

Е. Н. Громозова, М. А. Фомина, И. С. Блажчук,
В. С. Подгорский, Е. Д. Загреба, М. К. Грубе

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МИЦЕЛИАЛЬНЫХ СТРУКТУР *TRIELAVIA TERRESTRIS* В УСЛОВИЯХ ПЕРИОДИЧЕСКОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Сравнительный анализ макромолекулярного состава различных мицелиальных форм роста *Th. terrestris* в условиях глубинного культивирования проводили с помощью метода ИК-спектроскопии. Выявленные различия между формами в содержании белка, нуклеиновых кислот, углеводов, липидов и экзометаболитов свидетельствуют о том, что в метаболизме пеллетов преобладают катаболические процессы относительно роста грибов в диффузной форме. Рост грибов в виде мелких пеллетов («крупы») занимает по ряду показателей промежуточное положение между пеллетами и диффузной формой.

Введение. Для мицелиальных грибов характерны гифальное строение и апикальный рост и, вследствие этого, качественная неоднородность и дифференциация клеток. Растущий конец гифы богаче цитоплазмой, лишен ядер, содержит много митохондрий, отличается повышенным содержанием РНК, белка, отдельных ферментов. В клетках преапикальной зоны находится большое количество вакуолей, в которых сосредоточены резервные субстраты и ферменты. Каждая клетка гифы способна к прорастанию и образованию новой гифы и системы гиф, т. е. мицелия [1].

В условиях погруженной культуры рост мицелиальных грибов характеризуется двумя основными морфологическими формами [2, 3].

Во-первых, это гомогенный диффузный или гифальный рост, при котором мицелий равномерно распределяется в пространстве так, что все индивидуальные гифы окружены средой.

Во-вторых, это так называемые пеллеты, или шарики, представляющие собой более или менее специфическое скопление биомассы, в котором гифы довольно плотно соприкасаются друг с другом [4, 5]. Для пеллетов отмечены высокая степень ветвления и ригидности мицелия и низкая скорость фрагментации [6]. Структура пеллетов значительно варьирует от рыхлых, неправильной формы, до компактных и сферических. Кроме того, наблюдаются гладкие, полые пеллеты, у которых центр в результате автолиза полый, а внешняя поверхность компактная и гладкая. Показано, что формирование и структура пеллетов в большой степени зависит от таких условий культивирования, как скорость перемешивания, рН среды, концентрация инокулюма, скорость роста, состав питательной среды, различные полимерные добавки и поверхностно-активные вещества [7].

Ранее на примере *Th. terrestris* нами было установлено, что, регулируя рН среды и концентрацию инокулюма, можно получать как указанные формы, так и промежуточную, в виде мелких плотных крупинок, именуемую нами «крупы» [8—12]. По своим физиологическим характеристикам эта форма соответствует пеллетной. Условия окружающей среды, индуцирующие рост в той или иной форме, еще недостаточно изучены и объяснены [2, 13]. Как осуществляется этот выбор и какова биологическая целесообразность существования подобных

© Е. Н. ГРОМОЗОВА, М. А. ФОМИНА, И. С. БЛАЖЧУК, В. С. ПОДГОРСКИЙ,
Е. Д. ЗАГРЕБА, М. К. ГРУБЕ, 1995

структур в данных условиях — этот вопрос интересен как с научной, так и практической точек зрения.

В настоящей работе с помощью метода ИК-спектроскопии изучали макромолекулярный состав мицелия различных морфологических форм *Th. terrestris* в условиях длительного периодического культивирования.

Материалы и методы. Объектом исследования были выбраны термофильные аскомицеты *Th. terrestris* 26 260 (Т — 37 °С). Материал культивировали на среде Чапека, используя круговые качалки ($n = 160$ об/мин). Диффузную и пеллетную формы получали, выращивая гриб при различных значениях спорового инокулюма (10^7 и 10^5 спор/мл, рН среды 4,0 и 7,0 соответственно). Содержание биомассы определяли весовым методом. Кислотность культуральной среды регистрировали потенциометрически [14]. Качественные реакции на наличие летучих кислот проводили в отгоне культуральной среды [15].

Макромолекулярный состав биомассы анализировали ИК-спектрофотометрическим методом. Микробную биомассу грибов для ИК-спектрального анализа отделяли центрифугированием от культуральной среды и дважды промывали дистиллированной водой при 4 °С. Отмытую биомассу лиофилизировали, перемешивали и перемалывали с КВг, далее по стандартным методикам прессовали таблетки для снятия спектров [16]. Центрифугаты культуральной среды для ИК-спектрального анализа брали в количестве 0,1 мл. К исследуемым растворам добавляли по 1 мл 2 %-го раствора КВг, затем полученные смеси замораживали и высушивали лиофильно. Высушенные образцы перемалывали с дополнительным количеством КВг. Спектры снимали на спектрофотометре UR-20 (ГДР), щелевая программа — 4, скорость регистрации — 160 см⁻¹/мин. Макромолекулярный состав биомассы определяли с помощью метода базисных линий с точностью порядка 5 %. Результаты количественного анализа отдельных компонентов даны в процентах относительно абсолютно сухой биомассы.

Результаты и обсуждение. Проведенное нами ранее исследование процесса развития спорового инокулюма *Th. terrestris* на среде с глюкозой при концентрации конидий 10^7 в 1 мл и значении рН среды, благоприятном для диффузной формы, показало, что рост грибов является двухфазным [17]. Кривая роста состоит из первой лаг-фазы длительностью 15 ч, первой фазы экспоненциального роста (15 ч), второй короткой лаг-фазы (4 ч), второй фазы экспоненциального роста (4 ч) и стационарной фазы периодического развития. Первая фаза экспоненциального роста связана с интенсивным прорастанием конидий и формированием гиф. После 12 ч культивирования *Th. terrestris* наблюдается образование ростовых трубок, после 17 ч — ветвление гиф, после 20 ч — формирование септ.

Вторая лаг-фаза, вероятно, зависит от процессов дальнейшей дифференциации мицелия [18, 19]. Вторая фаза экспоненциального роста соответствует развитию сформировавшихся мицелиальных структур *Th. terrestris* и характеризуется интенсивным потреблением экзогенного субстрата — глюкозы. Сформировавшиеся мицелиальные структуры в случае диффузного мицелия представляют собой индивидуальные гифы, равномерно распределенные в среде и образующие гомогенные волокнистые структуры.

При рН 5,0 наблюдается рост переходной к пеллетам формы в виде мелких агломератов, обозначаемых нами как «крупы» [11]. Рост «крупы» происходит значительно медленнее, чем диффузного мицелия, но гораздо быстрее, чем пеллетов (табл. 1—3). Отметим, что данная форма в изученный нами период времени (210 ч) не достигла стационарной фазы развития, а продолжала свой рост. Мицелиальные структуры этой формы представляют собой мелкие агломераты диаметром менее 1 мм.

В результате исследований процесса развития спорового инокулюма *Th. terrestris* (10^7 конидий в 1 мл на среде с глюкозой при значе-

нии pH, благоприятном для образования пеллетов) установлено, что рост микромицетов в этих условиях, как и в случае диффузного роста, является двухфазным. Длительность первой лаг-фазы кривой роста составляет 25, первой фазы экспоненциального роста — 5, второй короткой лаг-фазы не более 1, второй экспоненциальной фазы — 10 ч. Стационарная фаза наступает через 60 ч после начала культивирования.

В первой лаг-фазе происходит набухание конидий, которые в первой фазе экспоненциального роста интенсивно прорастают, образуя ростовые трубки, затем появляется частоветвящийся мицелий, формирующий пеллеты. В течение первой экспоненциальной фазы количество пеллетов постоянно возрастает. В течение второй лаг-фазы, второй экспоненциальной фазы и до стационарной фазы развития количество

Таблица 1

Показатели роста, кислотности среды и макромолекулярного состава мицелия *Th. terrestris*, выросшего в диффузной форме в условиях периодической культуры

Время, ч	pH	АСВ, г/л	Кислотность, %			Содержание компонентов, % АСВ			
			Минеральная	Органическая	Общая	Белок	НК	Липиды	Углеводы
21	3,37	0,80	0,003	0,111	0,114	44	14	6	30
40	2,19	2,70	0,064	0,130	0,194	—	—	—	—
64	1,96	4,89	0,123	0,131	0,254	33	7	13	46
88	1,90	5,43	0,130	0,117	0,247	30	7	14	48
160	2,01	4,68	0,137	0,109	0,246	—	—	—	—
208	1,97	3,90	0,137	0,126	0,263	26	4	9	51
257	1,95	3,98	0,124	0,118	0,242	25	4	8	54
328	1,97	4,00	0,144	0,126	0,270	23	4	6	61

Таблица 2

Показатели роста, кислотности среды и макромолекулярного состава мицелия *Th. terrestris*, выросшего в форме «крупы» в условиях периодической культуры

Время, ч	pH	АСВ, г/л	Кислотность, %			Содержание компонентов, % АСВ			
			Минеральная	Органическая	Общая	Белок	НК	Липиды	Углеводы
23	4,28	0,16	—	—	—	44	14	6	31
42	2,86	1,38	0,016	0,065	0,082	32	6	11	47
66	2,72	1,96	0,023	0,074	0,101	29	4	12	53
90	2,56	1,93	0,030	0,084	0,114	26	4	11	56
113	2,41	3,58	0,042	0,087	0,129	24	4	11	59
165	2,35	3,70	0,048	0,102	0,150	23	4	10	60
210	2,33	4,38	0,060	0,126	0,186	21	4	8	63

Таблица 3

Показатели роста, кислотности среды и макромолекулярного состава мицелия *Th. terrestris*, выросшего в форме пеллетов в условиях периодической культуры

Время, ч	pH	АСВ, г/л	Кислотность, %			Содержание компонентов, % АСВ			
			Минеральная	Органическая	Общая	Белок	НК	Липиды	Углеводы
20	5,4	0,17	—	—	0,061	45	14	5	29
47	3,8	0,58	—	—	0,066	40	7	8	34
64	3,3	0,90	0,011	0,073	0,074	34	7	10	46
88	3,0	1,43	0,008	0,085	0,093	29	6	10	52
111	3,0	1,37	0,007	0,085	0,092	28	5	10	54
163	2,9	1,39	0,014	0,098	0,112	22	3	8	64
208	2,7	1,50	0,020	0,124	0,144	16	3	9	71

шариков, сформировавшихся в первой экспоненциальной фазе, сохраняется постоянным, а изменяются лишь размеры индивидуальных пеллетов.

Сформировавшиеся мицелиальные структуры в случае пеллетной формы представляют собой шарообразные агломераты пушистой, рыхлой консистенции с плотным центром диаметром в среднем 2 мм и более.

Методом ИК-спектроскопии исследованы изменения макромолекулярного состава мицелия различных морфологических форм *Th. terrestris* в динамике развития периодических культур.

ИК-спектры поглощения биомассы мицелиальных грибов образуются в результате аддитивного сложения спектров всех цитохимических

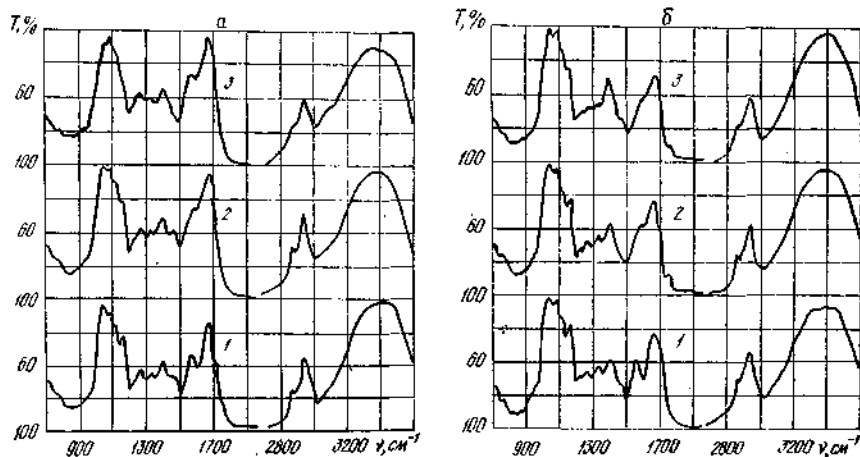


Рис. 1. ИК-спектры поглощения различных морфологических форм *Th. terrestris*, взятые в экспоненциальной (а) и стационарной (б) фазах роста: 1 — диффузный мицелий; 2 — кучка; 3 — пеллеты

ингредиентов клеток [20]. При этом, несмотря на сложную суперпозицию большого числа полос поглощения, в ИК-спектрах грибной биомассы можно выделить ряд областей, где на слабом диффузном фоне проявляются четко выраженные спектральные полосы, характерные для определенных классов веществ (рис. 1, а, б).

В ИК-спектрах мицелия *Th. terrestris* выделяются широкие сильные полосы поглощения с частотами 1660 и 1550 см^{-1} , обусловленные белками и соответствующие характеристическим колебаниям CONH-группы — амид I и амид II. В районе 1250 см^{-1} проявляется полоса поглощения, присущая валентным колебаниям фосфатных групп нуклеиновых кислот. В области частот 980—1200 см^{-1} наблюдается широкая интенсивная полоса поглощения, обусловленная углеводами. Данная полоса поглощения связана с валентными колебаниями СОС-групп в составе циклических структур. Липидные компоненты клеток выявляются дуплетом полос поглощения с частотами 2870 и 2930 см^{-1} — соответственно симметричные и асимметричные колебания СН в метиленовой группе [21, 22].

Аддитивный характер спектров поглощения и наличие характеристических полос поглощения для основных классов веществ позволяет проводить количественное определение этих компонентов в составе грибной биомассы [23, 24]. Установлено, что результаты, полученные методом ИК-спектроскопии, сопоставимы с таковыми, полученными химическими методами анализа. Расхождение их находится в пределах ошибок этих методов (<10 %).

Данные настоящей работы свидетельствуют о том, что состав биомассы всех исследованных нами морфологических форм в конце первой лаг-фазы роста практически одинаков. В клетках грибов содержит-

ся сравнительно большое количество белка — около 45 %, довольно высокий процент нуклеиновых кислот — 14, количество углеводов колеблется в пределах 30 %, а липидов — порядка 6 %. По мере роста и развития культур состав отдельных компонентов грибной биомассы значительно изменяется, причем эти изменения носят характерные особенности для каждой из изученных нами мицелиальных форм.

Содержание белка в процессе роста периодических культур грибов заметно падает до 23 % в стационарной фазе роста у диффузной формы и до 21 и 16 % соответственно — в клетках «крупы» и пеллетов.

При этом в зависимости от снижения количества белков в клетках наблюдается увеличение содержания компонентов аминокислотного пула, о чем свидетельствует возрастание пиковой интенсивности полосы поглощения в районе 1600 см^{-1} , характерной для свободных аминокислот. Необходимо подчеркнуть, что в диффузном мицелии повышенное количество аминокислот отмечается только в конце стационарной фазы роста, т. е. на 328-м ч развития культуры. В клетках «крупы» появление значительного количества свободных аминокислот наблюдается уже в логарифмической фазе роста — к 40 ч. Особенно быстро и интенсивно деструкция белков происходит в клетках пеллетов, наличие значительных количеств компонентов аминокислотного пула обнаруживается в мицелии пеллетов уже в начале логарифмической фазы роста — к 30 ч (рис. 1, а, б).

Содержание нуклеиновых кислот в мицелии грибов у всех исследованных нами морфологических форм *Th. terrestris* достигает максимальных значений (14 %) в период первой лаг-фазы, затем значительно падает в логарифмической фазе роста до 7 % и далее, в стационарной фазе роста, снижается до ~4 %. Существенных различий по содержанию нуклеиновых кислот в клетках изученных морфологических форм не выявлено.

Количество липидов возрастает в процессе роста в мицелии различных морфологических форм и достигает максимального значения в стационарной фазе.

По мере роста культур в клетках грибов *Th. terrestris* в значительных количествах накапливаются углеводы. При этом в клетках диффузного мицелия количество углеводов возрастает до 46 % в конце логарифмической фазы роста и затем постепенно увеличивается до 61 % в конце стационарной фазы роста. В мицелии «крупы» содержание углеводов достигает 47 % уже в начале логарифмической фазы роста (к 24-му ч) и в процессе роста культуры количество углеводов увеличивается до 63 %. Несмотря на то, что содержание углеводов в клетках пеллетов возрастает довольно медленно, пеллеты накапливают наибольшее количество углеводов — в конце стационарной фазы роста их содержание в клетках достигает 71 %.

Установлено, что в диффузной биомассе накопление углеводов в значительной степени происходит за счет гликогена. Об этом свидетельствует спектр поглощения в области частот $980\text{--}1200 \text{ см}^{-1}$, где на фоне широкой интенсивной полосы поглощения, связанной с валентными колебаниями СОС-групп, проявляется целый ряд характерных, четко выраженных пиков с частотами 1040, 1080 и 1160 см^{-1} , обусловленных гликогеном. Углеводы, образующиеся в клетках пеллетов, в основном относятся к глюкозам.

В динамике развития периодических культур *Th. terrestris* исследованы также ИК-спектры поглощения супернатантов культуральной среды (рис. 2). Ранее нами было показано, что ИК-спектрофотометрический анализ супернатантов культуральной среды позволяет контролировать потребление основных источников питания (обычно углевода и азота) и анализировать выделение в среду экзогенных продуктов обмена [25, 26]. В ИК-спектрах питательной среды глюкоза проявляется широкой и интенсивной полосой поглощения, обусловленной валентными колебаниями СОС-групп в составе циклических структур. Нитраты обнаруживаются по наличию узкой, интенсивной полосы по-

глощения с частотой 1390 см^{-1} , характерной для симметричных валентных колебаний NO_3 -группы. Значительная интенсивность вышеуказанных полос поглощения позволяет осуществлять количественное определение источников углерода и азота в процессе роста культуры грибов.

Обнаружено, что потребление глюкозы диффузной формой происходило очень интенсивно, и к 88 ч она полностью утилизировалась культурой.

Потребление глюкозы грибами, выросшими в форме «крупы», происходило менее интенсивно и соответственно более медленным был процесс роста этой культуры. К 210 ч глюкоза еще присутствовала в питательной среде и рост «крупы» продолжался.

Грибы, выросшие в форме пеллетов, глюкозу полностью не потребляли, несмотря на то, что рост культуры прекращался к 88 ч и она переходила в стационарную фазу развития.

Источник азота в виде NaNO_3 присутствовал в питательной среде в избытке и ни одной из изученных морфологических форм *Th. terrestris* полностью не потреблялся (рис. 2).

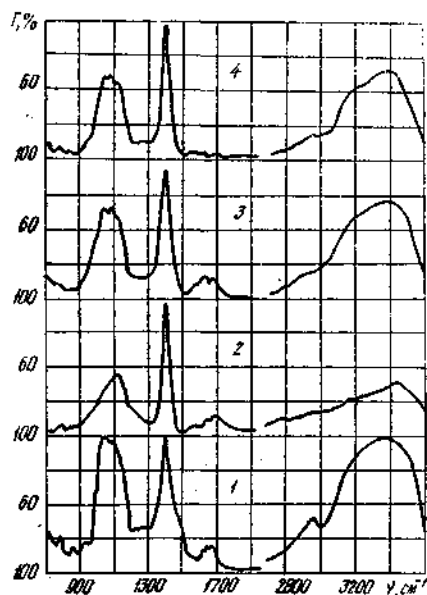


Рис. 2. ИК-спектры поглощения супернатантов культуральной среды, взятые в стационарной фазе роста различных морфологических форм мицелия *Th. terrestris*: 1 — исходная питательная среда; 2 — диффузный мицелий; 3 — «крупы»; 4 — пеллеты

В ходе роста и развития периодических культур грибов наблюдается существенное выделение органических кислот, что приводит к подкислению среды до pH 2,0—2,5. Хотя по абсолютным значениям выделение кислот более интенсивно осуществляется у диффузной формы (табл. 1), в пересчете на единицу биомассы наиболее продуктивна пеллетная форма. Установлено, что летучие кислоты всех изученных форм в основном представлены уксусной кислотой [27].

Таким образом, как показали наши исследования, функционирование различных морфологических форм гриба *Th. terrestris* в условиях длительного периодического культивирования имеет свои характерные особенности.

Диффузная форма грибного мицелия растет экспоненциально до тех пор, пока углеродные субстраты не истощаются и не становятся фактором, ограничивающим рост. Эта форма отличается интенсивным потреблением углеродного субстрата, большим количеством гликогена в биомассе.

Появление повышенного количества свободных аминокислот в мицелии гиф наблюдается только в конце стационарной фазы роста, когда рост культуры лимитирован источником углерода.

Рост грибов в форме «крупы» занимает промежуточное положение не только в плане перехода от диффузной к пеллетной структуре, но и по ряду особенностей макромолекулярного состава биомассы. Как и у гиф (правда, в меньшем количестве), углеводы здесь представлены гликогеном, однако низкая скорость потребления углеродного субстрата и наличие в клетках «крупы» значительного количества свободных аминокислот обуславливают ее сходство с пеллетной формой.

В мицелии пеллетов содержание белков довольно низкое, и уже в экспоненциальной фазе роста в клетках обнаруживается значитель-

ное количество свободных аминокислот. Углеводы пеллетов в основном представлены глюканами. Рост пеллетов прекращается, когда в среде в значительных количествах присутствуют источники углерода и азота.

Установлено, что на начальных этапах масса пеллетов увеличивается экспоненциально. После достижения критических размеров, равных четырем значениям ширины периферической зоны роста, экспоненциальный рост пеллетов, при котором все гифы являются активнорастущими, заканчивается. В дальнейшем пеллеты увеличивают свой диаметр с линейной скоростью, и их рост описывается законом кубического корня [4]. Фаза роста по закону кубического корня продолжается в течение 18 ч. В этот период значения кубических корней массы сухого мицелия увеличиваются линейно с постоянной валовой скоростью.

Вероятно, рост пеллетов отклоняется от экспоненциального закона из-за того, что с увеличением размеров затрудняется диффузия питательных элементов внутрь пеллета настолько, что становится невозможным поддержание роста всей биомассы. Радиус шарика достигает «критического значения», когда диффузия субстрата становится фактором, лимитирующим рост пеллета, т. е. когда концентрация субстрата в центре шарика достигает нуля. Перт [4] предположил, что для облигатных аэробов, вероятнее всего, лимитирующим фактором является кислород. Было установлено, что удельная скорость дыхания мицелиальных пеллетов *Aspergillus niger* значительно уменьшается с увеличением их размеров [28]. В определенных условиях периферические слои пеллета продолжают расти экспоненциально, но остальная биомасса, остановившая свой рост, может лизироваться, образуя в центре пеллета полость [4].

Проведенный нами ранее сравнительный анализ уравнений материального баланса роста различных мицелиальных структур *Th. terrestris* позволил установить, что при развитии гриба в виде пеллетов на одну молекулу глюкозы потребность в кислороде ниже, чем при диффузном росте [12, 27]. Рост в виде пеллетов отличается от диффузного более низким выходом биомассы, высоким образованием метаболитов и меньшим выходом продуктов полного окисления глюкозы: CO_2 и H_2O . Диффузный рост более экономичен с точки зрения синтеза биомассы, для него характерны низкие непродуктивные затраты, более высокий энергетический выход и более полное окисление углеводного субстрата.

Общей тенденцией для всех балансовых показателей является то, что в метаболизме пеллетов, очевидно, преобладают анаэробные процессы и неполное окисление. Об этом свидетельствуют и значения дыхательного коэффициента (ДК). Ранее нами было показано, что ДК при росте грибов в виде пеллетов выше, чем при диффузном росте, в этом случае значения ДК для обеих форм больше единицы [27]. Известно, что оптимальному аэробному биосинтезу соответствуют значения ДК меньше единицы. В условиях возрастания энергетического обмена при лимитировании и ингибировании конструктивного обмена ДК повышается до 1,0 [29].

Однако в случае перехода дыхания микроорганизмов на альтернативные пути окисления НАДН, о котором свидетельствует накопление продуктов неполного окисления (полиолов и органических кислот), ДК становится выше единицы [30]. Такой тип дыхания очень распространен у грибов, для которых типичны значения ДК от 1 до 4 [30, 31]. Следовательно, для роста *Th. terrestris* в условиях периодического культивирования на глюкозе в различных формах характерно сочетание окислительного фосфорилирования с прямым переносом электронов на кислород и альтернативные пути окисления, связанные с другими акцепторами электронов. Различия между исследованными мицелиальными структурами в значениях ДК свидетельствуют о преобладании в метаболизме пеллетов альтернативных анаэробных

процессов окисления по сравнению с диффузной формой роста *Th. terrestris*.

Таким образом, отличия в макромолекулярном составе биомассы различных мицелиальных структур подтверждают выявленные нами ранее физиологические особенности их роста.

*O. M. Громозова, М. О. Фомина, I. С. Блажчук,
В. С. Підгорський, Е. Д. Загреба, М. К. Грубе*

ОСОБЛИВОСТИ РОЗВИТКУ МИЦЕЛІАЛЬНИХ СТРУКТУР *THIELAVIA TERRESTRIS* В УМОВАХ ПЕРІОДИЧНОГО КУЛЬТИВУВАННЯ

Резюме

Порівняльний аналіз макромолекулярного складу різних мицеліальних форм росту *Th. terrestris* в умовах глибинного культивування проводили за допомогою методу ІЧ-спектрометрії. Виявлені відмінності між формами щодо вмісту білка, нуклеїнових кислот, вуглеводів, ліпідів та екзопродуктів свідчать про те, що в метаболізмі пелетів переважають катаболічні процеси порівняно з ростом грибів у дифузійній формі. Вирощування грибів у вигляді дрібних пелетів («крупки») займає з ряду показників проміжне положення між пелетами та дифузною формою.

*E. N. Gromosova, M. A. Fomina, I. S. Blazchuk,
V. S. Podgorsky, E. D. Zagreba, M. K. Grube*

DEVELOPMENT PECULIARITIES OF MYCELIAL STRUCTURES OF *THIELAVIA TERRESTRIS* UNDER BATCH CONDITIONS

Summary

Comparative study of macromolecular content of different mycelial growth forms of *Th. terrestris* under submerged conditions was carried out with method of IRS. Exposed differences between forms in the content of proteins, nucleic acids, carbohydrates, lipids and exometabolites are evidence of predominance of catabolism processes over anabolism in pellets' metabolism in comparison with growth of fungi in the diffuse form. The fungal growth in form of very small pellets («groats») for some parameters takes up the interim position between pellets and diffuse form.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Trinci A. P. J. The duplication cycle and branching in fungi // Fungal walls and hyphal growth.— Cambridge: Univ. press, 1979.— P. 319—358.
2. Metz B. From pulp to pellet // Ph. D. thesis.— Delf, 1976.
3. Trinci A. P. J. A kinetic study of the growth of *Aspergillus nidulans* and other fungi // J. Gen. Microbiol.— 1969.— 57, N 1.— P. 11—24.
4. Pirt S. J. A theory of the mode of growth of in the form of pellets in submerged culture // Proc. Roy. Soc.— 1966.— B. 166.— P. 369—373.
5. Yanagita T., Kogane F. Cytochemical and physiological differentiation of mould pellets // J. Gen. Microbiol.— 1963.— 9, N 2.— P. 179—187.
6. Righaletto R. C. The kinetic of mycelial growth // Fungal walls and hyphal growth.— Cambridge: Univ. press, 1977.— P. 385—402.
7. Metz B., Kossen N. W. F. The growth of mould in form of pellets // Biotechnol. and Bioeng.— 1977.— 19, N 6.— P. 781—799.
8. Громозова Е. Н., Садовский М. Г. Эволюционные механизмы адаптационных перестроек в морфологии некоторых грибов.— Красноярск: Ин-т физики СО АН СССР, 1988.— 32 с.
9. Громозова Е. Н., Блажчук И. С. Влияние некоторых факторов на характер роста *Thielavia* sp. в погруженной культуре // Микробиол. журн.— 1989.— 51, № 4.— С. 30—31.
10. Громозова Е. Н., Блажчук И. С., Галынина Н. И. Уровень АТФ в процессе развития различных мицелиальных структур *Thielavia terrestris* // Там же.— 1990.— 52, № 5.— С. 48—51.
11. Шемшур Т. И., Громозова Е. Н., Подгорский В. С. Влияние некоторых условий культивирования на характер роста актиномицетов в погруженной культуре // Там же.— 1989.— 51, № 3.— С. 30—34.
12. Gromosova E. N., Fomina M. A., Podgorsky V. S. et al. Growth efficiency of *Thielavia terrestris* mycelial structures // Acta Biotechnol.— 1991.— 11, N 4.— P. 325—329.

13. Whittaker A., Long P. A. Fungal pelleting // Process Biochem.—1973.—8, N 1.—P. 27—31.
14. Методы практической биохимии : Справочник / Под ред. Б. Уильямс, К. Уилсон.—М. : Мир, 1978.—268 с.
15. Ержаков А. И., Арасимович В. А., Ярош и др. Методы биохимического исследования растений.—Л. : Агропромиздат, 1987.—40 с.
16. Якобсон Ю. О., Загреба Е. Д. Использование методов инфракрасной спектроскопии для изучения образцов микробиологического происхождения // Биосинтез оксикислот и кетокислот микроорганизмами.—Рига : Зинатне, 1984.—С. 116—133.
17. Громова Е. Н., Фомина М. А., Блажчук И. С., Подгорский В. С. Физиологические особенности роста различных мицелиальных структур *Thielavia* sp. на среде с глюкозой // Микробиол. журн.—1989.—51, № 1.—С. 43—46.
18. Kier I., Allerman K., Floto F., Olsen J. Changes of exponential growth rates in submerged culture // Physiol. Plant.—1976.—38, N 1.—P. 6—12.
19. Novak M., Fenchil Z. Kinetic analysis of the relationship between batch and continuous cultivation of *Aspergillus niger* // Biotechnol. and Bioeng. Symp.—1973.—N 4.—P. 43—52.
20. Загреба Е. Д., Гиновска М. К., Якобсон Ю. О. Инфракрасный спектрофотометрический анализ базидиальных дереворазрушающих грибов // Всесоюз. конф. «Мицелиальные грибы»: Тез. докл.—Пуцзино, 1983.—С. 10—11.
21. Загреба Е. Д., Гиновска М. К., Якобсон Ю. О. Изучение биохимического состава микробной биомассы методом ИК-спектроскопии // Эксплуатация и усовершенствование ферментационных установок.—Рига : Зинатне, 1986.—С. 142—155.
22. Jakobson J. O., Zagreba J. D., Ginovska M. K. Control over processes of microorganism cultivation by IR-spectroscopy // 111 Eur. congr. of biotechnol.—Munchen, FRG, 1984.—Vol. 1.—P. 737—742.
23. Загреба Е. Д., Гиновска М. К., Савенков В. В., Якобсон Ю. О. ИК-спектрофотометрический контроль химического состава микробной биомассы // Применение спектроскопии в ближней ИК области для контроля качества продукции.—М. : Интерагротех, 1989.—С. 111—120.
24. Загреба Е. Д., Савенков В. В., Гиновска М. К. ИК-спектрофотометрический контроль химического состава микробной биомассы // Микробная конверсия.—Рига : Зинатне, 1990.—С. 139—147.
25. Загреба Е. Д., Заринь Н. В., Якобсон Ю. О. Сравнительное изучение процессов биосинтеза глутаминовой кислоты культурой *Corynebacterium glutamicum* 541-P методом ИК-спектроскопии // Селекция и культивирование продуцентов аминокислот и ферментов.—Там же.—1979.—С. 148—157.
26. Загреба Е. Д., Гиновска М. К., Якобсон Ю. О. Использование инфракрасной спектроскопии для изучения культуральной жидкости микроорганизмов // Изв. АН ЛатвССР.—1982.—№ 3.—С. 118—122.
27. Фомина М. А., Громова Е. Н., Подгорский В. С. Материальный баланс роста двух мицелиальных структур *Thielavia* sp. на среде с глюкозой // Микробиол. журн.—1990.—52, № 5.—С. 42—47.
28. Kobayashi H., Van Duten G., Moo-Young M. Oxygen transfer into mycelial pellets // Biotechnol. and Bioeng.—1979.—15, N 1.—P. 27—45.
29. Иванов В. Н., Стабникова Е. В. Стехиометрия и энергетика микробиологических процессов.—Киев : Наук. думка, 1987.—150 с.
30. Taber W. A., Taber R. A. Carbon nutrition and respiration of *Pisolithus tinctorius* // Trans. Brit. Mycol. Soc.—1987.—89, N 1.—P. 13—26.
31. Rickard P. A. D., Hogan C. B. J. Effect of on the activity and synthesis of fermentative and respiratory pathway of *Saccharomyces* sp. // Biotechnol. and Bioeng.—1978.—20, N 7.—P. 1105—1110.

Ин-т микробиологии и вирусологии
им. Д. К. Заболотного НАН Украины, Киев
Ин-т микробиологии Латв. АН, Рига

Получено 04.11.94