxtəlif əhəmiyyətli ola bilirlər (Edmonds et al., 2000). İnsan fəaliyyəti nəticəsində göbələklərin dünya üzrə hərəkəti artan fenomen kimi qəbul olunmaqdadır (Palm, 1999). Bu yolla introduksiya olunan bəzi patogen göbələklər böyük ərazilərdə epidemiyalara səbəb olur, ekosistemləri məhv edir və ya onları digər stresslərə qarşı həssas edirlər (Brasier, 1991, 2000; Agrios, 1997; Harrington, Wingfield, 1998; Anagnostakis, 2001; Konrad et al., 2002; Ostry, Laflamme, 2009). Xəstəliyin şiddəti göbələyin aqressivliyindən, onun vektorlarından və ağacların həssaslığından asılıdır. Digər qrup göbələklər oduncağın qonur, qara və ya qəhvəyi rənglənməsini törədirlər ki, bu da oduncağın keyfiyyətinin aşağı düşməsinə, oduncaq materiallarının korlanmasına səbəb olur (Seifert, 1993).

Meşə ağaclarının zədələri göbələklərlə yanaşı çox vaxt onların daşıyıcıları olan həşəratlarla, xüsusi ilə qabıq böcəkləri ilə əlaqədardır. Onlar istər təbii meşələrin, istərsə də meşə əkinlərinin məhsuldarlığını əhəmiyyətli dərəcədə azaldırlar. Qabıq böcəkləri ilə assosiasiyada olan göbələklər sahib bitkilər ilə müxtəlif qarşılıqlı əlaqələrə malikdirlər və həm təbii, həm də əkin sahələrində məhsuldarlığı əhəmiyyətli dərəcədə azaldırlar (Harrington, 1993; Wingfield et al., 2001).

Əksər göbələklərin cismi sadədir, haploid əsaslı genetik sistem, sürətli reproduksiya imkanı və ruderal həyat tərzini onların müxtəlif şəraitlərdə qalması üçün əlverişli uyğunlaşmalarıdır. Digərləri isə mürəkkəb quruluşa malikdir. Buna görə də göbələklərin biologiyasının hərtərəfli öyrənilməsi həm nəzəri, həm də praktiki əhəmiyyət kəsb edir.

Respublikada meşə ağac cinslərinin göbələklərinin öyrənilməsinə dair məlumatlara bir sıra tədqiqat işlərinə rast gəlinir (Мехтиева, 1956, 1958; Джафаров, 1962; Ахундов, 1962; Каньгина, Улянищев, 1971; Ибрагимов, 1972; Ганбаров, 1990; Hüseyn, 2001; Muradov, 2004; Sadiqov, 2007). Ədəbiyyat məlumatlarının analizi göstərir ki, bu işlərin əksəriyyəti ayrı-ayrı ağacların göbələklərinin tədqiqinə, qov və paraqlı göbələklər də daxil olmaqla növ tərkibinin analizinə, bəzi biokimyəvi və fizioloji xüsusiyyətlərinin araşdırılmasına həsr edilmişdir. Hazırda klassik morfoloji tədqiqat metodları ilə yanaşı tətbiq edilən müasir yanaşmalar bu istiqamətdə işlərin daha dəqiq aparılması üçün yeni imkanlar yaradır.

Meşələrin hazırkı vəziyyəti və gələcək inkişafı onların qorunması, bərpası və səmərəli istifadəsi istiqamətində ciddi düşünülmüş elmi yanaşmalara əsaslanan planlaşdırma tələb edir. Bu baxımdan meşələrin sağlamlığının təmin edilməsi üçün meşə ağac cinsləri ilə assosiasiyada olan orqanizmlərin, o cümlədən göbələklərin və onların həşərat vektorlarının öyrənilməsi daima aktual məsələ olaraq qalır.

Tədqiqatın məqsədi və vəzifələri: Təqdim olunan işin məqsədi meşə ağacları və bəcəklərlə assosiasiyada olan göbələklərin öyrənilməsi, klassik morfoloji və müasir molekulyar yanaşmalar tətbiq etməklə fitopatogen və ekoloji əhəmiyyət kəsb edən növlərin taksonomiyası və filogeniyası məsələlərini aydınlaşdırmaqdır.

Məqsədə nail olmaq üçün aşağıdakı vəzifələrin yerinə yetirilməsi planlaşdırılmışdır:

1. Azərbaycanda meşə ağac növləri ilə assosiasiyada olan mikromiset və makromiset göbələk növlərinin aşkarlanması, müxtəlifliyinin tədqiqi və ekoloji qruplarının müəyyən edilməsi;

2. Müxtəlif bioloji yanaşmalar tətbiq etməklə patogen və nisbi patogen növlərin aşkar edilməsi və göbələklərin patogenliyinin yoxlanılması;

3. *Sporothrix* Hektoen & Perkins ex Nicot & Mariat anamorflu *Ophiostoma* Syd. & P. Syd. cinsi növlərinin öyrənilməsi, morfolojiya və molekulyar-filogenetik məlumatlara əsaslanaraq səciyyələndirilməsi;

4. *Ophiostoma stenoceras* (Robak) Nannf. və *O. nigrocarpum* (R.W. Davidson) de Hoog növlərinin morfolojiya və molekulyar-filogenetik məlumatlara əsaslanaraq fərqləndirilməsi;

5. Morfo-kultural və çox gen filogeniyasının müqayisəsi əsasında Azərbaycandan və mənşəcə müxtəlif ölkələrdən olan *Ophiostoma quercus* (Georgiev.) Nannf. növünün və onun sinonim növlərinin sərhədlərinin müəyyənəndirilməsi;

6. *Ophiostoma* cinsinə filogenetik yaxın, ambrozia böcəkləri ilə assosiasiyada olan *Raffaelea* Arx & Hennebert emend T.C.Harr. cinsinin araşdırılması.

Elmi yeniliklər: Azərbaycanda meşə əmələ gətirən ağac növlərinin mikromisetləri və makromisetləri təyin edilmiş, 142 mikro- və 109 makromiset növ aşkarlanmışdır. Müəyyən edilmişdir ki, mikromisetlərdən *Cryphonectria parasitica* (Murell) M.E. Barr, *Ophiostoma fusiforme* Aghayeva & M.J.Wing., *O. novo-ulmi* Brasier, *O. ips* (Rumbold) Nannf., *O. nigrocarpum*, *O. piceae* (Münch) Syd. & P. Syd., *Phomopsis columnaris* D.F. Farr. & Castl., *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton və makromisetlərdən *Geastrum lageniforme* Cooke, *Conocybe rickeniana* P.D. Orton, *Pleurotellus chioneus* (Pers.) Kühner və *Pluteus romellii* (Britzelm.) Sacc. Azərbaycan üçünü yenidir.

İlk dəfə olaraq Azərbaycanda şabalıd ağacının (*Castanea sativa* Mill.) xərçəng xəstəliyi aşkar edilmişdir. Törədiciyin *Cryphonectria parasitica* növü olması patogenlik testi qoymaqla eksperimental yolla təsdiq edilmişdir. Qarağacın (*Ulmus minor* Mill.) holland xəstəliyinin (QHX) hazırkı törədiciyinin *Ophiostoma novo-ulmi* olması öyrənilmiş və onun patogenliyi eksperimental yolla təsdiq edilmişdir. Enliyarpaqlılarda kök çürüməsi törədiciyinin *Armillaria mellea* subsp. *mellea* (Vahl) P.Kumm. olması iki gen sahəsinin (ITS və IGS) analizinə əsasən müəyyənləşdirilmişdir.

İlk dəfə olaraq Azərbaycanda şam ağacından (*Pinus brutia* Tenore subsp. *eldarica* Medw.) *Ophiostoma ips* (Rumbold) Nannf. göbələyi və onun həşərat vektorları olan qabıq böcəkləri (Coleoptera: Scolytidae, *Orthotomicus erosus* (Wollaston) və *Hylurgus ligniperda* (Fabr.)) aşkar edilmişdir. Böcək növləri Mərkəzi və Cənubu Avropa üçün yerlidir və göbələyin öz vektoru ilə birlikdə Azərbaycana yaxın zamanlarda introduksiya edilməsinə dair ehtimal irəli sürülmüşdür.

Sporothrix anamorflu *Ophiostoma* növlərinin ətraflı filogenetik analizi verilmişdir. Azərbaycan mənşəli kulturalar müxtəlif ölkələrdən olan oxşar kulturalarla morfoloji və rDNT operonunun 5.8S geni, eləcə də daxili transkripsiya sahələrinin (ITS1/ITS2) və β -tubulin geninin bir hissəsinin (BT2) ardıcılıqları əsasında müqayisə edilmişdir. Nəticə etibarilə, elm üçün üç yeni növ *Ophiostoma fusiforme*, *O. lunatum* Aghayeva & M.J. Wing. və *O. dentifundum* Aghayeva & M.J. Wing. təsvir edilmişdir.

DNT ardıcılıqlarının müqayisəsi əsasında aşkar edilmişdir ki, *Ophiostoma stenoceras* və *O. nigrocarpum* bir neçə yaxın, lakin fərqli növlər komplekslərindən ibarətdir. Dünyanın müxtəlif ölkələrindən, müxtəlif substratlardan toplanmış *Sporothrix inflata* de Hoog növünün filogeniyası və

morfoloji əlamətlərinin müqayisəsi nəticəsində növün bir neçə sərbəst təkamül xəttini təmsil etməsi müəyyənləşdirilmişdir.

Ophiostoma quercus bütün dünyada əsasən enliyarpaqlılarda oduncaq ləkəsi törədən morfoloji dəyişkən növdür. Növün *O. fagi* (Loos) Nannf., *O. roboris* Georgescu & Teodoru, *O. valachicum* Georgescu, Teodoru & Badea, *O. kubanicum* Shcherb.-Parf., *O. piceae* və *O. cationianum* (Goid.) Goid. kimi bir neçə sinonimi olması ehtimal edilmişdir. Növün və onun sinonim növlərinin Azərbaycandan və digər ölkələrdən toplanılmış kulturaları tədqiq edilmişdir. Müxtəlif mənşəli növlər və kulturalar arasında əlaqələr 5.8S geni daxil olmaqla ITS1/ITS2, BT2, translyasiyanın elonqasiya faktoru1- α (TEF1- α) və histon (HIS) kimi dörd gen sahəsi yoxlanılmaqla tədqiq edilmişdir. Müəyyənləşdirilmişdir ki, *O. fagi* və *O. roboris* növləri *O. quercus* növünün sinonimləridir, *O. piceae* və *O. cationianum* isə fərqli taksalardır. *O. valachicum* növünün statusu elmi təsvir əsasında saxlanılmış, lakin onun *O. quercus*-*O. piceae* kompleksinə deyil, *O. stenoceras* kompleksinə aidiyyəti göstərilmişdir. Düzgün elmi (latın) təsviri və növə dair materialların olmaması səbəbindən *O. kubanicum* növü sinonimlikdən çıxarılmışdır.

Sikloheksimidə tolerant ambrozia böcəklərinin simbiyotları *Ophiostoma* cinsi daxilində monofiletik qrup kimi *Raffaelea* cinsini təmsil edir. *Raffaelea* növləri reduksiya olunmuş morfoloji əlamətlərə və yüksək pleomorf təbiətə malikdirlər. Elm üçün *Raffaelea* cinsinə aid beş yeni növ (*R. lauricola* T.C. Harr., Fraedrich & Aghayeva, *R. ellipticospora* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *R. fusca* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *R. subalba* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich və *R. subfusca* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich) aşkar və təsvir edilmişdir. Göbələklər ambrozia böcəkləri (Coleoptera: Curculionidae: *Xyleborus glabratus* (Eichhoff)) ilə yayılırlar və onların Asiya mənşəli olması ehtimal edilmişdir.

İşin praktiki əhəmiyyəti: Nəticələr Azərbaycanda meşə ağac növlərinin göbələkləri barədə məlumatlarımızı zənginləşdirir və potensial patogenlər barədə öncədən ehtimal yürütmək və xəstəliklərin biruzə verdiyi hallar üçün konsepsiya hazırlamaq imkanı verir. *Ophiostoma* cinsinin bir sıra növləri insan, heyvan və bitki patogenləridir, bəzi növləri oduncağın qonur, qara və ya göy rənglənməsini törədir. Cinsə məxsus müxtəlif anamorflu növlərin biologiyasının ardıcıl tədqiqi, mövcud biliklərin genişləndirilməsi və mübarizə tədbirlərinin axtarılmasına imkan yaradır.

Bir neçə patogen göbələklər və onların törətdiyi xəstəliklərə dair bizim tərəfimizdən vərəqələr çap olunmuş və meşəçiliklə əlaqədar təşkilatlar məlumatlandırılmışdır. Bunlar meşələrə nəzarət və onların mühafizəsi, inteqrə olunmuş metodların seçilməsi və ya hazırlanması üçün elmi əsasları təmin

edir. Bu baxımdan təqdim olunan nəticələr Azərbaycanda meşə ağac növlərinin göbələk assosiasiyalarına dair məlumat bazasının yaradılması üçün qiymətli materialdır.

İşdə istifadə edilmiş herbari materiaları, kulturalar və DNT nukleotid ardıcılıqları uyğun olaraq ABŞ-ın Milli Göbələk kolleksiyasına (BPI), ABŞ-ın Ayova Dövlət Universitetinin Bitki Patologiyası və Mikrobiologiya departamentinə, CAR-ın Milli Göbələk kolleksiyasına (PREM), CAR-ın Pretoriya Universitetinin Mikrob Kultura kolleksiyasına (CMW), Niderlandda yerləşən Göbələk müxtəlifliyi mərkəzinə (Centraalbureau voor Schimmelcultures - CBS) və GenBanka (National Center for Biotechnology Information (NCBI), National Institute of Health, Bethesda, Maryland) depozit edilmişdir. Bu, nümunələrin digər tədqiqatçılar tərəfindən istifadə imkanını təmin edəcəkdir.

Dissertasiyanın müdafiəyə çıxarılan əsas müddələri:

- əsas meşə əmələ gətirən ağacların mikobiotasının formalaşmasında iştirak edən mikromisetlər və makromisetlər zəngin növ tərkibi ilə xarakterizə olunur;
- meşə ağac növləri ilə assosiasiyada olan göbələklər içərisində patogen və potensial patogen göbələk növləri də yer alır;
- növlərin statusunun daha düzgün təyin edilməsində klassik morfoloji, müasir molekulyar yanaşmaların nəzərə alınması və tətbiqi zəruridir;
- mononematoz *Sporothrix* anamorflu *Ophiostoma* cinsinin növlərinin tədqiqi, yaxın *O. stenoceras*, *O. nigrocarpum*, *S. schenckii* Hektoen & C.F. Perkins və *S. inflata* növləri arasında münasibətlərin səciyyələndirilməsi üçün vacibdir;
- *Ophiostoma quercus* növünün dünyada geniş yayılması, əhəmiyyəti və müşahidə edilən polimorfizmi, onun tarixi sinonim növlərinin statusunun aydınlaşdırılmasını zəruriləşdirir;
- ambrozia böcəkləri ilə assosiasiyada olan *Raffaelea* cinsinin növ müxtəlifliyinin araşdırılması.

İşin aprobasiyası: İşin əsas nəticələri respublikada aqrar sahədə çalışan gənc alim və mütəxəssislərin Ümumrespublika elmi-praktiki konfransında (Bakı, 1998), 6-cı Beynəlxalq botanika konqresində (St. Luis, 1999), 2-ci Balkan botanika konqresində (İstanbul, 2000), 2-ci Beynəlxalq bitki mühafizə simpoziumunda (Debrecen, 2000), COST G4 çoxsahəli şabalıd tədqiqatları görüşündə (Ticino, 2001), Cənubi Afrika bioloq sistematiqləri cəmiyyətinin 4-cü konqresində (Pretoria, 2003), 8-ci Beynəlxalq bitki patologiyası konqresində (Christchurch, 2003), Cənubi Afrika bitki patologiyası cəmiyyətinin 42-ci konqresində (Winterton, 2004), 17-ci beynəlxalq botanika konqresində (Vienna, 2005), 8-ci Beynəlxalq mikologiya konqresində (Queensland, 2006),

Akademik Həsən Əliyev və Azərbaycanda ekologiya elmi mövzusunda elmi-praktik konfransında (Bakı, 2007), 9-cu Beynəlxalq bitki patologiyası konqresində (Torino, 2008), Bioloji müxtəlifliyin mühafizəsi və bioloji ehtiyatların istifadəsi problemləri beynəlxalq elmi-praktiki konfransında (Minsk, 2009), Mikrobiologiya və biotexnologiyanın aktual problemləri elmi-praktiki konfransında (Bakı, 2009), Alqologiya, mikologiya və hidrobotanikanın aktual problemləri konfransında (Toşkənt, 2009), 9-cu Beynəlxalq mikologiya konqresində (Edinburg, 2010), Sistematika və təkamül biologiyasının 7-ci konqresində (Berlin, 2011) təqdim və məruzə edilmişdir.

İş üzrə CAR-ın Pretoriya Universitetinin Meşə və kənd təsərrüfatı biotexnologiya institutunda (Pretoria, 2003), Almaniyanın Eberhard Karls Universitetinin xüsusi botanika və mikologiya fakültəsində (Tübingen, 2006), Azərbaycan MEA Biologiya elmləri bölməsinin və Rəyasət heyətinin iclaslarında (Bakı, 2010) çıxışlar edilmişdir.

Nəşrlər: 1997-2011-ci illərdə yerinə yetirilmiş tədqiqatların nəticələri dissertasiya mövzusunda uyğun çap edilmiş 40 elmi işdə öz əksini tapmışdır.

İşin strukturu və həcmi: Dissertasiya işi girişdən, ədəbiyyat xülasəsindən, eksperimental hissədən, nəticələrdən, yekundan və əsas nəticələrdən, istifadə olunmuş 406 ədəbiyyat siyahısından ibarətdir. Dissertasiya 20 şəkil, 18 cədvəl daxil olmaqla 322 səhifə kompyuter yazısı həcmindədir.

I. ƏDƏBİYYAT XÜLASƏSİ

Fəsilə dissertasiya mövzusu üzrə hal-hazırədək toplanılmış və nəşr olunmuş elmi məlumatların ətraflı analizinin nəticələri verilmişdir.

II. TƏDQIQATIN MATERIAL VƏ METODLARI

Materialların eksperiment üçün hazırlığı. Tədqiqat materialları əsasən Azərbaycandan toplanılmışdır. Materiallar toplanarkən vizual görünən meyvə cisimləri ilə yanaşı göbələk əlaməti və ya xəstəlik simptomu müşahidə edilən canlı və tələf olmuş ağacların (*Quercus castaneifolia* C.A.M., *Q. longipes* Stev., *Fagus orientalis* Lipsky, *Castanea sativa* Mill., *Carpinus betulus* L., *C. orientalis* Mill., *C. caucasica* A. Grossh., *Populus alba* L., *P. nigra* L., *P. tremula* L., *Juglans regia* L., *Acer campestre* L., *A. laetum* C.A.M., *A. pseudoplatanus* L., *Platanus orientalis* L., *Alnus subcordata* C.A.M., *A. incana* (L.) Moench, *A. glutinosa* (L.) Gaertn., *Parrotia persica* C.A.M., *Ulmus minor*, *Pinus brutia* Tenore subsp. *eldarica* Medw., *Taxus baccata* L., *Juniperus foetidissima* W., *J. sabina* L.) müxtəlif hissələrindən seçilmişdir. Eksperimental iş üçün bəzi növlər kulturaya keçirilmişdir. Qabıq böcəkləri *Pinus brutia* subsp. *eldarica* ağacının qabığı altından əllə toplanılmışdır.

Raffaelea növlərini ayırmaq üçün ambrozia böcəkləri xəstəlik simptomu müşahidə edilən təbii yoluxmuş *Persea borbonia* (L.) Spreng. oduncağından metal alət vasitəsilə qazılaraq çıxarılmışdır.

Müqayisə məqsədi ilə ABŞ-ın Ayova Dövlət Universitetinin Bitki Patologiyası və Mikrobiologiya departamentindən, Avstriyanın BOKU Universitetinin Meşə entomologiyası, meşə patologiyası və meşə mühafizəsi institutundan, Böyük Britaniyanın Meşə komissiyası tədqiqatlar agentliyindən, CMW və CBS-dən kulturalar, Rusiyanın Komarov adına Botanika İnstitutundan isə herbari nümunələri əldə edilmişdir.

Təsvir olunmuş yeni növlərin kulturaları Ayova Dövlət Universitetinin Bitki Patologiyası və Mikrobiologiya departamentində, CBS və CMW kultura kolleksiyalarında saxlanılır. Herbari nümunələri AMEA Botanika İnstitutunun mikoloji herbarisinə, qismən, PREM və BPI-yə depozit edilmişdir.

Morfoloji tədqiqatlar. Kulturalar 10 gün 2% -li səməni ekstraktlı aqar (SEA: 20 q səməni ekstraktı, 20 q aqar, 1L dH₂O), kartof dekstrozu aqar (KDA: 30 q dekstroza əlavəli kartof ekstraktlı aqar, 1L dH₂O) mühitində becərilmişdir. Spor əmələgəlməni təmin etmək üçün xalis aqar (XA: 20 q aqar, 1L dH₂O) mühitinə palıd və şam çubuqları (40 x 3.5 mm) yaxud üyüdülmüş qarağac və küknar oduncağı (25 q üyüdülmüş oduncaq, 7.5 q aqar və 250 ml H₂O) əlavə edilmişdir (Brasier, 1981). Bəzən növdən asılı olaraq maya səməni ekstraktlı aqar (MSEA: 15 q səməni ekstraktı, 5 q maya ekstraktı və 15 q aqar) mühiti də istifadə edilmişdir. Kulturalar otaq temperaturunda 10 gün inkubasiya edilmişdir. Koloniyaların rəngləri R. Raynerin (1970) rəng xəritəsinə əsasən müəyyən edilmişdir.

Fenotipik əlamətlərlə seçilən yeni növlərin təsviri üçün peritesi əmələ gətirən kulturalarda taksonomik informativ əlamətlərdən 50 ölçmə aparılmışdır. Anamorf strukturları öyrənmək üçün preparat şüşəsi üzərində 3-günlük kulturalar alınmış, laktofenolla fiksasiya edilmişdir.

Mikroskopik tədqiqatlar. Nümunələrin stroma, spor morfologiyası və s. kimi mikromorfoloji əlamətləri işıq mikroskopunda faza kontrastı və diferensial interferens kontrast istifadə etməklə yoxlanılmışdır. *Ophiostoma quercus* növünün anamorf quruluşlarını müşahidə etmək üçün skan elektron mikroskopu (SEM) istifadə edilmişdir (Grobbelaar et al., 2009).

Kulturada inkişaf. Seçilmiş bir həftəlik kulturaların fəal inkişaf edən kənarlarından miselili aqar diskləri (5 mm diam.) kəsilərək, içərisində 20 ml 2%-li SEA olan Petri qasasının mərkəzinə köçürülmüşdür. Kulturalar 10 gün 5° C intervalla 5-35° C aralıklarında inkubasiya edilmişdir. Təcrübə üç təkrarda aparılmışdır. İkinci gündən başlayaraq, hər bir kultura üçün koloniyanın diametri iki istiqamətdə ölçülmüşdür. Yüksək temperaturda inkişaf etməyən

kulturaların həyatiliyi otaq temperaturunda saxlanılmaqla yoxlanılmışdır. SEA mühitinə 200 ppm sikloheksimid əlavə etməklə kulturaların sikloheksimidə tolerantlığı müəyyən edilmişdir.

Reproduksiya tipi. Peritesi əmələ gətirən hər bir *Ophiostoma* növü üçün 10 tək askospor və 10 tək konidi kulturaları alınmışdır. Peritesi əmələ gətirməyən kulturalar üçün 10 tək konidi kulturaları hazırlanmışdır. Kulturalar SEA mühitində otaq temperaturunda inkubasiya edilmişdir. Peritesi əmələ gətirən kulturalar homotallik qəbul edilmiş və peritesilər işıq mikroskopu ilə askosporların olub-olmaması üçün yoxlanılmışdır. Peritesi əmələ gətirməyən kulturalar heterotallik hesab edilmiş və kulturalar arasında bütün mümkün imkanlar nəzərə alınmaqla çarpazlaşdırma aparılmışdır. Kontrol olaraq hər bir kultura özü ilə də çarpazlaşdırılmışdır.

DNT ekstraksiyası, polimeraza zənciri reaksiyaları və ardıcillaşdırma. DNT ekstraksiyası üçün əksər hallarda PrepMan Ultra reaktiv (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) istifadə edilmişdir (Aghayeva et al., 2004). Növlərin əksəriyyəti üçün ribosom DNT operonunun 5.8S geni daxil olmaqla ITS1 və ITS2 sahələri ITS1, ITS1F (Gardes, Bruns, 1993) və ITS4 (White et al., 1990) praymerləri ilə amplifikasiya edilmişdir. BT geninin amplifikasiyası üçün BT2A və BT2B praymerləri istifadə edilmişdir (Glass, Donaldson, 1995). Bəzi hallarda daha uzun fraqment almaq üçün BT2B praymeri T10 ilə əvəz edilmişdir (O'Donnell, Cigelnik, 1997). *Ophiostoma quercus-O. piceae* kompleksindəki növlər üçün TEF-1 α və HIS geninin bir hissəsindən ampikonlar alınmışdır. TEF-1 α geninin amplifikasiyası üçün EF1-728F və EF1-986R (Carbone, Kohn, 1999), yaxud EF1F və EF2R praymerləri (Jacobs et al., 2004) istifadə edilmişdir. HIS geni H3-1A və H3-1B praymerləri ilə amplifikasiya edilmişdir (Glass, Donaldson, 1995). *Armillaria mellea* kulturaları üçün ITS1/5.8S/ITS2 sahələri ilə yanaşı daxili gen sahəsi (IGS) LR12R və O1 praymerləri ilə ardıcillaşdırılmışdır (Coetzee et al., 2005).

Polimeraza zənciri reaksiyaları (PZR) üçün reaksiya qarışığı və ardıcillaşdırma proqramları müxtəlif variantları yoxlamaqla seçilmişdir (Aghayeva et al., 2004, 2005; Grobellar et al., 2009). DNT ardıcillaşdırma reaksiyaları ABI PRISM[®] 3100 Genetic Analyzer və ya ABI PRISM[®] 377 DNA sequencer istifadə etməklə aparılmışdır. Tədqiqatların nəticəsində alınmış ardıcillıqlar GenBanka (NCBI) depozit edilmişdir.

Ardıcillaşdırma məlumatlarının analizi. Ardıcillıqlar əsasən "Sequence Navigator" proqramı istifadə etməklə sıralanmış və PAUP 4.0.b istifadəsi ilə filogenetik analiz yerinə yetirilmişdir (Swofford, 1998). Lazım gəldikdə adicillıqların müqayisəsi üçün öncə BLAST sorğusu (NCBI) istifadə

edilmişdir. Ardıcılıqların məlumat dəstlərini birləşdirmək imkanı PAUP-da “partition homogeneity test” vasitəsi ilə yoxlanılmışdır. Məlumatsız işarələr çıxarılmış və TBR budaq dəyişdirmə (MULPAR) istifadə etməklə ən parsimoni dendroqram əldə edilmişdir. Etibarlılıq intervalı 1000 bootstrap analizlə müəyyən edilmişdir.

Ophiostoma quercus kulturalarının Dörd gen sahəsinin (ITS, β -tubulin, EF-1 α və HIS) düzünə və geriye sekvensləri MAFFT v. 5.731, E-INS seçimi ilə aparılmışdır, sonradan ziddiyətli məqamlar yoxlanılmış və fiziki olaraq düzəldilmişdir. Boşluqlar 5-ci işarə kimi nəzərdə tutulmuşdur. Gen sahələri arasında əlaqə “Maximum likelihood” (ML) və “Bayesian Inference” (BI) ilə təyin edilmişdir (Posada, 1998; Nylander, 2004; Katoh et al., 2005; Morrison, 2006; Guindon et al. 2009).

III. TƏDQIQATLARIN NƏTİCƏLƏRİ VƏ MÜZAKİRƏSİ

3.1. Meşə əmələ gətirən ağac növlərinin mikromisetləri. Tədqiqatın nəticəsində meşə ağac növləri ilə assosiasiyada olan 21 sərəyə (6 Incertae sedis), 46 fəsiləyə (11 Incertae sedis) və 75 cinsə aid 142 növ mikromiset qeyd edilmişdir ki, onlardan Ascomycota 12 məlum və 1 Incertae sedis olmaqla 13 sərəyə, 22 fəsiləyə və 31 cinsə aid 64 (45.1 %) növ təmsil olunmuşdur. Pleosporales, Botryosphaerales, Helotiales, Diaporthales və Capnodiales sərələri digər sərələrlə müqayisədə tərkibində müvafiq olaraq 24, 20, 19, 16 və 11 növ üstünlük təşkil edirlər. Xylariales (9), Ophiostomatales (9), Rhytismatales (8), Erysiphales (7), Hypocreales (2), Chaetothyriales (1), Dothideales (1) və Taphrinales (1) sərələrində növlərin sayı nisbətən azdır.

Anamorf göbələklər bütün mikromisetlər arasında növ və nümunə sayı ilə ən geniş yayılanlardır. Onlar bütövlükdə müasir taksonomik təsnifata əsasən Ascomycota daxilində 10 sərə, 21 fəsilə və 35 cinsə aid 72 (50.7 %) növ təmsil olunmuşdur. Bunlar içərisində piknidial göbələklər növ tərkibinə və formasına görə ən müxtəlif olanlardır. Bu da piknidial göbələklərdə müxtəlif ekoloji şəraitə uyğunlaşmış konidial quruluşun olması ilə izah edilir. Piknidi, stroma tipli quruluşlar və polifaq həyat tərzii ilə əlaqədar ixtisaslaşma bu göbələklərə geniş sərəsi qazanmaq imkanı vermişdir. Onların 50%-i patogen biotroflardır və əsasən *Ascochyta* Lib., *Cytospora* Ehrenb., *Diplodia* Fr., *Phoma* Sacc. və *Phyllosticta* Pers. cinslərinin nümayəndələridirlər. Piknidial göbələklərlə yanaşı aservullar əmələ gətirən *Cylindrosporium* Grev., *Gloeosporium* Desm. & Mont., *Marssonina* Magnus və *Melanconium* Link cinslərinə aid göbələklər də tez-tez rast gəlinənlər sərəsindədir. Bu göbələklər ekoloji nöqtəyi-nəzərdən tipik mezofillərdirlər və rütubətli mikroiklim şəraitində inkişaf edirlər.

Basidiomycota şöbəsi 2 sraya, 3 fəsiləyə və 4 cinsə aid 6 növlə (4.2%) təmsil olunmuşdur. Aşkar edilmiş 142 növdən 8-i taksonomik vəziyyətinə görə Incertae sedis hesab edilənlərdəndir.

3.2. Meşə əmələ gətirən ağac növlərinin makromisetləri. Bütövlükdə, 11 sraya, 29 fəsiləyə, 66 cinsə aid 109 növ makromiset aşkar edilmişdir. Ascomycota 2 sıra, 2 fəsiləyə və 3 cinsə aid 3 növlə təmsil olunmuşdur. Basidiomycota çox müxtəlif olub Agaricales sırası 17 fəsiləyə (2 Incertae sedis), 43 cinsə aid 73 növlə təmsil olunmuşdur. Polyporales sırasının 3 fəsiləsinə, 9 cinsinə aid 12 növ, Boletales sırasının Boletaceae fəsiləsinin 2 cinsinə aid 8 növ qeyd edilmişdir. Sıralardan Russulales (6), Hymenochaetales (2), Clavariales (2), Cantherellales (1), Geastrales (1), Gomphales (1) fəsilə, cins və növ sayına görə azlıq təşkil edirlər.

Ksilotroflar. Tədqiqat işinin nəticəsi kimi, 87 ksilotrof nümunə toplanmışdır ki, bunlar da 6 sraya, 16 fəsiləyə və 34 cinsə aid 48 növ kimi təyin edilmişdir. Növlər sahib bitkilər üzrə analiz edilmişdir. *Quercus* və *Carpinus* növləri göbələk sayına görə üstün olmuşdur. *Quercus castaneifolia* - 20, *Quercus longipers* - 13, *Carpinus caucasica* - 16 növlə xarakterizə olunmuşdur. Digər ağaclarla *Castanea sativa* - 11, *Fagus orientalis* - 10, *Parrotia persica* - 9, *Juglans regia* - 8 və *Ulmus minor* üzərində 4 növ qeyd edilmişdir. Onlardan bir neçəsi *Armillaria mellea*, *Funalia gallica* (Fr.) Bondartsev & Singer, *Fomitopsis ulmaria* (Sowerby) Bondarsev & Singer, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill və *Pleurotus ostreatus* canlı və ölü oduncağı parçalayanlardır. İki növ - *Pleurotellus chioneus* və *Plutellus romelli* Azərbaycan üçün ilk dəfə olaraq qeyd edilmişdir (Ağayeva, Sadiqov, 2008).

Digər ekoloji qruplara aid makromisetləri. Tədqiqat zamanı bu qruplara aid 61 növ qeyd edilmişdir. Simbiotrof göbələklərə Agaricales, Boletales, Cantherellales və Russulales sıralarından 9 fəsilə, 11 cinsə aid 28 növ (45.9 %), humus saprotroflarına aid Pezizales, Agaricales və Clavariales sıralarından 8 fəsilə, 15 cinsə aid 19 növ (31.1 %), döşənək saprotroflarına aid Agaricales sırasından 7 fəsilə, 9 cinsə aid 11 növ (18 %), kaprotroflara aid Agaricales sırasından 1 fəsilə, 2 cinsə aid 2 növ və biotroflara aid Agaricales sırasından bir növ aşkar edilmişdir. Agaricales sırasından kaprotroflara aid 2 (3.7%), biotroflara aid 1 növ (1.3%) qeyd edilmişdir (Ağayeva, Sadiqov, 2009). *Geastrum lageniforme* və *Conocybe rickeniana* Azərbaycan üçün yeni növlər olaraq göstərilmişdir.

3.3. Patogen və ekoloji əhəmiyyətli göbələk assosiasiyaları. Göbələklərin törətdiyi xəstəliklər meşə ekosistemləri üçün böyük təhlükədir. Azərbaycanda meşə ağacları üçün potensial riski müəyyənləşdirmək məqsədi ilə patogen göbələklərin mövcudluğu təhlil edilmişdir. Tədqiqat ərzində iki

yeni patogen növ *Cryphonectria parasitica* və *Ophiostoma novo-ulmi* aşkar edilmişdir. *C. parasitica* şabalıdın təhlükəli patogeni olub, şabalıd xərcəngini törədir və Azərbaycanda son illər geniş yayılmışdır. *O. novo-ulmi* qarağacın holland xəstəliyinin (QHX) müasir törədicisidir. *Armillaria mellea* və *Ophiostoma ips* növləri nisbi patogenlər hesab edirlər.

***Cryphonectria parasitica*.** Böyük Qafqazın Azərbaycan ərazisində yerləşən təbii meşələrində və həmin ərazilərdə salınmış meşə əkinlərində 2003-cü ildən başlayaraq şabalıd ağaclarının tələf olması barədə məlumatlar daxil olmuşdur. 2004-cü ildə məhv olmuş və xəstə ağaclardan toplanmış materiallarda narıncı, qırmızı-narıncı göbələk stromaları aşkar edilmişdir. Yaralar əvvəlcə 2004-cü ilin oktyabrında Qəbələ rayonunda təbii bitən və əkilmiş şabalıd ağaclarında, 2006-cı ildə İsmayılı, Oğuz, Zaqatala, 2011-ci ildə Qax və Şəki rayonlarında aşkar edilmişdir.

Yaralarda inkişaf edən piknidilər narıncı-qırmızı stromalara batmış şəkildədir. Kulturalar narıncı rəngli, sürətlə böyüyəndir, 8-ci gün 22°C temperaturda Petri kasasını (90 mm) tamamilə örtür, piknidilərdə formalaşan sporlar 2.5-4 x 1.0-1.2 µm-dir. 15 kultura üçün rDNT-nin ITS1/5.8S/ITS2 sahələrinin ardıcılıqları əldə edilmiş, ardıcılıqlardan ikisi (EF545114, EF545115) GenBanka deposit edilmişdir. Bu ardıcılıqlar *C. parasitica* göbələyinin Çin və Yaponiya mənşəli ardıcılıqlarına (AY141862, AY141863, AY697928, AY67929) yaxın olmuşlar. Qəbələ mənşəli A475 və A480 kulturaları üçillik 20 ədəd şabalıd tinglərində yoxlanılmışdır. Hər tingin gövdəsində açılmış yaraya (5 mm diam.) həmin ölçüdə göbələkli aqar diskisi yerləşdirilmişdir. 2.5 aydan sonra inokulyasiya edilmiş bütün tinglər göbələk inkişafı nəticəsində tələf olmuşdur. Kontrol olaraq istifadə edilmiş 10 tingdə simptomlar müşahidə edilməmişdir.

Mənşəcə Asiya göbələyi hesab edilən *C. parasitica* Avropada geniş yayılmışdır. Göründüyü kimi, Azərbaycanda da göbələk kifayət qədər sürətlə yayılır və hazırda Azərbaycan Avropanın şərqində göbələyin yayıldığı son məkandır (Aghayeva, Harrington, 2008; Агаева 2009).

***Ophiostoma novo-ulmi*.** QHX-nin üç patogen növü məlumdur. *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. 1910-1940-cı illərdə ilk pandemiyaya səbəb olmuşdur. O, sonradan hazırkı pandemiyaya səbəb olan *Ophiostoma novo-ulmi* göbələyi ilə əvəz olunmuşdur. *Ophiostoma himal-ulmi* Brasier & M.D. Mehrotra qərbi Himalay üçün endemik növdür. *O. novo-ulmi* göbələyinin coğrafi mənşəyi naməlumdur.

O. ulmi Azərbaycanda 1970-80-ci illərdə aşkar edilmişdir. Bir qədər sonra, 1992-ci ildə göbələk tipik QHX əlamətləri biruzə verən qarağaclardan

da ayrılmışdır. Göbələk əsasən morfoloji əlamətlərinə görə təyin edilmişdir (Guseinov, Aghayeva, 1997).

2006-2007-ci illərdə Bakı, İsmayılı və Lənkəranda qurumaqda olan qarağaclardan (*Ulmus minor*) toplanılmış nümunələrdən *O. novo-ulmi* üçün səciyyəvi 20 kultura alınmışdır ki, onlar morfoloji və rDNT operonunun ITS 1/5.8S/ITS2 sahələrinin ardıcillaşdırılması əsasında öyrənilmişdir. Kultura- lardan dördü üçün DNT ardıcılıqları alınmış və onlardan ikisi (EF638890, EF638891) GenBanka depozit edilmişdir. Fraqmentlər Rusiya, Böyük Britaniya və ABŞ-dan olan ardıcılıqlarla eynilik təşkil edirlər.

Göbələyin patogenliyi C2435 kulturası istifadə edilməklə 20 ədəd üçillik qarağac tinglərində 2007-ci ilin yayında və 2008-ci ilin yazında yoxla- nılmışdır. Nəticələr müsbət olmuş, üç aydan sonra tinglərin yarpaqlarının tökülməsi və məhvi qeyd edilmişdir. Kontrol üçün istifadə edilmiş 10 tingdə simptomlar aşkar edilməmişdir (Ağayeva, 2009).

Ophiostoma ips. Endemik növ hesab edilən *Pinus brutia* subsp. *eldarica* Ellər oyuğunda 400 ha ərazidə kserofit şəraitdə bitir. Meşə əkinlərinin salınmasında bu növdən geniş istifadə edilir. Son bir neçə ildə əkilmiş ərazi- lərdə şam ağacları soluxma simptomları biruzə verir. Azərbaycanda Bakı və Şamaxıda şam əkinlərindəki ağacların kökündən, oduncağından və qabıq bəcəklərindən (*Orthotomicus erosus* və *Hylurgus ligniperda*) bir neçə göbələk növü ayrılmışdır. Morfologiya və rDNA operonunun ITS1/5.8S/ITS2 sahələrinin ardıcılıqları əsasında göbələk növləri təyin edilmişdir. Onlardan *O. ips* iynəyarpaqlıların nisbi patogeni hesab edilir, əsasən isə oduncaq ləkəsi (rənglənməsi) törədir. SEA və SMEA mühitlərində inkişaf edən göbələk kulturalarında həm teleomorf (peritesi), həm də anamorf (*Hyalorhinocladiella* tip) mərhələləri müşahidə edilir.

Göbələk yalnız qabıq bəcəkləri ilə yayılır. Əsasən Mərkəzi və Cənubu Avropa, Aralıq dənizi ölkələri üçün yerli hesab edilən *Orthotomicus erosus*, Şimalı və Cənubi Amerikada *Ips grandicollis* (Eichhoff), Çilidə *Hylurgus ligniperda* bəcəkləri ilə yayılır. Azərbaycanda göbələk və bəcəklərin təsadüf edilməsinə dair heç bir məlumat yoxdur. Onların yeni introduksiya olması eh- timal edilir (Aghayeva, 2010; Aghayeva, Harrington, 2011).

Armillaria mellea. Azərbaycanda İsmayılı, Zaqatala rayonları ərazi- sindəki meşələrdə 2006-cı ilin oktyabr və noyabr aylarında tələf olmuş və ya zəifləmiş *Castanea sativa*, *Quercus castaneifolia* ağaclarından *Armillaria* (Fr.) Staude göbələyinə xas bazidiomalar toplanılmışdır.

27 kulturada SEA mühitində bazidiomalar *A. mellea* üçün səciyyəvi olan zəngin rizomorflar əmələ gətirmişdir. Təyinat rDNT ITS (EF637086, EF637087) və IGS (EF637084, EF637085) ardıcılıqları ilə təsdiq edilmişdir.

İki kultura (B1458, B1462) üçün təxminən 610 nukleotid (bp) IGS və 800 bp ITS fraqmentlər amplifikasiya edilmişdir. Bu ardıcılıqlar Avropa mənşəli ardıcılıqlara (IGS: AF163600, AF451822, AY163605, AF163599 və ITS: AF163599, AF163583, AY848938, AF163580) uyğun olmuşdur.

Asiya, Avropa, Şimali Amerika mənşəli *A. mellea* fərqli təkamül xəttlərini təmsil edir. Filogenetik analizə görə Azərbaycan mənşəli *A. mellea* Avropa və İran mənşəli *A. mellea* subsp. *mellea* (Vahl) P.Kumm. biotipinə daha yaxın olub, Asiya və Şimali Amerika üçün yerli hesab edilən *A. mellea* subsp. *nipponica* J.Y. Cha & Igarashi (Terashima et al., 2006) biotipindən fərqlənir.

A. mellea göbələyi şimal yarımkürədə meşə ağaclarının, o cümlədən palıdın mühüm kök patogenidir, lakin Cənubi Avropada əsasən meyvə və dekorativ ağaclara ciddi ziyan vurur. Bu, *A. mellea* növünün Azərbaycan üçün ilk *sensu stricto* təyinatı hesab edilir (Aghayeva, Harrington, 2008).

3.4. *Ophiostoma* cinsi göbələklərlərinin təyinat problemləri: taksonomik kriterilər, cinsin *Sporothrix* anamorflu növləri

Ophiostoma cinsi Ophiostomatales sırasının Ophiostomataceae fəsiləsinə aid edilir. Cinsin növləri bitki və həşərat vektorlarla assosiasiyadadır. Növlərdən bəziləri ekoloji və iqtisadi cəhətdən mühüm bitki patogenləri və ya ikinci dərəcəli patogenlərdir. Digər çoxsaylı növləri isə oduncaq ləkəsi törədənələr və ya saprotroflardır. *Ophiostoma* cinsinin enli və iynəyarpaqlılar arasında geniş bitki sırasına malik növləri floemada məskunlaşır.

Cinsin sinnematoz anamoru *Pesotum* J. L. Crane & Schokn., mononematoz anamoru *Hyalorhinocladiella* H.P. Upadhyay & W.P. Kendr. və *Sporothrix* kimi müəyyənləşdirilmişdir. *Raffaelea*, *Ambrosiella* Brader ex Arx & Hennebert və *Dryadomyces* Gebhardt kimi bir neçə teleomorf əmələ gətirməyən hifomiset cinslər də filogenetik cəhətdən *Ophiostoma* cinsinə yaxındırlar. *Sporothrix* anamoru əsl askomisetlərə aid olub heterogen qrupu təmsil edir.

Tədqiqat işində Azərbaycandan və mənşəcə müxtəlif ölkələrdən olan *Sporothrix* anamorflu *Ophiostoma* növləri xarakterizə edilmiş və məlum növlərin kulturaları ilə müqayisə edilmişdir. Kulturalar həmçinin rDNT operonunun ITS1/5.8S/ITS2 sahələri və BT geninin bir hissəsinin analizinə əsaslanaraq, tədqiq edilmişdir. Morfologiya, kultural inkişaf, cinsi reproduksiya tipi nəzərə alınmışdır.

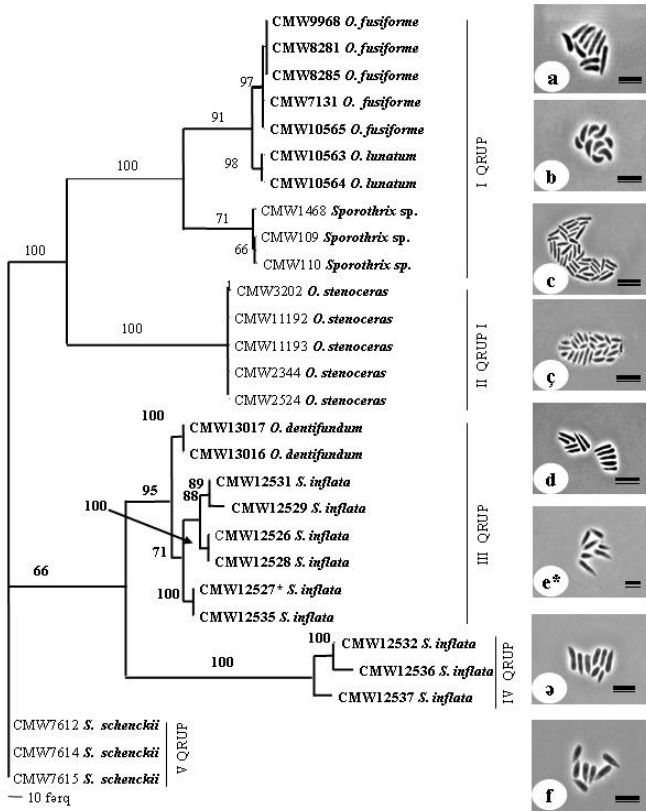
DNT ardıcılıqlarının müqayisəsi. ITS sahələri üçün ardıcillaşdırma 563 işarə ilə nəticələnmişdir ki, onlardan 426-sı konstant, 132-si parsimoni-məlumatlı və 5 işarə isə dəyişkən, parsimoni-məlumatsız olmuşdur. Əksər kulturalar üçün təxminən 546 bp amplifikasiya olunmuşdur. İki *Ophiostoma* kulturaları (CMW13016, CMW13017) üçün 536 bp ardıcillaşdırılmış, *Sporothrix*

inflata kulturaları üçün ardıcılıq dəsti müxtəlif ölçüdə olmuşdur. BT geni üçün ardıcılıq məlumat dəsti daha dəyişkən olub, fraqmentlər kulturalardan asılı olaraq 288-542 bp ölçüdə alınmışdır. *O. nigrocarpum* (517 bp) və *S. schenckii* (434 bp) ardıcılıqları digər bütün ardıcılıqlardan birinci ekzonun tərkibində əlavə intronun olması ilə fərqlənmişdir. Buna görə də *O. nigrocarpum* və *S. schenckii* ardıcılıqlarındakı əlavə intron analizdən çıxarılmışdır.

Hər iki məlumat dəsti üçün ümumi topologiyaya malik dörd ən parsimoni dendroqram seçilmişdir. Ardıcılılaşdırılmış ITS1/5.8S/ITS2 sahələri və β -tubulin geninin bir hissəsindən əldə olunan məlumatlar üçün *partition homogeneity test* yerinə yetirilmiş, ayrı-ayrı sahələr üzrə məlumatların toplanmasının mümkünlüyü yoxlanılmışdır ($P=0.580$). Beləliklə, birləşdirilmiş məlumat dəsti 561-i konstant, 305-i parsimoni-məlumatlı, 4-ü parsimoni-məlumatsız olmaqla, bütövlükdə 870 işarədən ibarət olmuşdur. Ən çox parsimoni hesab edilən və ümumi topologiyası eyni olan iki dendroqramdan biri seçilmişdir (Şək. 3.1).

Əlaqələndirilmiş filogenetik dendroqram 5 əsas qrupdan ibarət olmuşdur. I qrup üç yarımqrupla 100% bootstrap dəstək almışdır. Bu qrup üç fərqli, lakin yaxın əlaqəli yarımqruplardan ibarətdir. Birinci yarımqrup Azərbaycan və Avstriya mənşəli (CMW9968, CMW8281, CMW8285, CMW7131, CMW10565), ikinci yarımqrup Avstriya mənşəli (CMW10563, CMW0564) və üçüncü yarımqrup ABŞ və Kanada mənşəli (CMW1468, CMW109, CMW110) kulturalardan alınmış ardıcılıqlardan təşkil olunmuşdur (Şək. 3.1a, b, c). II qrup eks-tip *O. stenoceras* (CMW3202) daxil olmaqla müxtəlif kulturaları (CMW11192, CMW11193, CMW2344, CMW2524) birləşdirir. Bu göbələk rDNT ardıcılıqlarına və morfoloji əlamətlərinə görə nisbətən I qrupda olan *Ophiostoma* növlərinə yaxındır. III və IV qruplar filogenetik ağacda (bootstrap dəstək müvafiq olaraq 95% və 100%) əvvəlki iki qrupdan fərqlənirlər.

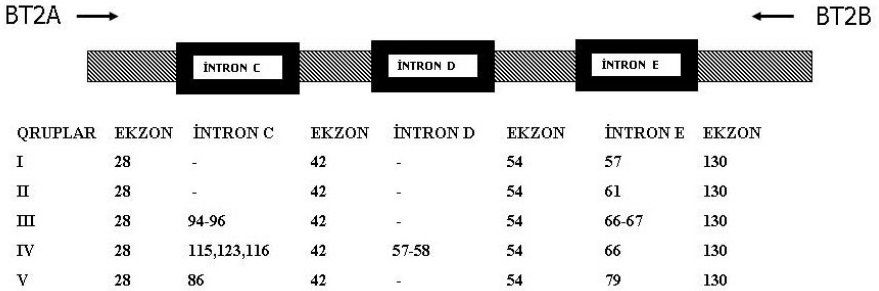
III qrup dörd yaxşı dəstəklənmiş yarımqrupdan ibarətdir. Birinci yarımqrupa palid ağacından ayrılmış Polşa və Macarıstan mənşəli iki *Ophiostoma* ardıcılığı (CMW13016, CMW13017) daxildir və möhkəm dəstəklənmişdir (bootstrap, 100%). Digər üç yarımqrup Kanadadan bir (CMW12529), Çilidən iki (CMW12531, CMW12535), Almaniyaadan bir (CMW12527, Şək. 3.1d) və Niderlanddan iki (CMW12526, CMW12528) *S. inflata* kulturaları ilə təmsil olunmuşlar. İki Çili mənşəli kulturalardan biri (CMW12531) ikinci yarımqrupda Kanada mənşəli kultura ilə qruplaşıb (bootstrap qiyməti 89%). Niderlanddan olan kulturalar üçüncü yarımqrupda 100% bootstrap qiyməti ilə ayrı qrup əmələ gətirir. IV qrup Almaniyaadan olan eks-tip *S. inflata* bir (CMW12532) və Avstriyaadan olan iki (CMW12536, CMW12537) *S. inflata* kultu-



Şəkil 3.1. Heuristic axtarış vasitəsi ilə rDNT operonunun 5.8S geni və ITS1/2 sahələrinin və β -tubulin geninin bir hissəsindən əldə edilmiş məlumatlar əsasında alınmış parsimoni dendroqram. Bootstrap qiymət 10^3 təkrardan sonra müəyyənləşdirilmişdir və budaqlanma nöqtələrində göstərilmişdir. **Sporothrix inflata* göbələyinin eks-tip kulturası. Dendroqramı kökləndirmək üçün *S. schenckii* ardıcılıqları istifadə edilmişdir. Taksonların hər bir qrupuna aid konidilər müvafiq şəkildə yerləşdirilmişdir.

ralarını birləşdirir (Şək. 3.1ə) və bu qrup statistik möhkəm dəstəklənmişdir (bootstrap, 100%). V qrup *S. schenckii* göbələyinin üç kulturasından (CMW7612, CMW7614, CMW7615) ibarət olmuşdur (Şək. 3.1f).

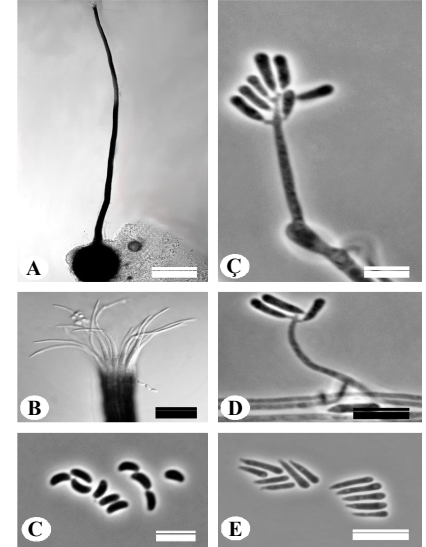
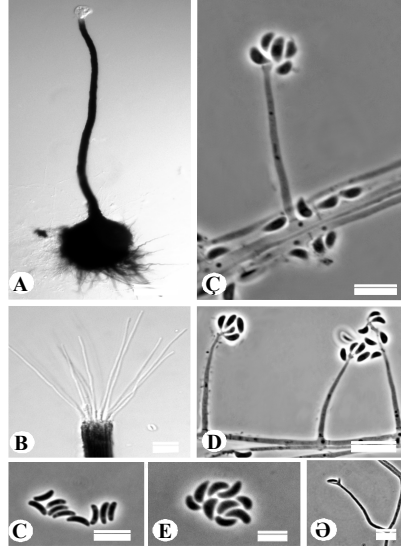
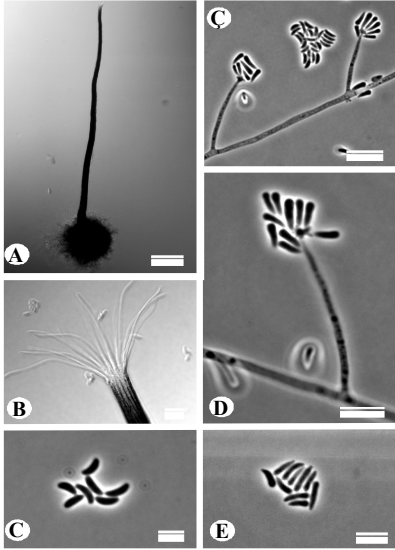
Intronların vəziyyəti *Neurospora crassa* Shear & B.O. Dodge və digər eukariotların β -tubulin zülal məlumat dəstinin çap olunmuş amin turşu ardıcılıqlarının müqayisəsi əsasında təyin edilmişdir (Glass, Donaldson, 1995). BT2 praymerləri ilə amplifikasiya olunmuş fraqmentlərdə variasiyalar aşkar edilmişdir (Şək. 3.2). III qrup özündən əvvəlki iki qrupdan E intronu ilə yanaşı, əlavə C intronun olması ilə fərqlənir.



Şəkil 3.2. β -tubulin geninin bir hissəsinin xəritəsi. Qara düzbucaqlar intronları, zolaqlı düzbucaqlar ekzonu göstərir. Diaqramdan yuxarıda yerləşən və BT2A və BT2B kimi nişanlanmış ox işarələri ardıcillaşdırılma üçün istifadə edilmiş praymerləri göstərir. Ekzon və intronların uzunluğu diaqramdan aşağı nukleotid sayı ilə (bp) göstərilmişdir. Aşkar edilməyən intronlar “-” işarəsi ilə verilmişdir.

IV qrupa aid *S. inflata* ardıcılıqları ikinci ekzonun tərkibində 57-58 bp ölçüdə üçüncü, D introna malikdirlər. V qrupda yerləşən kulturalar iki intronla (C və E intronları) III qrupda yerləşənlərə oxşardır. Əlavə intron sahəsinin tək insersiya və ya delesiyanın nəticəsi olması ehtimalını nəzərə alaraq, bu intron, DNT məlumat dəstindən çıxarılmışdır. Beləliklə, DNT ardıcılıqlarının analizi üçün yalnız ekzon və E intronunun ardıcılıq sahələri istifadə edilmişdir.

Morfoloji müqayisə. Dendrogramın I qrupunun birinci və ikinci yarımqruplarındakı və III qrupun birinci yarımqrupundakı kulturalar morfoloji cəhətdən oxşar peritesilər əmələ gətirirlər (Şək. 3.3, 3.4, 3.5). Digər kulturalarda teleomorf müşahidə edilməmişdir (Cədvəl 3.1). Kulturalarda anamorfun morfolojiyası, xüsusi ilə konidilərin forma və ölçüsü fərqlənir. Üçüncü yarımqrupda konidiogen hüceyrələr *O. stenoceras* və *S. schenckii* növlərini xatırladır, lakin nöqtəvi əsaslı, dar və silindrik konidiləri ilə seçilir. *O. stenoceras*



Şəkil 3.3. (soldan sağa) Yeni *Ophiostoma* növlərinin morfoloji xarakteristikası. *Ophiostoma fusiforme*: **A.** kürəvi əsaslı peritesi, bəzəkli hiqlər və uzun boyuncuq, **B.** ostiol hiqlər, **C.** allantoid askosporlar yan tərəfdən, **Ç.** konidiogen hüceyrələr çıxıntılar və konidilərlə, **D.** konidioforlar və ortotropik budaqlanma, **E.** iyvari konidilər. Miqyas: A =100 µm; B, Ç, D, = 10 µm; C, E = 5 µm; Şəkil 3.4. *Ophiostoma lunatum*: **A.** kürəvi əsaslı peritesi, bəzəkli hiqlər və uzun boyuncuq, **B.** ostiol hiqlər, **C.** allantoid askosporlar yan tərəfdən, **Ç.** konidiogen hüceyrələr çıxıntılar və konidilərlə, **D.** konidioforlar və ortotropik budaqlanma, **E.** aypara və ya əyilmiş konidilər, **F.** uzun çıxıntılı konidiogen hüceyrələr. Miqyas: A =100 µm; B, Ç, D, = 10 µm; C, F, F = 5 µm; Şəkil 3.5. *Ophiostoma dentifundum*: **A.** kürəvi əsaslı peritesi, bəzəkli hiqlər və uzun boyuncuq, **B.** ostiol hiqlər, **C.** allantoid askosporlar yan tərəfdən, **Ç.** konidiogen hüceyrələr çıxıntılar və konidilərlə, **D.** konidioforlar və ortotropik budaqlanma, **E.** iyvari konidilər. Miqyas: A =100 µm; B, Ç, D, = 10 µm; C, E = 5 µm.

Cədvəl 3.1.

Ophiostoma və *Sporothrix* növlərinin fərqləndirici xüsusiyyətləri

	<i>O. fusiforme</i>	<i>O. lunatum</i>	<i>O. dentifundum</i>	<i>O. stenoceras</i> Robak (1932)	<i>O. nigrocarpum</i> Davidson (1966)	<i>S. schenckii</i> De Hoog (1974)	<i>Sporothrix</i> sp.
1	2	3	4	5	6	7	8
Peritesi:	30-cu gün formalaşır	40- cı gün formalaşır	25-30-cu gündən sonra	1 həftədən sonra	2 həftədən sonra	-	-
Əsasın: diam.	121.5-273.8	59.5-178.3(- 204.5)	(122-)153- 216(-261)	130-250	50-80	-	-
Boyuncuq: uzunluq əsasə yaxın eni: uc hissədə eni:	301.8-985 (- 1168) 21.8-33.7 (- 44.9) 9.1-13.5 (- 18)	162.4-554.2 (-700) 15.3-33.4 (- 40.5) 7.5-10.4 (- 13.8)	(439-)567- 1345(-1571)	420-1500 20 8.0-12	120-160 15-25 10-12	-	-
Ostiol hiqlər: uzunluq en	23.4-68.4(- 96.4) 1.2-2.5 (-3)	13.6-56.9 (- 61.7) 1.01-1.7 (- 2.7)	(18-)20-52(- 55) 1-2.5	20-48 (-60) 2.6-2.7	-	-	-
Askosporlar: uzunluq en	3.4-4.3 (-5.4) 0.8-1.3 (-1.6)	3.1-3.9 (-4.3) 0.7-1.2	(2-)2.5-3.5(-4) 1-1.5	2.0-2.9 1.3-1.4	-	-	-

Cədvəl 3.1-in ardı

1	2	3	4	5	6	7	8
Kulturanın rəngi	ağ, tədricən tutqun ağ, peritesi formalaşdıq-da qara	ağ, tədricən tutqun ağ, peritesi formalaşdıq-da qara	əvvəlcə şəffaf, sonra ağ və ya qara nöqtəvi peritesili	qonur və ya ağ, əvvəlcə cüzi tutqun	açıq qonur, peritesilər yetişdikdə tünd qonur	açıq şəffaf, sonradan qonur və ya tünd-qəhvəyi	ağ, mərkəzi hissədə süd rəngli və ya azacıq sarımtıl
Koloniyanın diametri	33.5	31.5	31.3	29.9	30	21	30.4
Kultural toxuma	hamar, yumşaq pambıqvari, hava hiqləri var	hamar, yumşaq pambıqvari, hava hiqləri var	hamar, yumşaq pambıqvari, hava hiqləri var	kifayət qədər səthi, hava hiqləri hərdən görünür	kultura şəffafdır, maya göbələyinə bənzər	hamar, yumşaq pambıqvari, məxməri, yunvaridir	hamar, pambıqvari, köhnə kultura da hiqlər dəstələri vardır
Konidiogen hüceyrələr	14.3-53.9 (-72) x (0.9-1.2-1.8 (-2))	11.3-35.2 (-9.4) x 0.8-1.3 (-1.5)	(20-)23-85(-90) x 0.5-1.5	-	-	10-40 x 0.7-1.5 (-2)	14.1-49.2 (-0.01) x 0.8-1.6 (-1.8)
Çıxıntılar	iti, 0.3-1.2	0.3-0.6, silindrik, 4.5	0.5-1.5	-	-	0.5-1	seçilməyən, 0.2-0.6
Konidilər	iyvari 3.2-5.9 (-8.0) x 1.1-1.9 (-2.1)	aypara şəkilli 2.3-4.8(6.2) x 0.8-1.5 (1.6)	iyvari, cüzi vergülvari, (4-)4.5-7.5(-10) x 1-1.5	enli-ellipsvari, 3.4-6.9 x 2.0-3.4	enli- ellipsvari, 3.0-5.0 x 1.5-3.0	ellipsvari, əsası iti 2.5-5.5 (-8) x 1.5-2.5 (-3)	silindrik, 2.7-4.5 (-6.3) x 0.67-1.1 (-1.4)

Qeyd: Bütün ölçülər SEA mühitində 25 ° C-də aparılmışdır və µm-lə verilmişdir. Koloniyanın diametri 10-cu gün mm -lə qeyd olunmuşdur.

(II qrup) növünün konidiləri nöqtəvi əsaslı və enli-ellipsvari olmaları ilə fərqlənilirlər. *O. nigrocarpum* (CMW650) növündə konidiogen hüceyrələr qısa və bir qədər nahamardır. Konidilər enli-ellipsvari, əsası dəyirmidir, I qrupun üç yarımqrupunda yerləşən kulturalara nisbətən kiçikdir. Koloniyaları qonur, qəhvəyi, “bal” (19") rənglidir, aydın seçilən hava miselisi əmələ gətirir.

III qrupun birinci yarımqrupunda yerləşən *O. stenoceras* kimi təyin edilmiş Polşa və Macarıstan mənşəli kulturalarda göbələyin teleomorfu *O. stenoceras* növünü xatırladır (Kowalski, Butin, 1989; Pipe et al., 2000). Lakin bizim tədqiqatlar onların ayrı taksonu təmsil etdiyini göstərir.

III və IV qruplarda yerləşən bütün *S. inflata* kulturaları 10 günlük kulturalarda çox oxşardılar. Tipik olaraq koloniyalar ağ, pambıqvari və hamardılar. Lakin *S. inflata* kulturaları bir-birindən toxuma tipinə, rənginə, həmçinin 20 günlük köhnə kulturalarda konidilərin forması və ölçüsünə görə fərqlənilirlər. III qrupun dördüncü yarımqrupunda yerləşən eks-tip *S. inflata* (CMW12527) kulturası və Çili mənşəli kultura (CMW12535) ağ, zeytuni-boz (23"mf) koloniyalar əmələ gətirir. Bu kulturaların konidiogen hüceyrələri və konidiləri *S. inflata* növünün de Hoog (1974) tərfindən verilmiş təsvirinə uyğundur.

V qrupda yerləşən *S. schenckii* kulturalarında konidilər silindrik, nöqtəvi əsaslıdır. *S. schenckii* koloniyaları qonur, “tüstü” (21"mf) rənglidir, 40 günlük kulturalar kənarlara doğru izabella rəngli (19"i), əvvəlcə hamar, sonradan 3 həftəlik kulturalarda mərkəzdə dalğalıdır. 40 günlük kulturalarda koloniyanın müxtəlif hissələrindən inkişaf edən miseli dəstələr əmələ gətirir.

Kulturalarda inkişaf. I və II qruplarda yerləşən, həmçinin Macarıstan və Polşa mənşəli kulturaların optimal inkişaf temperaturu 25°C-dir. III qrupun ikinci yarımqrupuna və IV qrupa aid *S. inflata* kulturaları 25°C temperaturda daha yaxşı inkişaf edirlər. III qrupun üçüncü yarımqrupunda yerləşən *S. inflata* kulturalarının inkişafı digərlərinə nisbətən çox zəif olmuşdur, belə ki, onlar 10-cu gündə optimal hesab ediləcək 20°C temperaturda 21 mm diametridə koloniyalar əmələ gətirmişlər. İki *O. nigrocarpum* kulturaları (CMW650 və CMW651) istisna olmaqla, bütün kulturalar 10-30°C temperaturlarda inkişaf edirlər. *O. nigrocarpum* kulturaları 15°C-də 4-cü gün inkişafa başlayır və 25°C-də kulturalar sürətlə böyüyərək Petri qabını 8 gün ərzində tamamilə örtür. *O. nigrocarpum* kulturaları digər kulturaların inkişaf etmədiyi 35°C temperaturda sürətlə inkişaf edirlər.

Cinsi reproduksiya tipi. Avstriya, Azərbaycan, Macarıstan və Polşa mənşəli bütün tək askospor və tək konididən alınmış kulturalar homotallik olmuşlar. Üç *O. stenoceras* kulturaları və bir *O. nigrocarpum* kulturası (CMW651) da homotallik olmuşdur. Digər tək konidi kulturalarında peritesi inkişafı mü

şahidə edilməmişdir. Peritesi əldə etmək üçün kulturaların çarpazlaşdırılması müsbət nəticə verməmişdir. Bura eks-tip *O. nigrocarpum* (CMW650) ABŞ və Kanadadan olan kulturalar aid edilir. *S. inflata* və *S. schenckii* kulturaları da ancaq konidial mərhələnin inkişafı ilə səciyyələnmişlər.

Taksonomiya. Morfoloji və molekulyar məlumatlara əsaslanaraq elm üçün üç yeni *Ophiostoma* növü təsvir edilmişdir. Növlər konidinin forması əsas götürülərək *Ophiostoma fusiforme* (Şək. 3.3; PREM57486; CBS 112912; GenBank AY280481, AY280461), *Ophiostoma lunatum* (Şək. 3.4; PREM57489; CBS112927; GenBank AY280485, AY280466) və *Ophiostoma dentifundum* (Şək. 3.5; PREM57850; CBS115790; GenBank AY495435, AY495446) adlandırılmışdır (Cədvəl 3.1).

Sporothrix morfoloji cəhətdən yuxarıda qeyd edilən yeni növlərdən və eləcə də *O. nigrocarpum* növündən fərqlidir. *O. nigrocarpum* kulturaları qonur-qəhvəyi, peritesi əmələ gəldikdən sonra qara olduğu halda bu üç kultura ağ rəngi ilə seçilir. Kulturada teleomorf əmələ gəlmədiyini üçün biz bu növü təsvir etməmək və adlandırmamaq, sadəcə *Sporothrix* sp. kimi saxlamaq qərarına gəlmişik. Maraqlı nəticələrindən biri eks-tip daxil olmaqla, R. Davidsonun iki *O. nigrocarpum* kulturasının əvvəllər *O. nigrocarpum* hesab edilən kompleksdə (De Beer et al., 2003) qruplaşmaması idi. Ardıcılıqların müqayisəsi göstərdi ki, *O. nigrocarpum* kulturaları tədqiqata cəlb edilmiş digər bütün növlərdən fərqlidir. Nəticə göstərir ki, *O. nigrocarpum* əvvəllər güman edildiyindən fərqli olaraq *O. stenoceras* və *S. schenckii* növlərinə yaxın növ deyildir.

Tədqiqat göstərmişdir ki, *S. inflata* kimi göstərilən kulturalar yüksək bootstrap dəstəklə fərqlənən dörd qrupu təmsil edir. Almaniya mənşəli eks-tip və Çili mənşəli iki kulturadan ibarət qrupu *S. inflata sensu stricto* kimi qəbul etmək qərarlaşdırılmışdır. Digər *S. inflata* kulturaları bu iki kulturadan morfologiyasına və inkişaf sürətinə görə əhəmiyyətli dərəcədə fərqlənirlər.

ITS1/5.8S/ITS2 sahələri və BT geninin bir hissəsinin analizi *S. inflata* kulturalarını fərqləndirmək üçün kifayət qədər əsas verir. BT genində intronların sayında əhəmiyyətli dəyişikliklər müşahidə edilir ki, bu da *S. inflata* növünün dörd sərbəst təkamül xəttini təmsil etməsi ilə izah edilir.

3.5. *Ophiostoma quercus* və onun sinonimlərinin çox gen filogeniyası tətbiq etməklə növ statusunun müəyyən edilməsi.

Ophiostoma quercus morfoloji dəyişkən növ olub, bütün dünyada əksər enliyarpaqlıların oduncaq ləkəsini törədir. *O. quercus*-*O. piceae* kompleksində olan göbələklərin taksonomiyası *O. quercus* (*Ceratostomella querci* kimi) növünün təsvirindən sonra çəşnəlik yaratmışdı (Georgévitch, 1926).

Morfoloji cəhətdən *O. quercus* növü iynəyarpaqlılardan təsvir edilmiş *O. piceae* növünü xatırladır (Münch, 1907). Bu iki növ 30 ildən yuxarı sinonim olaraq qəbul edilmişdir (Hunt, 1956; Griffin, 1968; Olchowecki, Reid, 1973; Upadhyay, 1981; Seifert et al. 1993). Hazırkı tədqiqatlar göstərir ki, hər iki növ filogenetik olaraq fərqlidir (Pipe, Buck, Brasier, 1995; Halmschlager et al., 1994; Kim, Harrington et al., 2001). *O. quercus* enliyarpaqlı ağaclarda əvvəllər düşünülüyündən daha çox yayılmışdır (Harrington et al., 2001; de Beer et al., 2003; Twaiters et al., 2005; Zhou et al., 2006).

Ötən əsrin ortalarında bir sıra oduncaqlı bitkiləri sirayətləndirən *O. quercus* növünə morfoloji bənzər göbələklər təsvir edilmişdir (Cədvəl 3.1). Buraya Almaniyada fıstıq ağacından ayrılmış *O. fagi* (Loos, 1932), İtaliyada armud ağacından ayrılmış *O. cationianum* (Goidánich, 1935), Ruminiyada palıddan ayrılmış *O. roboris* və *O. valachicum* (Georgescu, Teodoru, Badea, 1948), və Rusiyada palıddan ayrılmış *O. kubanicum* (Sczerbin-Parfenenko, 1953) növləri aiddir.

Müstəsna şəkildə iynəyarpaqlılarla assosiasiyaları nəzərə alınan *O. piceae* və *O. cationianum* istisna olmaqla, digər növlər *O. quercus* növünün sinonimləri güman edilə bilər. Göbələk haqqında dünya ölkələrindən artan məlumatlar fonunda növün sərhədlərini müəyyənləşdirmək aktual məsələ kimi irəli çıxır. Azərbaycanada palıd və şabalıd ağaclarından toplanmış *O. quercus* kulturaları bu məsələnin çevik nəzərdən keçirilməsinə imkan yaratmışdır.

Ophiostoma cinsinin son bir neçə ildə tədqiqi yalnız ITS ardıcılıqlarının analizinə əsaslanır ki, bu da bəzən yaxın növlər arasında fərqi üzə çıxarmır. Zülal kodlaşdıran genlər növlər barədə daha düzgün qərar vermək imkanı yaradır. Tərəfimizdən *O. piceae*-*O. quercus* kompleksi analiz edilərkən, mikromorfologiya ilə yanaşı nüvə geni sahələrindən alınmış DNT ardıcılıqlarının filogenetik analizi tətbiq edilmişdir.

Morfoloji müqayisə. Azərbaycandan 12, eks-tip (Morelet, 1992), daxil olmaqla Fransadan 5, Britaniyadan 1 (Brasier, Kirk, 1993; Harrington et al., 2001), Cənubi Afrika Respublikasından 3 (De Beer et al., 2003) *O. quercus* kulturaları istifadə edilmişdir.

Bunlarla yanaşı *O. fagi* və *O. cationianum* növlərinin eks-tipləri CBS-dən əldə edilmişdir. Müqayisə məqsədi ilə istifadə edilən *O. floccosum* Math.-Käärik, *O. setosum* Uzunovich, Seifert, S.H. Kim & C.Breuil, *O. piceae*, *O. novo-ulmi*, *O. himal-ulmi* Brasier & M.D. Mehrotra və *Pesotum australiae* Kamg., Nkuek., K. Jacobs & M.J. Wing. kulturaları ABŞ, Almaniya, Avstriya, Avstraliya, Çin, Fransa, Hindistan, İtaliya, Kanada və Rusiya mənşəli olmuşlar. Bütövlükdə tədqiqat işinə 40 kultura cəlb edilmişdir.

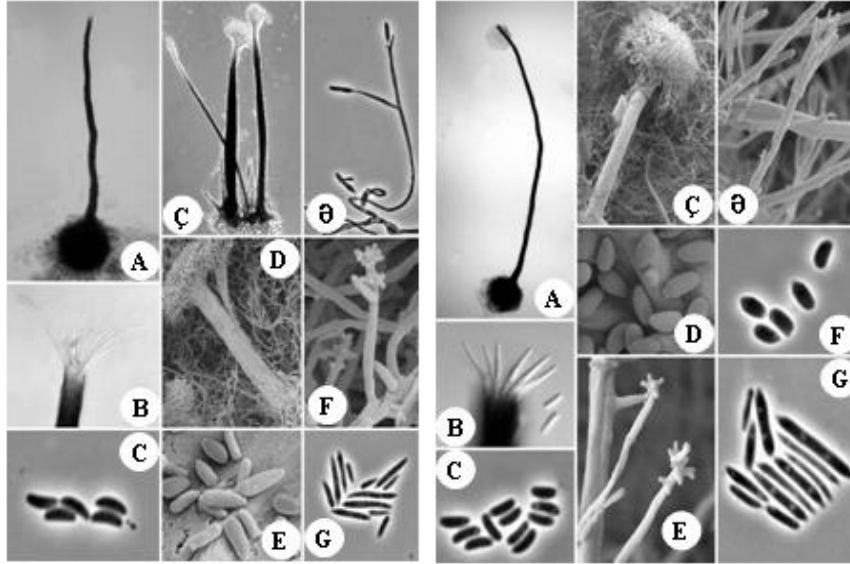
10-günlük *O. quercus*, *O. fagi*, *O. cationianum* və *O. roboris* (CMW 12618) kulturaları morfolojiyası və rənginə görə çox oxşardır, lakin sinnema və peritesi formalaşmağa başladığında fərqlər biruzə verir. Eyni bir kulturada halqaların və ya sektorların əmələ gəlməsi sabit olmadığı üçün, bu əlamətlər taksonomik məlumatlı hesab edilməmişdir. Kulturalardan yalnız ikisi (CMW 9256, CMW9262) peritesi əmələ gətirir. İki kulturada müşahidə edilən teleomorf mərhələdə aydın fərqlər boyuncuğun uzunluğu və askosporların forması olmuşdur.

Əksər kulturalar, *O. roboris* də (CMW12618) daxil olmaqla *Pesotum* və *Sporothrix* anamorflar əmələ gətirirlər. Rusiyadan göndərilmiş herbari nümunələrində *O. quercus* kulturasına bənzər *Pesotum* və *Sporothrix* quruluşlar olduğu halda peritesi müşahidə edilməmişdir. Azərbaycanadan olan CMW9262 kulturasında tipik *Pesotum* (Şək. 3.7D) və *Sporothrix* (Şək. 3.7E) quruluşlarla yanaşı *Hyalorinocladia* (Şək. 3.7Ə) kimi təsvir edilə biləcək üçüncü anamorf quruluş aşkar edilmişdir. Bu üçüncü tip anamorf quruluş digər kulturalarda nəzərə çarpmamışdır.

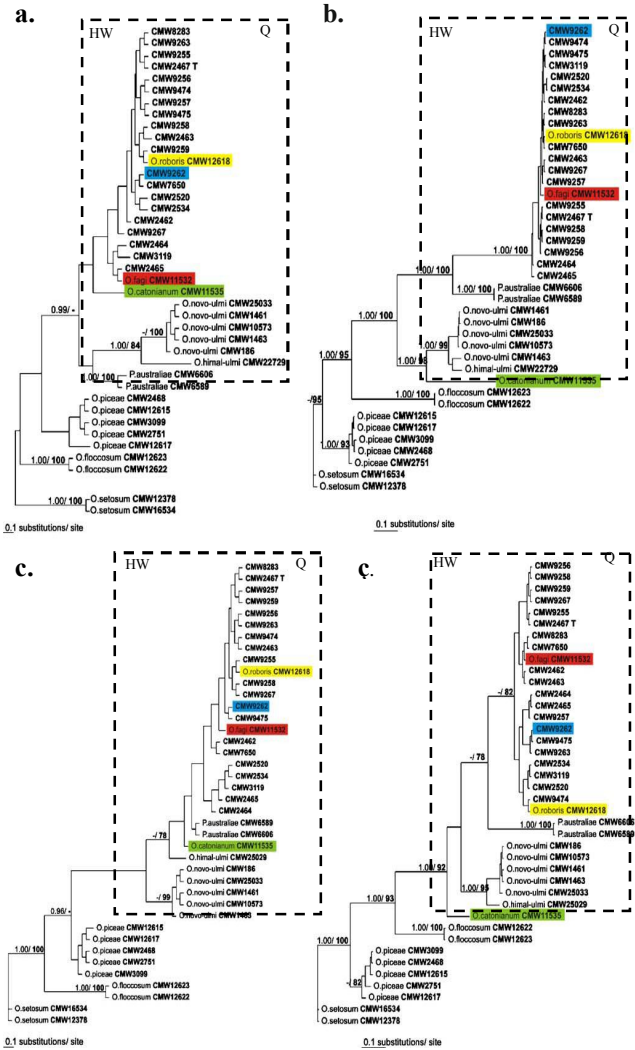
CBS-dən əldə edilmiş *O. fagi* kulturası SEA mühitində 4°C temperaturda saxlanıldıqda *Pesotum* və *Sporothrix* mərhələlər əmələ gətirir. Sinnematanın əksər hissəsinin dolaşq olmasına baxmayaraq, yetişmiş sıx sinnematalar da müşahidə edilmişdir. Eks-tip *O. cationianum* (CMW11535) kulturası yalnız *Sporothrix* anamorfu əmələ gətirmişdir, sinnema müşahidə edilməmişdir.

Kulturada inkişaf. Bütün kulturalar 15°C və ondan yuxarı temperaturalarda inkişaf etmişdir. İnkişaf 10°C-də üçüncü gün, 5 °C-də altıncı gün başlayır. Kulturaların əksəriyyəti üçün optimal inkişaf temperaturu 25°C müəyyən edilmişdir. *O. quercus* kulturalarının inkişafı 25°C-də 10-cu gün fərqli olmuşdur və kulturalardan asılı olaraq 41-57 mm arasında dəyişmişdir. Eyni vaxtda qoyulan təcrübələrdə 25°C-də 10-cu gün inkişaf göstəriciləri *O. fagi* kulturasında 58.6 mm, *O. roboris* kulturasında (CMW12618) 42.1 mm və *Hyalorhinocladia* tip anamorfa malik kulturada (CMW9262) 52.5 mm olmuşdur. Eks-tip *O. cationianum* (CMW11535) kulturası zəif inkişaf etmiş və göstərici 26.2 mm olmuşdur.

DNT ardıcılıqların müqayisəsi. 40 kultura üçün dörd gen sahələrindən (ITS1/5.8S/ITS2, BT, HIS, TEF-1α) ardıcılıqlar əldə edilmişdir. rDNT operonunun ITS1/5.8S/ITS2 sahələrinin genişlənməsindən alınan fraqment boşluqlar nəzərə alınmaqla 592 bp, BT gen sahəsi üçün 331 bp, TEF-1α üçün 495 bp və HIS gen sahəsi üçün 294 bp olmuşdur. Filogenetik məlumatlar dörd gen boyu dəyişkən olmuş, ən çox dəyişkənlik BT geninin intron sahələrində, HIS və ITS sahələrində özünü biruzə vermişdir.



Şəkil 3.6. *Ophiostoma quercus* kulturasının (CMW9256) morfoloji əlamətləri: **A.** peritesi; **B.** ostiol hiqlər; **C.** allantoid askosporların yandan görünüşü; **Ç.** *Pesotum* tip sinnema; **D.** *Pesotum* tip sinnemanın skan elektron mikroskopunda (SEM) görünüşü; **E.** *Pesotum* anamorfun konidilərinin SEM-lə görünüşü; **Ə.** *Sporothrix*-ə bənzər anamorfun konidiogen hüceyrələri; **F.** *Sporothrix*-ə bənzər anamorfun SEM-lə görünüşü; **G.** *Sporothrix*-ə bənzər anamorfun konidiləri. Miqyas: A, Ç, D = 100 µm; B, Ə, F, G = 10 µm; C, E = 5 µm. Şəkil 3.7. *Ophiostoma roboris*-ə bənzər kulturanın (CMW9262) morfoloji əlamətləri: **A.** peritesi; **B.** ostiol hiqlər; **C.** böyrəkvari askosporların yandan görünüşü; **Ç.** *Pesotum* tip sinnemanın SEM-lə görünüşü; **D.** *Pesotum* konidilərinin SEM-lə görünüşü; **E.** *Sporothrix*-ə bənzər anamorfun SEM-lə görünüşü; **Ə.** *Hyalorinocladiella*-ya bənzər anamorfun SEM-lə görünüşü; **F.** *Hyalorinocladiella*-ya bənzər anamorfun konidiləri; **G.** *Sporothrix*-ə bənzər anamorfun konidiləri. Miqyas: A, Ç = 100 µm; B, Ə, G = 10 µm; C, D, E, F = 5 µm.



Şəkil 3.8. Bayesian analiz nəticəsində əldə edilmiş dendroqram: **a.** HIS geninin bir hissəsi, **b.** TEF-1 α , **c.** rDNT-nin ITS/5.8S/ITS2 sahələri, **d.** BT geninin BT2 sahəsi **Q** = *O. quercus* qrupu, **HW** = enliyarpaqlıları göstərir. **T** = *O. quercus* (CMW2467) eks-neotip kulturasını göstərir. Kölgəli düzbucaqlılar əvvəllər *O. quercus*-un sinonimi kimi göstərilən növlərdir. Azərbaycanndan olan kulturaların nömrələri fərqləndirilmək üçün tünd qara rənglə, *O. roboris* morfolotipi (CMW 9262) mavi ilə işarələnmişdir. Sonrakı ehtimalı dəstəkləmə qiymətləri hər budaq qovşağında müvafiq olaraq ML bootstrap qiymətlərindən sonra (1000 təkrar) verilmişdir (0.95 pp və ya 70 bs və aşağı göstəriləcək nəzərə alınmamışdır).

O. quercus növünə yaxın *O. cationianum*, *O. floccosum*, *O. ips*, *O. himal-ulmi*, *O. ulmi*, *O. novo-ulmi* və *O. piceae* növlərinə aid daha 25 ardıcılıq GenBankdan götürülərək sıralanmışdır. Maksimum ehtimal və Bayesian analiz nəticəsində dörd gen sahəsinin hər biri üçün uzlaşan topologiyalara malik və budaqların qovşağında oxşar dəstəklənmə dərəcəli dendroqramlar əldə edilmişdir (Şək. 3.8). *O. floccosum*, *O. setosum*, *O. piceae*, *O. novo-ulmi*, *O. himal-ulmi*, *Pesotum australi* və *O. cationianum* növləri bir-birindən aydın fərqlənən qruplara ayrılmışdır. Qalan ardıcılıqlar Fransa mənşəli eks-neotip *O. quercus* (CMW2467), Britaniya mənşəli (CMW7650), bir neçə Cənubi Afrika mənşəli kulturalar, Almaniya mənşəli eks-tip *O. fagi* (CMW11532) və bir çox tədqiqatçılar tərəfindən əvvəllər də istifadə edilmiş Azərbaycan mənşəli *O. roboris* kulturası (CBS 115950) daxil olmaqla tək, yaxşı dəstəklənmiş monofiletik qrup əmələ gətirmişlər. Bura həmçinin Azərbaycan mənşəli *Hyalorhinocladiella*-tip anamorf əmələ gətirən kultura da daxildir. Dörd gen sahəsinin hər birində müşahidə edilmiş monofiletik qrup üzrə bir neçə yarımqrup qeyd edilmişdir ki, bu da növ daxilində əhəmiyyətli genetik variasiyaların göstəricisidir.

Beləliklə, bizim nəticə bu növlərin *O. quercus*-un sinonimləri olması göstərən əvvəlki tədqiqatları (Pipe et al., 1995; Lin, 2003) təsdiq edir. *O. quercus* kulturasında *Hyalorhinocladiella*-ya bənzər quruluşun olması təəccüb doğurmur. *Pesotum* anamorf cinsinin ilkin təsvirində tipik sinnema quruluşu ilə mononematoz konidiofor arasında ardıcıl dəyişən quruluşların olma ehtimalı göstərilmişdir. Biz təklif edilmiş *Pesotum* quruluşu (Crane, Schoknecht, 1973; Harrington et al., 2001) qəbul edirik. Bu quruluş *O. roboris* növünün təsvirində *Hyalorhinocladiella*-ya bənzər anamorf formanın olma ehtimalını əsaslandırmağa kömək edir. *O. cationianum* növünün təsvirində *O. quercus* növündən fərqli olaraq peritesi boynu qısa və ostiol hiflər uzun göstərilmişdir. Həmçinin növ homotallik cütləşmə tipi ilə səciyyələnir ki, bu da onu *O. piceae* kompleksindəki digər növlərdən fərqləndirir (Goidánich, 1935; Harrington et al., 2001).

O. valachicum növünün ilkin morfoloji təsvirində yalnız hifal *Rhinotrichum valachicum* Georgescu, Teodoru & Bontea anamorfı göstərilir. Buna əsaslanaraq tərəfimizdən *O. valachicum* növünün sinnema əmələ gətirən *O. piceae* - *O. quercus* kompleksindən kənarında *O. stenoceras* kompleksinə yaxın sərbəst növ olması ehtimalı irəli sürülmüşdür.

O. kubanicum növünün latın diaqnozu mövcud deyildir. Növün statusunu təsdiq edəcək heç bir material olamaması səbəbindən, onun *Ophiostoma* cinsindən çıxarılması təklif edilmişdir. Növ keçmiş Sovetlər İttifaqında palıd ağacından ayrılmışdır (Sczerbin-Parfenenko, 1953), lakin düzgün çap edilmiş

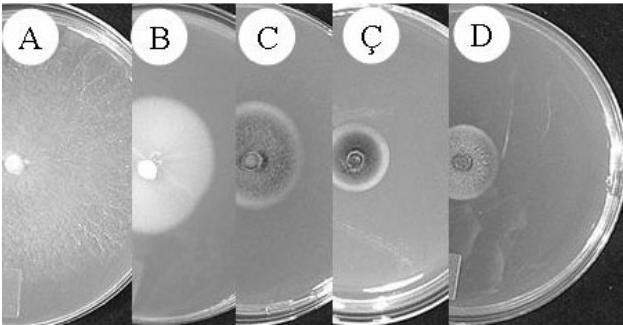
miş və heç bir nümunə saxlanılmamışdır. Bu səbəbdən növ *Ophiostoma* cinsindən çıxarılmışdır.

Geniş sahib sırasında koloniyalaşmaq imkanı və bir çox həşərat vektorlarla assosiasiyaları *O. quercus* növünün mənşəyi və ekologiyasına dair maraqlı suallar doğurur. Tədqiqat işində təqdim edilmiş materiallar bu suallardan bəzilərini aydınlaşdırır.

3.6. *Ophiostoma* cinsinin ambrozia böcəkləri ilə assosiasiyada olan *Raffaelea* ekoloji qrupunun tədqiqi.

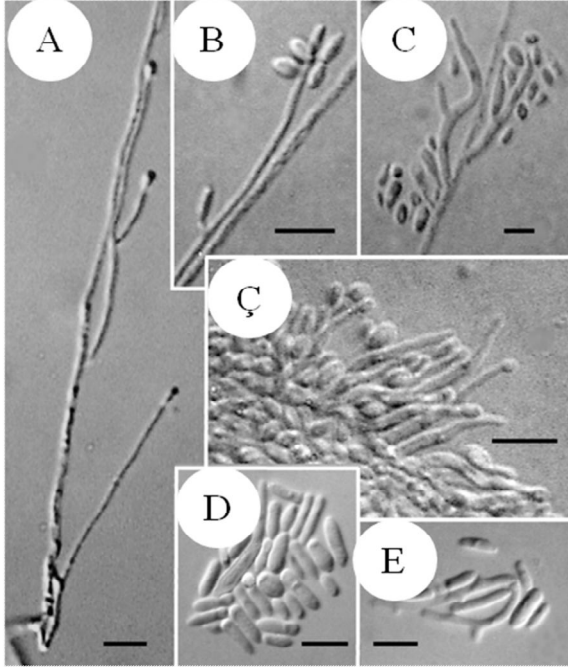
Raffaelea cinsinin növləri bəzi *Ambrosiella* və *Dryadomyces amasae* Gebhardt növləri ilə birlikdə *Ophiostoma* daxilində monofiletik qrup əmələ gətirirlər (Gebhardt et al., 2005; Massoumi Alamouti et al., 2009). Məlumdur ki, hər hansı bir ambrozia böcəyinin bir və ya bir neçə göbələk simbiotu vardır (Batra, 1963; Funk, 1970). Lakin, bizim tədqiqatlar Laureaceae nümayəndələrindən və onlarla assosiasiyada olan yetkin *Xyleborus glabratus* fərdlərindən laurel soluxma törədiciyi də daxil olmaqla beş göbələk qrupu ayırd etmək imkanı vermişdir. Bu qruplar bir-birindən miseli və konidi morfolojiyasına, inkişaf temperaturlarına görə fərqlənirlər. Biz bu qrupları elm üçün yeni taksalar kimi təsvir etmişik. Laurel soluxma törədən birinci qrup göbələk *Raffaelea lauricola* T.C. Harr., Fraedrich & Aghayeva, sonrakı qruplar müvafiq olaraq *Raffaelea subalba* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *Raffaelea ellipticospora* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *Raffaelea fusca* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich və *Raffaelea subfusca* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich kimi adlandırılmışdır.

Raffaelea lauricola (Şək. 3.9.A,3.10 A-E; BPI878183; C2339, CBS 121567).



Şəkil 3.9. *Raffaelea* cinsinə aid növlərin 90 mm diametrlilik Petri kasalarında SEA mühitində 11 günlük koloniyalarının görünüşü: A. *R. lauricola*; B. *R. subalba*; C. *R. ellipticospora*; Ç. *R. fusca* və D. *R. subfusca*. Kulturalar holotipləri təmsil edir.

R. lauricola sporundan alınan kultura əvvəlcə çox selikli olur, sonradan koloniyanın kənarlarından substrata batmış hiflər inkişaf edir, hiflərin yan budaqlarında maya göbələyinə bənzər konidilər qrupu inkişaf edir. Konidioforlar kiçik və rəngsizdir, konidilərin qopduğu nöqtədə konidiogen hüceyrələrdə nəzərəçarpan çapıqlar və ya şişkinlik yoxdur ki, bu da *Ophiostoma* növlərinin de Hoog (1993) tərəfindən təklif edilmiş *Hyalorhinocladiella* cins konsepsiyasına uyğundur, lakin *Raffaelea* anamorf cinsində konidioforlar sporodoxi əmələ gətirir və bəzən *in vitro* müşahidə edilir. Yeni takson sikloheksimidin yüksək konsentrasiyasına tolerantdır *Raffaelea lauricola* növü *R. quercivora* növünə bənzərdir. Lakin *R. quercivora* növü daha sürətlə inkişaf edir, iki həftəlik kulturalar açıq-zeytuni rəngdən, qəhvəyi-zeytuni rəngədək dəyişir və konidiləri daha enlidir (Kubano, Ito, 2002).



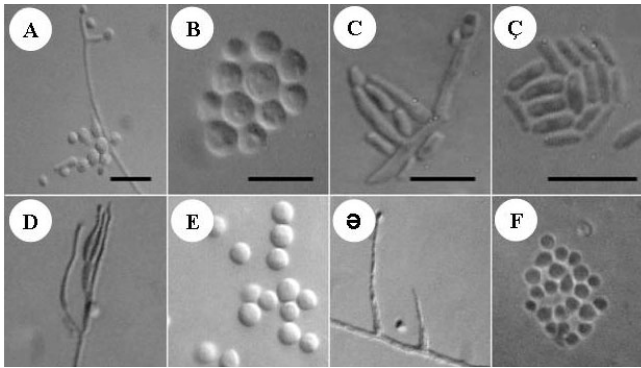
Şəkil 3.10. *Raffaelea lauricola* holotipi: A, B, C. konidioforlar; Ç. sporodoxi terminal inkişaf edən konidilərlə; D. konidilər; E. cücərən konidilər. Miqyas: bütün şəkillərdə 10µm.

Raffaelea subalba (Şək. 3.9. B, 3.11. A, B; BPI 878184; C2401, CBS 121568). *R. subalba* növü də *X. glabratus* böcəyindən *R. lauricola* qədər tez-tez ayrılan növdür, sürətlə inkişaf edir və çox selik əmələ gətirir. Göbələk SEA mühitində azacıq piqment əmələ gətirməsi ilə fərqlənir.

Raffaelea ellipticospora (Şək. 3.9. C, 3.11 C, Ç.; BPI878185; C2395, CBS121569). Bu növ digər *Raffaelea* növlərindən çox fərqli ellipsvari konidilərə malik olması ilə fərqlənir.

Raffaelea fusca (Şək. 3.9 Ç, 3.11. D, E.; BPI878186; C2394, CBS 121570). Bu növ *R. subfusca* növünün konidilərinə bənzər konidilərlə səciyyələnir, lakin *R. fusca* kulturaları SEA mühitində tünd piqment əmələ gətirmələri ilə fərqlənilir.

Raffaelea subfusca (Şək. 3.9.D, 3.11. Ə, F.; BPI878187; C2335, CBS 121571). Bu növ *R. fusca* növünə bənzər konidilərlə səciyyələnir, lakin *R. subfusca* kulturaları SEA mühitində açıq rəngli piqment əmələ gətirir və *R. fusca* növü 35°C –də inkişaf etmədiyi halda *R. subfusca* kulturalarında zəif inkişaf müşahidə edilir.



Şəkil 3.11. Yeni *Raffaelea* növlərinin konidioforları və konidiləri: A, B. *Raffaelea subalba*; C, Ç. *R. ellipticospora*; D, E. *R. fusca*; Ə, F. *R. subfusca*. Miqyas: 10 µm.

Ophiostomataceae fəsiləsindən olan göbələk növlərinin iynəyarpaqlılar və qabıq böcəkləri ilə eyni zamanda təkamül etməsi güman edilir (Farrell et al., 2001) və *Ophiostoma* növləri iynəyarpaqlıların və eləcə də qabıq böcəklərinin ən geniş yayılmış assosiasiyalarıdır (Harrington, 2005). Təkamül prosesində ambrozia böcəkləri qabıq böcəklərindən ən azı yeddi dəfə təcrid olunmuşlar (Farrell et al., 2001) və məhz buna görə də ambrozia böcəklərinin əksər simbiontlarının Ophiostomataceae nümayəndələri olması heç də təəccüb doğurmur.

Ophiostoma qrupuna daxil olan və ambrozia böcəkləri ilə assosiasiyada olan bütün qeyri-cinsi simbiotların bir əcdaddan əmələ gəlməsini aşkar etmək gözlənilməz dərəcədə maraqlıdır. *Raffaelea* cinsinin əcdadı sporodoxi mərhələsində ambrozia böcəklərinin qidasını təşkil etmiş və eyni zamanda bu böcəklərin mukangisində maya mərhələsində çoxalma qabiliyyəti qazanmışdır ki, bu da təkamül prosesində uğurlu uyğunlaşma hesab edilir.

ƏSAS NƏTİCƏLƏR

1. Azərbaycanda meşə əmələ gətirən ağac cinslərinin mikromisetləri və makromisetləri öyrənilmişdir. Nəticədə ümumilikdə 251 növ göbələk aşkar edilmişdir. Mikromisetlər Ascomycota şöbəsinin 13 sıra, 22 fəsilə, 31 cinsinə aid 64 növ, anamorf göbələklər 35 cinsə aid 72 növ, Basidiomycota şöbəsinin 2 sıra, 3 fəsilə, 4 cinsə aid 6 növ olmaqla cəmi 142 növlə təmsil olunmuşlar. Makromisetlər Ascomycota şöbəsinin 2 sıra, 2 fəsilə, 3 cinsinə aid 3 növ, Bazidiomycota şöbəsinin 9 sıra, 27 fəsilə, 63 cinsinə aid 106 növ olmaqla cəmi 109 növdən ibarət olmuşdur.
2. Mikromisetlərdən 8 növ (*Cryphonectria parasitica*, *Ophiostoma fusiforme*, *O. ips*, *O. nigrocarpum*, *O. novo-ulmi*, *O. piceae*, *Phomopsis columnaris*, *Sphaeropsis sapinea*) və makromisetlərdən 4 növ (*Pleurotellus chioneus*, *Plutellus romelli*, *Geastrum lageniforme* və *Conocybe rickeniana*) Azərbaycan üçün yenidir.
3. Azərbaycanda qarağacın holland xəstəliyinin tipik simptomları müşahidə edilən *Ulmus minor* ağaclarından patogen ayrılaraq kulturaya keçirilmişdir. Kulturalar morfoloji və rDNT operonunun 5.8S geni daxil olmaqla ITS1/ITS2 sahələrinin nukleotid ardıcılıqları əsasında öyrənilmişdir. Törədiciyin *Ophiostoma novo-ulmi* göbələyi olması müəyyənləşdirilmişdir.
4. Asiya mənşəli *Cryphonectria parasitica* Avropa və ABŞ-da şabalıd ağaclarının (*Castanea sativa*, *C. dentata*) patogeni kimi yaxşı məlumdur. Şabalıd xərçənginin törədicisi olan göbələk Azərbaycanda ilk dəfə olaraq tərəfimizdən şabalıdın təbii yayıldığı və əkildiyi ərəzilərdə aşkar edilmişdir. Göbələyin xəstəlik törədicisi olması patogenlik testi qoymaqla sübut edilmişdir. Azərbaycan xəstəliyinin Avropanın şərqə doğru yayıldığı son sərəhd kimi müəyyənləşdirilmişdir.
5. *Armillaria mellea* şimal yarımkürədə palıdların və digər meşə ağac növlərinin mühüm kök patogenidir. Azərbaycanda məhv olan palıd (*Quercus robur*, *Q. castaneifolia*), şabalıd (*Castanea sativa*) və qoz (*Juglans regia*) ağaclarının kökləri ətrafından toplanılmış bazidioma-

lardan alınmış kulturaların rDNT operonunun 5.8S geni daxil olmaqla ITS1/ITS2 və IGS sahələrinin nukleotid ardıcılıqlarının molekulyar-filogenetik analizi aparılmış, onların *A. mellea* subsp. *mellea* olması təsdiqlənmişdir. Bu Azərbaycandan olan kulturaların *A. mellea* subsp. *mellea* kimi ilk təyindir.

6. Azərbaycan endemi hesab edilən *Pinus brutia* subsp. *eldarica* son bir neçə ildə meşə əkinlərində kəskin şəkildə quruma əlamətləri biruzə verir. Xəstəlik simptomu müşahidə edilən ağaclardan toplanılmış nümunələrdən *Ophiostoma ips* göbələyi və onun böcək vektorları *Orthotomicus erosus* və *Hylurgus ligniperda* (Coleoptera: Scolytidae) ilk dəfə olaraq aşkar edilmişdir. Həm göbələk, həm də böcək növlərinin Azərbaycana son bir neçə ildə introduksiya olunması ehtimal edilir.
7. Oduncaq ləkəsi əmələ gətirən *Sporothrix* anamorflu *Ophiostoma* cinsinin növləri morfolojiya, rDNT operonunun ITS və β -tubulin gen sahələrinin ardıcılıqlarına əsasən tədqiq edilmişdir. Aşkar edilmişdir ki, *O. stenoceras* hesab edilən növ özü bir neçə növdən ibarət heterogen kompleksi təmsil edir.
8. Morfoloji, kultural və rDNT-nin iki gen sahəsinin (ITS1/5.8S/ITS2; BT2) ardıcılıqlarındakı fərqlərə əsaslanan filogenetik analizə əsasən R. Davidson tərəfindən təsvir edilmiş *O. nigrocarpum* növünün əvvəllər düşünüldüyü kimi *O. stenoceras* növünə yaxınlığı ehtimali təkzib edilmişdir.
9. *Sporothrix inflata* növünün kulturalarında iki gen (ITS1/5.8S/ITS2; BT2) sahəsinin müqayisəsinə görə əhəmiyyətli fərqlər aşkar edilmişdir. Növün dörd sərbəst təkamül xətti üzrə inkişafı ehtimal edilmişdir.
10. *Ophiostoma quercus* dünyada əksər oduncaqlı bitkilərdə oduncaq ləkəsi törədən morfoloji cəhətdən dəyişkən növ kimi tanınır. Növ və onun sinonim növləri morfolojiya və dörd gen sahəsinin (ITS1/5.8S/ITS2; BT2, TEF-1 α , HIS) ardıcılıqları əsasında analiz edilmiş, növün və sinonimlərin statusları müəyyənləşdirilmişdir. *O. fagi* və *O. roboris* növləri etibarlı sinonimlər olaraq qəbul edilmişdir.
11. *O. cationianum* və *O. valachicum* növləri *O. quercus* qrupundan kənarında sərbəst növlər kimi müəyyənləşdirilmişdir. Həmçinin, *O. valachicum* növünün *O. quercus* deyil, daha çox *O. stenoceras* kompleksində yer alması ehtimalı göstərilmişdir. *O. kubanicum* növünün həqiqiliyini təsdiq edəcək materialların saxlanılmadığını və növün təsvirinin Beynəlxalq botaniki nomenklatura kodeksinə uyğun olmadığını (Maddə 36.1.) nəzərə alaraq, növ *Ophiostoma quercus* növünün sinonimliyindən çıxarılmışdır.

12. *Ambrosia* böcəklərinin (Coleoptera, Platypodine) simbiotları olan və *Ophiostoma* cinsi daxilində monofletik qrup təşkil edən *Raffaelea* cinsinə aid göbələklər tədqiq edilmiş, Laureaceae fəsiləsindən olan bitkilərdə quruma törədən *R. lauricola* növünün Asiya mənşəli olması hipotezi irəli sürülmüşdür.
13. Elm üçün 8 yeni növ təsvir edilmişdir: *Ophiostoma fusiforme* Aghayeva & M.J.Wing., *O. lunatum* Aghayeva & M.J.Wing., *O. dentifindum* Aghayeva & M.J.Wing., *Raffaelea lauricola* T.C. Harr., Fraedrich & Aghayeva, *Raffaelea subalba* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *Raffaelea ellipticospora* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *Raffaelea fusca* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *Raffaelea subfusca* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich.
14. Yeni növlərin və xəstəlik törədicilərinin herbariləri ABŞ-ın Milli Göbələk kolleksiyasına (BPI), Cənubi Afrikanın Milli Göbələk kolleksiyasına (PREM), kulturaları Göbələk biomüxtəlifliyi mərkəzinə (CBS) və DNT nukleotid ardıcılıqları GenBanka (NCBI) deposit edilmişdir.

Dissertasiya mövzusu üzrə dərc olunmuş elmi işlərin siyahısı

1. Aghayeva D.N. A short report on the *Melanconiales* in Azerbaijan / XVI International Botanical Congress. St. Louis, USA, 1999, p.95
2. Aghayeva D.N. Fungal diversity of some species of Talish in Azerbaijan / Second Balkan Botanical Congress. Istanbul, Turkey, 2000, p. 21
3. Aghayeva D.N. The biology of the fungal agents of the vascular mycosis of oak and chestnut / 2nd International plant Protection Symposium Debresen, Hungary, 2000. p. 81
4. Axundov T., Ağayeva D. Talişın bəzi reliktd ağac və kol cinslərinin mikoflorasına dair // Azərbaycan EA xəbərləri. Biologiya elmləri seriyası, Bakı, 2000. № 1-3. s. 3-7
5. Aghayeva D.N. Mycobiota of *Castanea sativa* Mill. in Azerbaijan / COST G4 MCR Final Meeting. Ticino, Switzerland, 2001, p. 79
6. Aghayeva D.N. Mycobiota of *Castanea sativa* Mill. in Azerbaijan // Forest, Snow, Landscape Research, 2001. v.76, №3, p. 405-408
7. Aghayeva D.N., deBeer Z.W. and Wingfield M.J. *Ophiostoma* spp. from hardwood hosts in Azerbaijan / VIII International Congress of Plant Pathology (ICPP), Christchurch, New Zealand, 2003. p.159:11.34
8. Aghayeva D.N., deBeer Z.W. and Wingfield M.J. Two new *Ophiostoma* species with *Sporothrix* anamorphs from Austria and Azerbaijan / IV congress of the Southern African Society for Systematic Biology (SASSB IV), Pretoria, SA, 2003. p. 11

9. Aghayeva D.N., deBeer Z.W. Wingfield M.J., Wingfield B.D. Morphology and multigene sequence comparisons of species in the *Ophiostoma quercus* complex // 42nd congress of the Southern African Society of Plant Pathology. Vinterton, SA, 2004. p.33
10. Aghayeva, D.N., Wingfield, M. J., De Beer, Z. W., Kirisits, T. Two new *Ophiostoma* species with *Sporothrix* anamorphs from Austria and Azerbaijan // Mycologia, 2004, v.96, №4, p. 866-877.
11. Aghayeva, D.N., Wingfield, M. J., Kirisits, T., Wingfield B.D. A new *Ophiostoma* species from oak in Europe / XVII International Botanical Congress. Vienna, Austria, 2005. p. 378
12. Sadikhov A., Aghayeva D.N. The genus *Lepiota* in Azerbaijan / XVII International Botanical Congress. Vienna, Austria, 2005. p. 392
13. Aghayeva, D.N., Wingfield, M. J., Kirisits, T., Wingfield, B. D. *Ophiostoma dentifundum* sp. nov. from oak in Europe, characterized using molecular phylogenetic data and morphology // Mycol. Res., 2005. v.109, № 10, p. 1127-1136
14. Aghayeva, D.N., Harrington T.C. Identification of fungal associates of some deciduous tree species in Azerbaijan / 8th International Mycological Congress. Cairns, Australia, 2006. PS5-485-0031, p 346
15. Ağayeva D.N. Azərbaycanca bəzi meşə ağac cinslərinin göbələk assosiasiyaları // Azərbaycan MEA Botanika institutunun elmi əsərləri, c. XXVI. Bakı: Elm, 2006, c. 26, s. 9-11
16. Ağayeva D.N. Ofiostomatoid göbəklərin sistematik öyrənilməsi // Azərbaycan MEA xəbərləri. Biologiya elmləri seriyası, 2006. № 5-6, p. 70-81
17. Ağayeva D.N., Əli-zadə V.M., Şükürov E.S., Fərzəliyev V.S. Azərbaycanca bəzi ağac cinslərinin təhlükəli xəstəliklərinin səbəblərinin tədqiqi / “Akademik Həsən Əliyev və Azərbaycanda ekologiya elmi” mövzusunda elmi-praktiki konfransın tezisləri. Bakı, 2007. s. 227-229
18. Ağayeva D.N. Azərbaycan üçün yeni göbələk növləri // Azərbaycan MEA Mikrobiologiya İnstitutunun elmi əsərləri, c. V. Bakı: Elm, 2007. c. v. 5, s.161-164
19. Ağayeva D.N. *Armillaria mellea* sensu stricto qarışıq palıd meşələrində. Azərbaycan MEA Botanika İnstitutunun elmi əsərləri. Bakı: Elm, 2007. c.XXVII, s. 121-124
20. Ağayeva D.N. Azərbaycanda yayılmış bəzi meşə ağac növlərinin patogen göbələk assosiasiyaları // Azərbaycan MEA Məruzələri, 2008. c. LXIV, № 2, s. 111-114
21. Ağayeva D.N., Sadıqov A.S. Böyük Qafqaz və Talışın bəzi bölgələrindən 2006-2007-ci illərdə toplanılmış ksilotrof makromisetlər // Azərbaycan

- MEA Mikrobiologiya İnstitutunun elmi əsərləri, c.VI. Bakı: Elm, 2008. s. 153-159.
22. Aghayeva D.N., Harrington T.C. First report of *Cryphonectria parasitica* on chestnut (*Castanea sativa*) in Azerbaijan // J. of Plant Pathology, 2008. № 57, p. 383.
 23. Harrington T.C., Fraedrich S.W., Aghayeva D.N. *Raffaelea lauricola*, a new ambrosia beetle symbiont and pathogen on the *Lauraceae* // Mycotaxon, 2008, №104. p. 399-404.
 24. Aghayeva D.N., T.C.Harrington. First report of *Armillaria mellea* on *Quercus* spp. in Azerbaijan // J. of Plant Pathology, 2008, v. 90 (2, Supplement). p. 2.209 : 37.2
 25. Ağayeva D.N., Sadiqov A.S. Böyük Qafqaz və Talışdan toplanılmış müxtəlif ekoloji qruplara aid makromisetlər // Azərbaycan MEA Botanika İnstitutunun əsərləri, Bakı: Elm, 2009, c.XXIX, s.176-183
 26. Ağayeva D.N. *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier Azərbaycanda qarağacın holland xəstəliyinin yeni törədicisidir // Azərbaycan MEA xəbərləri. Biologiya elmləri seriyası, 2009, c. 64, № 1-2, s.39-43
 27. Агаева Д.Н. *Cryphonectria parasitica* (Murill) М.Е. Barr в Азербайджане / Актуальные проблемы альгологии, микологии и гидробиологии. Материалы международной научной конференции, Ташкент, Узбекистан, 2009, с. 43-45
 28. Агаева Д.Н. *Cryphonectria parasitica* (Murill) М.Е. Barr в Азербайджане // Труды института микробиологии НАН Азербайджана, т.VII. Баку: Элм, 2009, с. 15-23
 29. Агаева Д.Н. Патогенная микобиота лесных экосистем / Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов. Матер. Межд. науч-прак. конф. и X зоологической конф. Минск: Мэджик, Ч. 1, 2009, с. 10-13
 30. Grobbelaar J., Aghaeva D.N. de Beer W., Bloomer P. Wingfield M.J., Wingfield B.D. Delimitation of *Ophiostoma quercus* and its synonyms using multiple gene phylogenies // Mycol. Progress, 2009. v.8, № 3, p. 221-236
 31. Ağayeva D.N. Azərbaycan üçün *Ophiostoma* cinsinə aid yeni göbələk növü // Azərbaycan MEA Məruzələri, 2010. c.LXVI. №6, s. 66-74
 32. Aghayeva D.N., Sadiqov A.S. Mushrooms in the forests of the Great Caucasus within Azerbaijan territory. / 8th International Mycological Congress. Edinburg, UK, 2010, p1.112
 33. Harrington T.C., Aghayeva D.N. Fraedrick S.W. New combinations in *Raffaelea*, *Ambrosiella*, *Hyalorhinocladiella* and four new species from

- the redbay ambrosia beetle, *Xyleborus glabratus* // Mycotaxon, 2010, v.111. p. 337-361
34. Ağayeva D.N., İbrahimova S. Şabalıd xərçənginin yayılmasının kosmik texnologiya və CMS tətbiqi ilə öyrənilməsi // Azərbaycan MEA Botanika İnstitutunun əsərləri, c.XXX. Bakı: Təhsil, EİM, 2010, s. 133-140
 35. Aghayeva D.N. Fungi associated with *Pinus eldarica* in Azerbaijan // Transaction of the Institute of Microbiology of Azerbaijan NAS. v.VIII. Bakı: Elm, 2010, p. 151-155
 36. Aghayeva, D.N., Harrington T.C. Fungi associated with *Pinus eldarica* in Azerbaijan / Congress "BioSystematics, Berlin 2011", Berlin, Germany, 2011. p 34
 37. Harrington T.C., Lu S.S., Hideaki G., Aghayeva D.N., Fraedrich S.W. Isolation of *Raffaelea lauricola* and other symbionts from the redbay ambrosia beetle, *Xyleborus glabratus*, in Taiwan and Japan // Mycologia, 2011. v.103, № 5, p.1028-1036
 38. Ağayeva D.N. Azərbaycanda meşə əmələ gətirən ağac cinslərinin mikromisetləri // Azərbaycan MEA Mikrobiologiya İnstitutunun elmi əsərləri, Bakı: Elm, 2011, c. 9, № 2, s. 147-152
 39. Ağayeva D.N. Mikologiyada tətbiq edilən ənənəvi və müasir metodlar. Bakı: Elm, 2011. 207 s.
 40. Ağayeva D.N. Azərbaycanca enliyarpaqlı və iynəyarpaqlı ağaclarda aşkar edilmiş *Ophiostoma* cinsinə aid göbələk növləri // Azərb. MEA Botanika İnstitutunun elmi əsərləri, Bakı: Elm, c.XXXI, 2011. s. 195-200

Грибы лесообразующих пород, таксономия и филогения фитопатогенных видов

Д.Н. Агаева
РЕЗЮМЕ

С применением как классических методов идентификации видов, так и современных методов молекулярной биологии освещена проблема таксономии и филогении патогенных видов грибов. Были изучены микро- и макромицеты лесообразующих древесных пород Азербайджана. В общей сложности выявлен 251 вид грибов. Микромицеты представлены всего 142 видами, макромицеты - 109 видами. Восемь видов микромицетов (*Cryphonectria parasitica*, *Ophiostoma fusiforme*, *O. novo-ulmi*, *O. ips*, *O. nigrocarpum*, *O. piceae*, *Phomopsis columnaris*, *Sphaeropsis sapinea*) и 4 вида макромицетов (*Pleurotellus chioneus*, *Pluteus romellii*, *Geastrum lageniforme*, *Conocybe rickeniana*) являются новыми для Азербайджана.

При оценке болезней древесных пород был проведен анализ патогенных и потенциально-патогенных грибов. Обнаружены два новых для Азербайджана патогена: *Cryphonectria parasitica* и *Ophiostoma novo-ulmi*. *C. parasitica* широко известна как патоген каштана (*Castanea sativa*). Будучи возбудителем рака каштана гриб впервые обнаружен нами в Азербайджане и идентифицирован как на основании морфологических признаков, так и на основе анализа рДНК последовательностей (ген 5.8 S и транскрибируемый спейсер – ITS1/ ITS2). Для подтверждения того, что гриб является возбудителем заболевания, был поставлен тест на патогенность. Установлено также, что в настоящее время Азербайджан является последним рубежом в Европе в распространении болезни на восток.

Чистые культуры возбудителя голландской болезни вяза выделены нами в Азербайджане у деревьев *Ulmus minor*, проявляющих типичные симптомы заболевания; культуры были исследованы как морфологически, так и на основе анализа нуклеотидных последовательностей рДНК (ITS1/2 и ген 5.8S). Возбудитель заболевания идентифицирован как *Ophiostoma novo-ulmi*.

Принимая во внимание трудность определения грибов из рода *Armillaria*, нами был проведен молекулярно-филогенетический анализ последовательностей рДНК (ITS1/5.8S/ITS2 и IGS) у образцов, собранных с гниющих корней деревьев дуба (*Quercus longipes*, *Q. castaneifolia*), каштана (*Castanea sativa*) и ореха (*Juglans regia*), который позволил уточнить идентификацию вида и подтвердил наличие *Armillaria mellea* subsp. *mellea* впервые в Азербайджане.

В последние годы являющаяся эндемом Азербайджана сосна «эльдарская» (*Pinus brutia* subsp. *eldarica*) проявляет в лесопосадках признаки резкого усыхания. На больных деревьях нами впервые был идентифицирован гриб *Ophiostoma ips* и находящиеся с ним в ассоциации насекомые-векторы (Coleoptera: Scolytidae) *Orthotomicus erosus* и *Hylurgus ligniperda*. Выдвинуто предположение, что и гриб и его векторы-жуки были интродуцированы в Азербайджан в последние годы.

Объектом нашего исследования были также грибы из рода *Ophiostoma* с анаморфами из рода *Sporothrix*, являющиеся возбудителями пятнистости древесины. В данном исследовании культуры *Ophiostoma* частично похожие на *O. stenoceras* и *O. nigrocarpum*, собранные в Азербайджане и в европейских странах, сравнивали с культурами известных видов распространенных по всему свету и оценивали, основываясь на последовательностях рДНК (ITS1/5.8S/ITS2 и β -тубулин ген). Морфологические характеристики, рост в культуре, форма полового воспроизведения, так же как сравнение нуклеотидных последовательностей для двух участков генов дали нам возможность показать, что культуры из Азербайджана, Австрии, Польши и Венгрии представляют собой 3 новых таксона (*Ophiostoma fusiforme*, *O. lunatum*, *O. dentifundum*). Интересным результатом этого исследования является то, что вид *O. stenoceras* представляет собой гетерогенный комплекс состоящий из нескольких видов, а также то, что было опровергнуто выдвинутое ранее предположение о близости, описанного Р. Давидсоном вида *O. nigrocarpum* и *O. stenoceras*. Изучены также культуры вида *Sporothrix inflata* и при сравнении последовательностей двух участков гена (ITS и BT) обнаружены важнейшие различия, показано развитие данного вида по четырем независимым эволюционным линиям.

На основе морфологического и многофакторного филогенетического анализа с привлечением ДНК последовательностей четырех фрагментов гена (ITS, BT, гистон ген и элонгационный фактор трансляции) были исследованы культуры вида из Азербайджана и различных стран мира, предварительно трактовавшиеся как *O. quercus*. В результате виды *O. fagi*, *O. roboris* были приняты как достоверные синонимы *O. quercus*. Виды *O. catonianum* и *O. valachicum* установлены как независимые от группы видов *O. quercus*. Кроме того была выдвинута гипотеза о значительной близости вида *O. valachicum* к комплексу видов *O. stenoceras*, нежели к *O. quercus*. Принимая во внимание отсутствие материалов, подтверждающих достоверность вида и латинского описания его, вид *O. kubanicum* был признан «*nomen invalidum*» и был изъят из синонимии вида *O. quercus*.

Изучены также циклогексимид толерантные грибы, симбионты жуков амброзия, относящиеся к монофилетической группе рода *Raffaelea* в пределах рода *Ophiostoma*. На основе изучения морфологии представлено 5 новых для науки видов рода *Raffaelea*: *R. lauricola*, *R. subalba*, *R. ellipticospora*, *R. fusca*, *R. subfusca*. Выдвинута гипотеза об азиатском происхождении возбудителя лаурел усыхания.

Таким образом описано 8 новых для науки видов. Культуры новых видов и культуры патогенов депонированы в CBS, а ДНК последовательности в ГенБанк.

Fungi associated with forest trees, taxonomy and phylogeny of pathogenic species

D.N. Aghayeva

SUMMARY

The purpose of the presented work is the study of the fungi associated with forest tree species and beetles by use of morphological and molecular techniques in order to elucidate problems of taxonomy and infer the phylogeny of the pathogenic species. Micromycetes and macromycetes of the main forest tree species in Azerbaijan have been identified, 142 micro- and 109 macromycetes have been revealed. Of those, *Cryphonectria parasitica*, *Ophiostoma fusiforme*, *O. novo-ulmi*, *O. ips*, *O. nigrocarpum*, *O. piceae*, *Phomopsis columnaris*, *Sphaeropsis sapinea* and four species of macromycetes - *Geastrum lageniforme*, *Conocybe rickeniana*, *Pleurotellus chioneus*, *Pluteus romelli*, represent new records for Azerbaijan.

To assess the potential impact of diseases to forest trees in Azerbaijan, the presence of pathogenic fungi was investigated. Two new pathogens, *Cryphonectria parasitica* and *Ophiostoma novo-ulmi* were found for the first time for Azerbaijan. These species were identified based on morphology and nucleotide sequences of rDNA (ITS1/5.8S/ITS2) and pathogenicity of the fungi was tested. Root rot fungi on hardwoods were found, and *Armillaria mellea* subsp. *mellea* was identified based on sequences of rDNA (IGS and ITS regions). This is a new record for Azerbaijan. *Ophiostoma ips* and its insect vectors (Coleoptera: Scolytidae: *Orthotomicus erosus* and *Hylurgus ligniperda*) were recorded for the first time in Azerbaijan. It was concluded that fungus was recently introduced to Azerbaijan with its bark beetle associates.

Ophiostoma spp. with *Sporothrix* anamorphs and resembling *O. stenoceras* and *O. nigrocarpum* were collected in Azerbaijan and compared

with isolates of known species worldwide. These isolates were characterized based on sequences of the ITS1/5.8S/ITS2 regions of rDNA and partial sequences of the gene β -tubulin. Morphological characteristics as well as DNA sequence comparisons for the two gene regions enabled us to show that the isolates from Azerbaijan, Austria, Poland and Hungary represent three new taxa: *Ophiostoma fusiforme* Aghayeva & M.J. Wing., *O. lunatum* Aghayeva & M.J. Wing., and *O. dentifundum* Aghayeva & M.J. Wing. Morphology, growth in culture, and sexual reproductive mode were also considered. It was found that *O. stenoceras* consists of a complex of several species, and *O. nigrocarpum* is more distantly related to *O. stenoceras* and *S. schenckii* than previously realized. Also *Sporothrix inflata* isolates closely related to *O. dentifundum* were found to represent four independent evolutionary lineages.

Based on the study of isolates tentatively treated as *O. quercus*, collected from Azerbaijan and various countries of world, the species boundaries for taxa in the *O.piceae-O.quercus* complex were reconsidered by using micromorphology together with phylogenetic analyses of DNA sequences for four gene regions (ITS1/5.8S/ITS2, BT2, TEF-1 α , HIS). *Ophiostoma quercus* sensu stricto has been delimited and the statuses of those species have in the past been listed as synonyms clarified. It was concluded that *O. fagi* and *O. roboris* are valid synonyms of *O. quercus*. In contrast, *O. cationianum* and *O. valachicum* are considered as distinct taxa. The species name *O. kubanicum* was not validly published, and it should not be treated as a synonym of *O. quercus*.

The cycloheximide-tolerant symbionts of ambrosia beetles reside in a monophyletic clade of the genus *Raffaelea* within the genus *Ophiostoma*. Five species belonging to the genus *Raffaelea* were identified from the ambrosia beetle *Xyleborus glabratus*. *Raffaelea lauricola* T.C. Harr., Fraedrich & Aghayeva, *Raffaelea subalba* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *Raffaelea ellipticospora* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *Raffaelea fusca* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich, *Raffaelea subfusca* T.C. Harr., Aghayeva & Fraedrich were described as new. The Asian origin of *R. lauricola*, the cause of the vascular wilt disease was hypothesized and supported by analyses of isolates of this species from Taiwan and Japan.

Thus 8 new species were described. Cultures of new species and pathogenes were deposited in CBS, and DNA sequences in GenBank.

На правах рукописи

АГАЕВА ДИЛЬЗАРА НАДИР ГЫЗЫ

**ГРИБЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД, ТАКСОНОМИЯ И
ФИЛОГЕНИЯ ФИТОПАТОГЕННЫХ ВИДОВ**

2430.01 – Микология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Б А К У – 2013