

М. А. ТЕР-КАРАПЕТЯН, Е. Н. МАКАРОВА

ОСОБЕННОСТИ АЭРОБНОЙ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДРОЖЖЕЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИСТОЧНИКОВ АЗОТА И ВИТАМИНОВ

Изучение влияния источников азотистого питания на процессы ассимиляции источников углерода и синтеза протоплазмы представляет большое теоретическое и практическое значение в области физиологии и биохимии дрожжевых организмов.

Известно, что подавляющее большинство дрожжевых организмов (в среде, сбалансированной, в отношении основных питательных веществ и микронутриентов) синтезирует весь набор аминокислот, необходимых для построения клеточных белков, за счет аммиачного азота [1].

Нитраты в качестве единственного источника азота усваиваются дрожжами в более редких случаях, чем аммоний, что привело к их успешному применению в таксономических исследованиях [2,3].

Органические источники азота, а именно аминокислоты, амиды, пептиды и т. п. служат в качестве кирпичиков для синтеза белка и роста клетки иногда в большей, а иногда в меньшей степени, чем аммонийные соли и другие неорганические источники азота [4—7]. Кроме того, установлено, что в ряде случаев аспарагин может заменять биотин в качестве стимулятора роста дрожжей [8]. Было высказано также мнение о том, что для синтеза максимального количества биомассы и белка дрожжевые организмы нуждаются в неорганической и органической формах азота в определенном соотношении [9].

В большинстве упомянутых исследований показателями для изучения роли различных азотистых соединений в качестве источников питания служили количественный рост и бродильная способность культуры, поэтому, огромный экспериментальный материал, накопленный до настоящего времени в этой области, не позволяет сделать исчерпывающих выводов о значимости отдельных источников азота для обеспечения множества функций живой клетки. В частности, недостаточно изучена взаимная роль неорганических и органических источников азота в распаде органических источников углерода и в усвоении их осколков, в синтезе аминокислот и белковых соединений, в степени синтеза биомассы на единицу усвоенного источника углерода (экономический коэффициент) и в направлении процессов синтеза важнейших компонентов клетки как ферменты, нуклеопротеиды, полисахариды и др. Особенно мало изучен вопрос о межвидовых и внутривидовых особенностях азотного метаболизма дрожжей с точки зрения усвояемости и питательной ценности различных неорганических и органических источников азота.

Разработке некоторых аспектов вышеизложенных явлений посвящена настоящая работа. Нами изучено, в основном, влияние аммония, нитрата, аспарагина в отдельности, а также смеси аммония с аспарагином на расщепление глюкозы, на синтез биомассы и на накопление общего азота в ней при размножении дрожжей в аэробных условиях. Опыты проведены в синтетической среде при наличии или отсутствии отдельных витаминов группы В, необходимых для нормального роста исследуемых культур.

Работа проводилась с некоторыми представителями дрожжей рода *Candida*, что дает возможность, хотя и частично, выявить особенности азотного метаболизма отдельных культур.

Методика исследования

Объектами исследования служили следующие виды дрожжей рода *Candida*, полученные из отдела типовых культур Института микробиологии АН СССР (проф. В. И. Кудрявцев), а именно: *C. utilis* № 106, *C. guilliermondii* № 71, *C. guilliermondii membranifaciens* № 72, *C. pulcherrima* № 95, *C. arborea* № 64, *C. chevalieri* № 66, *C. tropicalis* № ДН-3, а также *C. pelliculosa* № КЗ-10, полученный от канд. биол. наук Ш. А. Авакян (лаборатория биохимии АрмНИИЖВ). Наши предыдущие исследования показали, что из них *C. chevalieri* является ауксоавтотрофным, *C. utilis* нуждается в тиамине, а все остальные виды нуждаются в биотине [10].

Культуральная основная среда (О. С.) имеет следующий состав на 1 литр водопроводной воды: глюкоза—10 г., $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ —3,12, KH_2PO_4 —1,23 г, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ —0,625 г, NaCl —0,125 г, $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ —0,125 г. Все ингредиенты среды были тщательно очищены путем перекристаллизации.

Для изучения влияния витаминов О. С. дополнялась стерильными растворами разных членов комплекса В в расчете на 1 литр в гаммах [11]: биотин—8, тиамин—500, рибофлавин—250, никотиновая кислота—500, пиридоксин—500, пантотеновая кислота (Са—соль)—500, фолиевая кислота—2,5, инозит—2500, парааминобензойная кислота—250.

Посевной материал, взятый из музейной культуры на сусле агаре, выращивался в О. С. в течение 20—24 ч. на крутовой качалке (150—200 об/мин.), затем отделялся от культуральной жидкости центрифугированием, дважды промывался холодной дистиллированной водой и подвергался голоданию в дистиллированной воде в течение 20 ч. при непрерывном качании. Посевной материал вносился в виде суспензии в количестве 5—8 мг (абсол. сухого вещества) на 100 мл культуральной среды, налитой в 750 мл конические колбы, на каждый вариант.

Опытные партии колб инкубировались в течение 16—24 ч. в термокамере при оптимальной для каждой культуры температуре на качалке до расходования не менее 85—90% глюкозы исходной среды в вариантах с витаминами. Варианты без витаминов приостанавлива-

лись одновременно, хотя расщепление глюкозы не превышало в большинстве случаев 10% от исходного количества.

Полученные биомассы трехкратно промывались, а затем высушивались при 85°C до постоянного веса.

Результаты экспериментов оценивались следующими методами: расщепление глюкозы—микрометодом феррицианида, биомасса—путем взвешивания, экономический коэффициент синтеза биомассы—соотношением количества синтезированной биомассы к количеству расщепленной глюкозы, общий азот—микрометодом Кьельдаля.

Экспериментальные результаты

Аэробное расщепление глюкозы. Результаты по влиянию источников азота и витаминов на расщепление глюкозы приведены в табл. 1.

Таблица 1

Влияние источников азота и витаминов на аэробное расщепление глюкозы.

Исходные количества глюкозы 1000 ± 50 мг в 100 мл.

Количества расщепленной глюкозы в мг

Культуры		NH ₄ ⁺		NO ₃ ⁻		Аспарагин		Аспарагин + NH ₄	
		О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин
<i>C. utilis</i>	1	40	969	15	969	—	—	—	—
	2	30	981	50	965	54	981	54	982
	3	34	887	—	—	90	928	—	928
<i>C. guilliermondii</i>	1	50	962	26	26	70	961	—	—
	2	100	803	70	65	120	830	120	838
<i>C. guilliermondii membranifaciens</i>	1	46	847	190	190	74	851	74	853
	2	76	855	—	—	130	805	146	814
	3	44	960	114	114	124	963	150	963
<i>C. pulcherrima</i>	1	40	877	64	64	476	882	476	884
	2	70	834	46	46	660	846	665	846
	3	40	924	—	—	555	924	—	—
	4*	50	620	—	—	360	720	380	710
<i>C. arborea</i>	1	982	983	—	—	983	983	983	983
	2	1025	1034	1032	1032	1034	1034	—	—
	3	917	917	917	921	921	921	921	917
<i>C. chevallieri</i>	1	930	930	120	120	930	930	930	930
	2	999	998	136	136	998	998	998	998
<i>C. tropicalis</i>	1	36	861	2	2	280	871	280	871
	2	44	898	88	90	204	201	214	966
	3	46	828	96	100	266	841	280	841
<i>C. pelliculosa</i>	1	130	771	100	97	130	966	184	964
	2	110	553	84	84	200	939	270	941

* Опыт приостановлен в конце лаг. фазы.

Полученные данные показывают определенное влияние источников азота и витаминов группы В на аэробное расщепление глюкозы исследуемыми культурами дрожжей рода *Candida*.

Тиамин у *C. utilis*, биотин у *C. guilliermondii*, *C. guilliermondii membranifaciens*, *C. pulcherrima*, *C. tropicalis*, *C. pelliculosa* оказывают резкую стимуляцию интенсивности расщепления глюкозы при аэробном размножении упомянутых культур.

Положительное влияние витаминов на расщепление глюкозы замечается в присутствии аммиака и аспарагина как в отдельности, так и вместе. Исключение составляют только *C. arborea*, *C. chevalieri*, которые по показателю расщепления глюкозы в присутствии упомянутых источников азота ведут себя как ауксоавтотрофы.

Аспарагин определенно стимулирует расщепление глюкозы в присутствии витаминов у *C. pulcherrima*, *C. tropicalis*, частично заменяя биотин; у других культур он не оказывает заметного влияния на динамику расщепления глюкозы.

Из восьми исследуемых штаммов хорошо расщепляют глюкозу в присутствии нитрата *C. arborea* и *C. utilis*, слабо расщепляют *C. guilliermondii membranifaciens*, *C. chevalieri*, *C. tropicalis*, остальные — фактически не расщепляют ее. В среде с нитратом полностью расщепляют глюкозу *C. arborea* при отсутствии биотина, а *C. utilis* только в присутствии тиамина.

Синтез биомассы. Результаты по влиянию источников азота и витаминов на синтез биомассы приведены в табл. 2.

Таблица 2
Влияние источников азота и витаминов на синтез биомассы. Исходные количества глюкозы 1000 ± 50 мг в 100 мл; количество биомассы в мг.

Культуры	NH_4^+		NO_3^-		Аспарагин		Аспарагин + NH_4		
	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин	
<i>C. utilis</i>	1	8	379	3	347	—	—	—	—
	2	6	353	12	387	10	369	12	360
	3	7	334	—	—	18	366	—	370
<i>C. guilliermondii</i>	1	10	377	5	6	15	384	—	—
	2	20	307	13	13	25	324	26	333
<i>C. guilliermondii membranifaciens</i>	1	10	338	30	33	15	346	15	350
	2	14	341	53	60	25	311	30	319
	3	8	376	19	21	26	381	31	373
<i>C. pulcherrima</i>	1	12	316	13	12	158	350	149	350
	2	22	302	10	10	230	322	239	318
	3	12	299	—	—	204	329	—	—
	(*) 4	10	210	—	—	115	250	137	527
<i>C. arborea</i>	1	304	401	—	—	401	410	418	420
	2	328	424	353	364	440	448	—	—
	3	280	336	290	310	350	350	353	349
<i>C. chevalieri</i>	1	392	390	32	34	412	420	420	419
	2	366	362	31	34	368	380	30	382
<i>C. tropicalis</i>	1	7	344	—	—	100	350	108	360
	2	7	321	22	24	52	353	60	389
	3	8	315	23	25	52	336	56	328
<i>C. pelliculosa</i>	1	24	266	33	38	26	339	34	340
	2	22	216	20	18	40	374	54	477

* Опыт приостановлен в конце лог-фазы.

Полученные данные наглядно показывают влияние различных источников азота и витаминов группы В на количество синтезированной биомассы.

В среде с аммиаком при отсутствии витаминов *S. utilis*, *S. guilliermondii*, *S. guilliermondii membranifaciens*, *S. pulcherrima*, *S. tropicalis*, *S. pelliculosa* синтезируют лишь только ничтожные количества биомассы, что указывает на абсолютные потребности указанных культур в тиамине (*S. utilis*) или в биотине (для других штаммов). При этих же условиях *S. arborea* накапливает биомассу в пределах $75 \pm 7\%$ от максимально возможного количества, а *S. chevalieri* — в максимальной степени. Таким образом, из двух последних культур первая имеет относительную потребность в биотине, вторая — ауксоавтотрофна.

Тиамин у *S. utilis*, а биотин у всех других культур, кроме *S. chevalieri* и частично *S. arborea*, резко стимулируют синтез биомассы, доводя ее до максимальной степени накопления.

В основной среде аспарагин в качестве единственного источника азота стимулирует синтез биомассы в некоторой степени у *S. pulcherrima* *S. tropicalis* и до максимальной степени у *S. arborea*. Следовательно, в присутствии аспарагина *S. pulcherrima*, *S. tropicalis* имеют относительную потребность в биотине, а *S. arborea* ведет себя как ауксоавтотрофная культура. У всех других штаммов в отсутствии витаминов аспарагин не оказывает заметной стимуляции синтеза биомассы.

В смеси аспарагина с аммонием синтез биомассы происходит в такой же степени, как и в присутствии только одного аспарагина.

В основной среде с нитратом все культуры синтезируют весьма низкие количества биомассы, кроме *S. arborea*, которая накапливает биомассу в пределах около 80% максимально возможного количества.

В присутствии нитрата тиамин резко стимулирует синтез биомассы у *S. utilis*, но биотин не оказывает никакого стимулирующего действия на синтез биомассы у всех других культур.

Отношение синтезированной биомассы к расщепленной глюкозе. Результаты по влиянию источников азота и витаминов на отношение синтезированной биомассы к расщепленной глюкозе (экономический коэффициент) приведены в табл. 3.

В основной среде при усвоении аммиака экономический коэффициент колеблется в пределах 18—21% у *S. utilis*, *S. guilliermondii membranifaciens*, *S. tropicalis* и *S. pelliculosa*, в то время, как у *S. pulcherrima* он достигает 28—32%, у *S. arborea*—31—32, и у *S. chevalieri*—37—42%.

У большинства культур замена аммиака аспарагином или смесью аспарагин+аммиак не оказывает заметного влияния на экономический коэффициент, кроме некоторых, где наблюдается слабое повышение его. Например, у *S. pulcherrima* экономический коэффициент повышается до 32—37, у *S. arborea* до 38—43, у *S. tropicalis* до 20—36%, что еще раз указывает на биостимулирующее свойство аспарагина.

В среде с аммиаком тиамин у *S. utilis*, биотин у *S. guilliermon-*

Таблица 3

Влияние источников азота и витаминов на соотношение синтезированной биомассы к расщепленной глюкозе. Исходные количества глюкозы 1000 ± 50 мг в 100 мл. Данные в процентах

Культуры		NH_4^+		NO_3^-		Аспарагин		Аспарагин + NH_4	
		О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин
<i>C. utilis</i>	1	19	39	19	36	—	—	—	—
	2	20	36	24	40	19	38	22	38
	3	19	39	—	—	20	40	—	40
<i>C. guilliermondii</i>	1	20	39	19	19	22	40	—	—
	2	20	38	19	20	21	39	22	40
<i>C. guilliermondii membranifaciens</i>	1	21	40	16	17	20	41	20	41
	2	18	40	15	17	19	39	21	39
	3	19	39	16	18	21	40	21	39
<i>C. pulcherrima</i>	1	30	35	20	19	32	40	31	40
	2	32	36	21	22	35	38	36	36
	3	31	32	—	—	37	36	—	—
	4	28	34	—	—	32	35	36	36
<i>C. arborea</i>	1	31	41	—	—	41	42	43	43
	2	32	41	34	35	42	43	—	—
	3	31	37	32	34	38	38	38	38
<i>C. chevalieri</i>	1	42	42	27	28	44	45	45	45
	2	37	36	23	25	37	38	39	38
<i>C. tropicalis</i>	1	20	40	—	—	36	40	39	41
	2	16	36	28	27	20	39	28	40
	3	18	38	24	25	26	40	20	39
<i>C. pelliculosa</i>	1	19	35	20	20	20	35	19	35
	2	20	39	24	21	20	39	20	40

dii, *C. guilliermondii membranifaciens*, *C. tropicalis* и *C. pelliculosa*, резко повышают экономический коэффициент синтеза биомассы до пределов 40—41%. Влияние биотина на экономический коэффициент менее выражено у *C. pulcherrima*, где значение коэффициента достигает 32—36%, еще меньше у *C. arborea* (37—41%) и совершенно нет у *C. chevalieri*, являющегося ауксоавтотрофом.

В средах с аспарагином влияние витаминов заметно только в тех случаях, когда аспарагин не действует как биостимулятор, т. е. у *C. utilis*, *C. guilliermondii*, *C. guilliermondii membranifaciens*, *C. tropicalis* и *C. pelliculosa*.

В средах с нитратом экономический коэффициент низкий у большинства культур, а витамины не оказывают никаких сдвигов в сторону его повышения. Является исключением в этом отношении только нитратусвояющий *C. utilis*, у которого тиамин повышает выход биомассы от 19—24 до 36—40%. *C. arborea* довольно интенсивно расщепляет глюкозу и синтезирует биомассу в присутствии нитрата, но повышения экономического коэффициента под влиянием биотина не происходит.

Накопление общего азота в биомассе. Результаты по влиянию источников азота и витаминов на накопление общего азота в синтези-

рованной биомассе приведены в табл. 4, где изложены наиболее близкие к среднему значения. Отклонение от среднего значения не превышает $\pm 5\%$.

Таблица 5
Влияние источников азота и витаминов на накопление общего азота в биомассе.
В % от абсолютно сухой биомассы

Культуры	NH_4^+		NO_3^-		Аспарагин		Аспарагин + NH_4	
	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин	О. С.	О. С. + витамин
<i>C. utilis</i>	7,9	8,2	8,1	8,6	8,2	8,4	8,0	8,3
<i>C. guilliermondii</i> .	7,4	7,8	3,1	3,1	8,0	8,1	7,6	7,8
<i>C. guilliermondii</i> <i>membranifaciens</i>	7,5	7,8	3,5	3,5	7,8	7,7	7,7	7,6
<i>C. pulcherrima</i> .	10,1	10,3	5,7	5,7	10,3	10,3	9,4	9,5
<i>C. chevalieri</i> . .	8,3	8,2	2,4	2,4	8,1	8,1	8,4	8,4
<i>C. arborea</i>	7,2	7,1	8,0	8,0	8,7	8,5	8,5	8,6
<i>C. tropicalis</i> . . .	6,4	6,5	2,3	2,4	6,5	6,5	6,5	6,4
<i>C. pelliculosa</i> . .	6,5	6,5	2,4	2,4	6,4	6,4	6,5	6,6

Полученные данные показывают, что хорошо усвояемые источники азота мало или вовсе не влияют на накопление общего азота в синтезируемой биомассе. Наибольшее влияние показывает в этом отношении аспарагин, повышающий общий азот у *C. arborea* на 20%, в то время, как у других культур увеличение азота не превышает 5%.

У всех культур, не усвояющих нитрат, при инкубации в среде с данным источником азота, содержание общего азота в клетках резко падает. В этом случае, по всей вероятности, собственный азот вступает в реакции синтеза новых белков с проникшим в клетки источником углерода, в силу чего происходит некоторый рост биомассы.

У *C. utilis* и *C. arborea*, хорошо усвояющих нитрат, общий азот биомассы сохраняется на том же уровне как в присутствии аммиака или аспарагина и даже несколько превышает его.

Исследуемые витамины мало влияют на степень накопления общего азота в биомассе. Данные по малому влиянию тиамин и биотин на накопление общего азота в дрожжевых клетках сравнимы с результатами Р. Д. Гальцовой [12], которая нашла, что пиридоксин повышает содержание общего азота в биомассе *C. utilis* и *Sacch. cerevisiae*, развивающихся в среде Ридера, лишь в пределах 6—8%.

В ы в о д ы

Вышеизложенные данные позволяют сделать следующие выводы, показывающие определенное влияние применяемых источников азота на некоторые стороны аэробной жизнедеятельности дрожжей рода *Candida*, а именно расщепление источника углерода—глюкозы, количество синтезированной биомассы, экономический коэффициент син-

теза биомассы и степень накопления общего азота в биомассе.

1. Аммиак и аспарагин как в отдельности так и вместе хорошо усваиваются всеми исследуемыми культурами. При ассимиляции их в основной среде, дополненной витаминами, процессы расщепления глюкозы, синтеза биомассы и экономический коэффициент приобретают максимальные значения, но они строго контролируются степенью аукоотрофизма отдельных культур.

2. Нитрат в качестве единственного источника азота усваивается лишь только двумя из исследуемых культур, а именно *C. utilis* и *C. arborescens*. Однако, как ассимиляция нитрата, так и другие показатели клеточного метаболизма стимулируются лишь только тиамином у *C. utilis*, в то время как биотин заметного влияния на *C. arborescens* не оказывает.

3. В присутствии хорошо усвояемых источников азота как аммиак и аспарагин, а также нитрат для *C. utilis* и *arborescens*, комплексные процессы, ведущие к накоплению общего азота в дрожжевой клетке, мало или вовсе не контролируются исследуемыми витаминами.

У неприспособленных к усвоению нитрата культур инкубация в присутствии данного источника азота резко снижает общий азот биомассы, а биотин при этом не оказывает заметного влияния.

АрмНИИ животноводства
и ветеринарии и
институт микробиологии
АН Армянской ССР

Поступило 26.XII 1962 г.

Մ. Ա. ՏԵՐ-ԿԱՐՊԵՏՅԱՆ, Ե. Ն. ՄԱԿԱՐՈՎԱ

**CANDIDA ՑԵՂԻ ԽՄՈՐԱՍՆԿԵՐԻ ԱԵՐՈՐ ԲԱԶՄԱՑՄԱՆ ԸՆԹԱՅՔՈՒՄ ԱԶՈՏԻ
ԱՂԲՅՈՒՐՆԵՐԻ ՈՒ ՎԻՏԱՄԻՆՆԵՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ՔԼՅՈՒԿՈՋԱՅԻ
ՃԵՂՔՄԱՆ ԵՎ ԲԻՈՄԱՍՍԱՅԻ ՍԻՆԹԵԶԻ ՎՐԱ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ներկա աշխատության նպատակն է եղել անորոշ զարգացման պայմաններում ուսումնասիրել խմորասնկերի մոտ ազոտի անօրգանական ու օրգանական աղբյուրների և վիտամինների ազդեցությունը գլյուկոզայի ճեղքման, բիոմասայի սինթեզի և ազոտի կուտակման վրա: Փորձերից ստացված արդյունքները, որոնք բերվում են աղյուսակներ 1—4-ում, ցույց են տալիս $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ -ի KNO_3 -ի, ասպարագինի և ասպարագին + $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ -ի ազդեցությունը խմորասնկերի վերը նշված հատկությունների վրա: Հետազոտություններից ստացված տվյալները թույլ են տալիս հանդելու հետևյալ եզրակացություններին.

1. Փորձարկվող բոլոր կուլտուրաների կողմից ամոնիակը և ասպարագինը, ինչպես առանձին-առանձին, այնպես էլ խառնուրդի ձևով վերցնելու դեպքում լավ են յուրացվում: Մինչդեռ, երբ այդ նույն միջավայրերից յուրաքանչյուրին ավելացվում է նաև B խմբի վիտամինների կոմպլեքս, գլյուկոզայի ճեղքման

և բիոմասսայի կուտակման ինտենսիվությունը հասնում է բարձրագույն աստիճանին:

2. Ազոտի նիտրատային ձևը յուրացվում է միայն հետազոտվող կուլտուրաներից երկուսի՝ *C. utilis*-ի և *C. arborea*-ի կողմից: Մինչդեռ, ինչպես նիտրատի յուրացումը, այնպես էլ բջջային մետաբոլիզմի մյուս ցուցանիշները *C. utilis*-ի կողմից վիտամինների առկայության պայմաններում խթանվում են, իսկ զարգացման նույն պայմաններում *C. arborea*-ի վրա նրանք նման ոչ մի ազդեցություն չեն թողնում:

3. Մեր փորձնական վարիանտներում, ազոտի լավ յուրացվող աղբյուրները, ինչպիսին են ամոնիակը և ասպարագինը, ինչպես նաև նրա նիտրատային ձևը *C. utilis*-ի և *C. arborea*-ի համար, խմորասնկերի բջիջներում ընդհանուր ազոտի կուտակման վրա զգալի ազդեցություն չեն թողնում:

Ազոտի նիտրատային ձևի յուրացմանը հարմարված կուլտուրաների ինկուբացիան այդ նույն միջավայրում անցկացնելու դեպքում, ստացված բիոմասսայում զգալիորեն պակաս ընդհանուր ազոտ են կուտակում և միջավայրին բիոտինի ավելացումը զգալի արդյունքի չի հանգեցնում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Harris G. The Chemistry and Biology of Yeasts. Ed. A. H. Cook, New-York, 1958.
2. Stelling-Dekker N. M. Die Sporogenen Hefen. Amsterdam, 1931.
3. Virtanen A. I., Czaky T. Z., Rautanen N. Biochim. Biophys. Acta, 3, 208, 1949.
4. Thorne R. S. J. Inst. Brewing. 47, 225, 1941.
5. Schultz A. & Pomper S. Archives Biochem. 19, 184, 1948.
6. Коновалов С. А. Микробиол. 18 (3), 250, 1949.
7. Ingram M. An Introduction to the Biology of Yeasts, London, 1955.
8. Koser S. A., Wright M. H., Dorfman A. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med. 51, 204, 1942.
9. Тер-Карапетян М. А., Арутюнян Г. С., Мхитарян С. Л., ДАН Арм. ССР, 25, 5, 247, 1957.
10. Тер-Карапетян М. А., Макарова Е. Н. Известия АН Арм. ССР (биол. науки., XVI, (5), 15, 1963.
11. Wickerham J. U. S. Dept. Agric. Techn. Bul. № 1029, V, 1951.
12. Гальцова Р. Д. Сб. Изотопы в микробиологии. Изд. АН СССР, 1955.