

М. А. ТЕР-КАРАПЕТЯН, Е. Н. МАКАРОВА

О ПОТРЕБНОСТЯХ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ДРОЖЖЕЙ РОДА CANDIDA В ВИТАМИНАХ ГРУППЫ В

Определение потребностей дрожжевых организмов в различных витаминах группы В является вопросом, представляющим не только сравнительно физиологическое и биохимическое значение, но также большой интерес для промышленного применения дрожжей и для определения витаминов посредством применения ауксогетеротрофных культур. Разработке этого вопроса придавалось также таксономическое значение.

Исследования последних трех десятилетий установили, что витамины группы В оказывают определенное стимулирующее действие на важнейшие функции дрожжевых клеток как брожение, процессы образования основных компонентов клетки (белки, ферменты и др.), а также формирование протоплазмы в целом [1—8]. Вопрос многогранности действия «ростовых веществ микробов особенно хорошо развивался советскими исследователями [9].

Исследованиями установлено, что большинство дрожжевых организмов с точки зрения потребности в витаминах является гетеротрофным, т. е. нуждается в одном или в нескольких витаминах, в частности группы В, в то время, как ауксоавтотрофные формы, не нуждающиеся в факторах роста, встречаются в более редких случаях.

Потребности в витаминах группы В особенно хорошо изучены у многочисленных видов и штаммов родов *Saccharomyces* и *Torulopsis* и в некоторой степени у рода *Candida* [6, 13]. Известно, что представители последнего рода играют важную роль в ряде отраслей бродильных производств, а также как возбудители грибковых заболеваний человека и животных.

Исследования, проведенные на многочисленных представителях рода *Candida* (здесь необходимо учесть недочеты в определении родов и видов, вытекающие из применяемой таксономической системы [10]) — подтвердили положение о подавляющем преобладании ауксогетеротрофных форм над ауксоавтотрофными. Так, например, оказались ауксоавтотрофными из 10 видов рода *Candida* (в том числе и *Torulopsis utilis*), исследуемых Бэркхольдером и сотрудниками [3], всего 3 вида, а из 110 культур, представляющих 6 видов, исследуемых Друэ и сотрудниками, лишь только 4 культуры [7, 8], из 4 рас кормовых дрожжей, исследуемых Ю. Н. Карасевичем, относящихся к роду *Candida*, одна является ауксоавтотрофной, а другие 3 нуждаются в биотине [11].

Первые подробные исследования представителей рода *Candida*, проведенные Бэркхольдером и сотрудниками, защищают ту точку зрения,

что особенности в витаминных потребностях, выраженных в «биосовом числе», являются видовым признаком согласно теории, выдвигаемой Шульцем, Эткиным и Фрейем [14]. Однако дальнейшие исследования привели к выводу, что особенности ауксотетротрофизма не могут служить основой для классификации дрожжей [2, 4—8, 15]. Так например, из материалов, приведенных Друэ и Вие [8] следует, что у 30 исследуемых культур *S. krusei*, требуют только биотин—16, тиамин—2, биотин+тиамин—4, биотин+тиамин+пиридоксин—4, а ауксоавтотрофными являются 4 культуры.

Наконец, надо отметить, что для изучения витаминных потребностей дрожжей необходимо разработать единую приемлемую методику, без которой результаты проводимых отдельными исследователями опытов на одних и тех же культурах могут показать значительные расхождения.

Мы считаем, что поскольку в ряде случаев аспарагин может заменить частично или полностью биотин в процессах роста дрожжевых клеток [16], среды, применяемые для определения витаминных потребностей дрожжей, не должны содержать аспарагина.

Следует отметить также, что поскольку действие витаминов на живую клетку не ограничивается лишь только суммарно на процесс роста и размножения, система исследований по определению потребности дрожжей в витаминах должна включать биомассы, и другие показатели клеточного метаболизма как бродильную способность клеток, особенность превращения основных метаболитов, специфические биохимические реакции и т. п. Так, например, нами обнаружено*, что исследуемый штамм *S. chevalieri* № 66 является ауксоавтотрофным организмом, оптимально развивающимся в минеральной среде, содержащей глюкозу; тем не менее биотин определенно стимулирует в нем некоторые биохимические реакции как образование гамма-аминомасляной кислоты и др.

Все это говорит о целесообразности дальнейшей разработки вопроса витаминных потребностей дрожжевых организмов и с этой же целью предпринята настоящая работа на ряде представителей рода *Candida*, изученного в нашей лаборатории. Исследования проведены в минеральной среде, содержащей в качестве источника углерода глюкозу, а в качестве источника азота—сульфат аммоний. Показателями для определения витаминных потребностей служили, кроме количества синтезированной биомассы, интенсивность расщепления глюкозы и соотношение синтезированной биомассы к усвоенной глюкозе.

Методика исследования

В качестве объектов исследования служили 8 видов дрожжей рода *Candida*, полученных из коллекции отдела типовых культур Института микробиологии АН СССР (профессор Кудрявцев), а именно

* Тер-Карапетян и Макарова — не опубликованные данные.

C. utilis № 106, *C. guilliermondii* № 71, *C. guilliermondii membranifaciens* № 72, *C. pulcherrima* № 95, *C. arborea* № 64, *C. chevalieri* № 66, *C. tropicalis* № DH-3, а также *C. pelliculosa* K⁵⁻¹⁰, полученный от кандидата биологических наук Ш. А. Авакян (Лаборатория биохимии АрмНИИЖВ).

Культуральная основная среда (О. С.) была следующего состава на 1 литр водопроводной воды: глюкоза—10 г, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ —3,1 г, 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. В опытах с витаминами О. С. дополнялась комплексом девяти витаминов группы В в полном составе или с исключением одного из них. Витамины вносились в среду после стерилизации в следующих количествах на 1000 мл в гаммах: 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.

Все ингредиенты среды, кроме витаминов, тщательно очищались путем перекристаллизации. Культуральная О.С. простерилизовывалась после растворения всех ингредиентов и поправки рН до 5, под 1/2 атмосферы в течение 20 мин. в опытных 750 мл конических колбах, содержащих по 100 мл среды.

Посевной материал готовился следующим образом: двухсуточная культура с суслоагара высевалась на О.С. После 18-часового выращивания биомасса отделялась центрифугированием, промывалась дважды холодной дистиллированной водой и в течение 24 часов выдерживалась в дистиллированной воде при взбалтывании на качалке с целью «голодания». Голодающая культура отцентрифуговывалась, вновь промывалась в дистиллированной воде. Суспензия служила материалом, который вносился в партию опытных колб в расчете 5—8 мг сухой биомассы на 100 мл культуральной среды.

Опыты проводились по следующим вариантам: культивирование в О.С., в О.С.+все 9 витаминов группы В, в О.С.+все витамины за исключением одного из них; в отдельных случаях О. С. дополнялась лишь только одним витамином. Опытные партии колб ставились на инкубацию в течение 16—20 часов при оптимальной для каждой культуры температуре, на круговой качалке при 160—200 об/мин.

Оценка экспериментальных результатов проводилась по следующим показателям: расщепление глюкозы методом феррицианида, синтезированная биомасса взвешиванием после трехкратного промывания холодной водой и сушки, отношение синтезированной биомассы к расщепленной глюкозе.

Экспериментальные результаты

Влияние витаминов группы В на расщепление глюкозы. Экспериментальные результаты приведены в табл. 1.

Полученные данные показывают, что для расщепления глюкозы в аэробных условиях *C. pelliculosa*, *C. guilliermondii*, *C. guilliermondii*

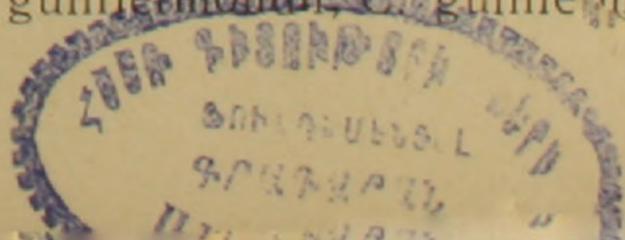


Таблица I

Расщепление глюкозы в мг на 100 мг среды

Культуры	Варианты опыта										Степень торможения при авитаминозе в %		
	О. С.	О. С. + все витамины	О. С. + все витамины										
			— б	— В ₁	— В ₆	— рр	— пант	— ин	— паб	— ф. к.		— В ₂	
<i>C. utilis</i>	40	968	968	40	968	968	968	968	968	968	968	968	96
<i>C. guilliermondii</i>	50	962	50	960	960	960	960	960	960	960	960	96	95
<i>C. gull. membranifac.</i>	76	1025	66	1026	1024	1021	1023	1022	1024	1024	1023	94	94
<i>C. pulcherrima</i>	58	908	58	908	907	908	908	908	907	908	907	94	94
<i>C. arborea</i>	970	968	970	968	969	969	970	—	968	970	970	0	0
<i>C. chevalieri</i>	1017	1017	1018	1017	1016	1017	1016	1017	1018	1018	1018	0	0
<i>C. tropicalis</i>	47	949	57	948	950	947	948	948	947	948	949	94	94
<i>C. pelliculosa</i>	10	814	10	814	814	814	814	814	814	814	814	99	99

membranif., *C. pulcherrima* и *C. tropicalis* нуждаются в биотине, а *C. utilis* — в тиамине. Отсутствие необходимого витамина в среде резко подавляет процесс расщепления в такой же степени как отсутствие комплекса девяти витаминов в целом. Потребности в биотине и тиамине у вышеуказанных штаммов носит абсолютный характер. Судя по количеству расщепленной глюкозы другие витамины, кроме биотина и тиамина, не оказывают заметного влияния на степень расщепления глюкозы соответствующими штаммами.

Из исследуемых штаммов *C. arborea* и *C. chevalieri* не нуждаются в витаминах группы В для оптимального расщепления глюкозы в аэробных условиях.

Влияние витаминов группы В на синтез биомассы. По разным опытным вариантам нами было определено как абсолютное количество синтезируемой массы, так и отношение синтезируемой биомассы к расщепленной глюкозе.

Экспериментальные результаты приведены в табл. 2 и 3.

Полученные данные показывают следующие особенности:

Для максимального синтеза биомассы в аэробных условиях *C. guilliermondii*, *C. guillierm. membranifaciens*, *C. tropicalis*, *C. pulcherrima* и *C. pelliculosa* нуждаются в биотине, а *C. utilis* — в тиамине; эти потребности носят фактически абсолютный характер, так как в отсутствие витаминов количества синтезированной биомассы падают у упомянутых штаммов от 79 до 98% по сравнению с таковыми, синтезируемыми в присутствии витаминов.

В этих же условиях *C. arborea* показывает относительную потребность в биотине, поскольку в отсутствие этого витамина абсолютное количество синтезируемой биомассы падает лишь на 33%, а *C. chevalieri* синтезирует максимальное количество биомассы при полном отсутствии витаминов.

Таблица 2

Синтезированная биомасса в мг

Культуры	Варианты опыта										Степень торможения при авитаминозе в %	
	о. с.	о. с. + все витамины	о. с. + все витамины									
			— б	— В ₁	— В ₆	— рр	— пант	— ин	— лаб	— ф. к.		— В ₂
<i>C. utilis</i>	8	379	370	8	378	380	379	382	372	380	379	98
<i>C. guilliermondii</i>	10	376	10	377	377	376	375	378	376	380	379	97
<i>C. guil. membranifac.</i>	10	416	9	432	411	441	424	413	412	432	400	98
<i>C. pulcherrima</i>	20	369	20	368	380	377	374	379	377	376	374	95
<i>C. arborea</i>	277	412	276	408	427	426	437	409	419	—	428	33
<i>C. chevalieri</i>	468	460	472	459	468	460	470	472	456	470	475	0
<i>C. tropicalis</i>	7	304	9	348	345	308	308	346	—	340	334	97
<i>C. pelliculosa</i>	2	307	2	306	306	304	310	300	305	308	306	99

Таблица 3

Отношение синтезированной биомассы к израсходованной глюкозе в %

Культуры	Варианты опыта										Степень торможения при авитаминозе в %	
	о. с.	о. с. + все витамины	о. с. + все витамины									
			— б	— В ₁	— В ₆	— рр	— пант	— ин	— лаб	— ф. к.		— В ₂
<i>C. utilis</i>	19	39	38	20	39	39	39	39	38	39	39	49
<i>C. guilliermondii</i>	20	39	20	39	39	39	39	39	39	40	40	49
<i>C. guil. membranifac.</i>	16	40	14	42	40	42	41	40	41	42	39	65
<i>C. pulcherrima</i>	35	40	34	41	42	42	41	42	42	41	41	16
<i>C. arborea</i>	28	42	28	42	44	44	45	42	43	—	44	34
<i>C. chevalieri</i>	46	45	46	45	47	45	44	46	45	46	47	0
<i>C. tropicalis</i>	15	32	16	37	36	32	32	36	—	36	35	49
<i>C. pelliculosa</i>	16	48	16	38	38	37	38	37	37	38	38	56

Соотношения синтезированной биомассы к расщепленной глюкозе у различных исследуемых штаммов показывают в общих чертах аналогичную картину потребности в витаминах группы В. Однако, в отсутствие соответствующих витаминов комплекса В степень подавления этого соотношения носит у ауксогетеротрофных культур менее резкий характер, чем накопление биомассы, в частности, у *C. pulcherrima* и *C. arborea*; у последних культур отношение синтезированной биомассы к израсходованной глюкозе падает в пределах от 16 до 34%. Весьма интересным является в этом отношении *C. pulcherrima*, которая определено нуждается в биотине для аэробного расщепления глюкозы, а в значительно меньшей степени для синтеза биомассы.

У других культур отношение синтезированной биомассы к расщепленной глюкозе снижается в пределах от 49 до 65%.

Другие витамины, кроме биотина и тиамина, не оказывают заметного влияния на синтез биомассы у всех исследуемых культур. Так например, для *C. pelliculosa* и *C. pulcherrima* О. С., дополненная только биотином, дает такую же степень стимуляции синтеза биомассы как в случае дополнения всем комплексом из девяти витаминов группы В. Кроме того, если от комплекса витаминов В исключить биотин, синтез биомассы падает на такой же низкий уровень как в случае основной среды без всех витаминов (рис. 1).

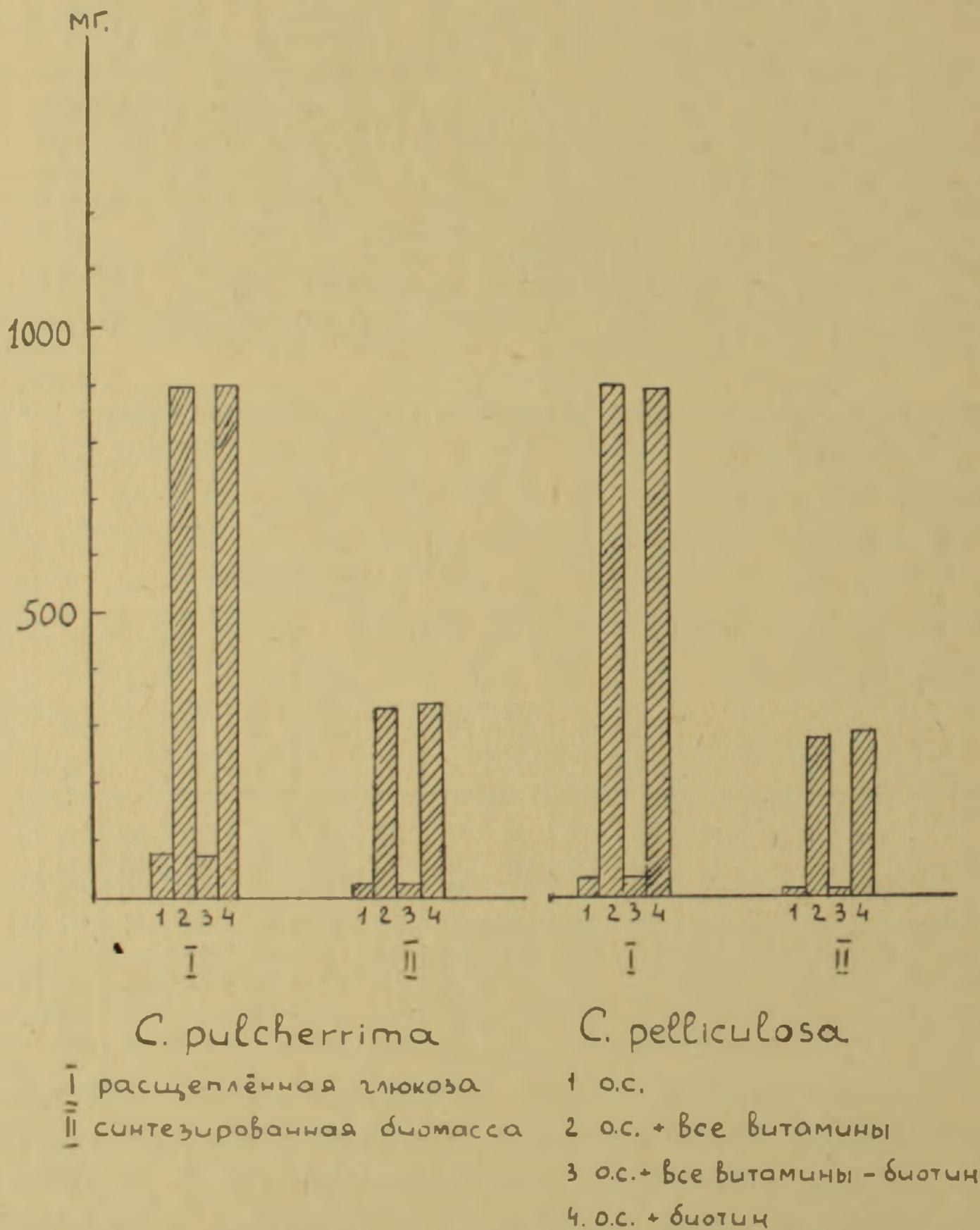


Рис. 1.

Значение аспарагина при определении ауксоавтотрофизма дрожжей. Нами была поставлена серия исследований с целью установления значения аспарагина при определении дрожжей рода *Candida* в витаминах группы В. Результаты некоторых опытов приведены в табл. 4.

Полученные данные показывают, что в минеральной среде без витаминов аспарагин заменяет биотин как стимулятора синтеза биомассы у *C. arboorea*, которая, как мы установили (таблица 1), не нуж-

Таблица 4

Влияние аспарагина на расщепление глюкозы среды и синтез биомассы

Культуры	о. с. + (NH ₄) ₂ SO ₄						о. с. + (NH ₄) ₂ SO ₄ + аспарагин					
	без витаминов			с комплексом 9 витаминов			без витаминов			с комплексом 9 витаминов		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>C. pulcherrima</i>	70	22	32	834	302	36	660	230	35	846	321	38
<i>B. arborea</i>	970	276	28	970	410	42	983	418	42	983	420	42
<i>C. tropicalis</i>	46	8,1	17,6	828	315,2	38,1	280	56	20	841	328	39

1 — расщепленная глюкоза,

2 — синтезированная биомасса,

3 — отношение синтезированной биомассы к израсходованной глюкозе.

дается в этом витамине для аэробного расщепления глюкозы как стимулятора одновременно расщепления глюкозы и синтеза биомассы у *C. pulcherrima* и *C. tropicalis*.

Аспарагин заменяет частично биотин в процессах аэробного расщепления глюкозы для обоих штаммов, что касается накопления биомассы, то аспарагин полностью заменяет биотин у *C. pulcherrima*, а в незначительной степени только у *C. tropicalis*.

Вышеприведенные исследования позволяют сделать следующие основные выводы.

1. Изучение потребности в витаминах группы В у 8 представителей рода *Candida* показало, что судя по показателю синтеза биомассы *C. chevalieri* является ауксоавтотрофным, а все другие — ауксогетеротрофными; из них *C. utilis* нуждается только в тиамине, а *C. guilliermondii*, *C. guillerm. membranifac.*, *C. pulcherrima*, *C. arborea*, *C. tropicalis*, *C. pelliculosa* нуждаются только в биотине. У исследуемых культур потребность в нескольких витаминах группы В не обнаружена.

2. Установлено, что по показателям интенсивности аэробного расщепления глюкозы, абсолютного количества синтезированной биомассы и соотношения синтезированной биомассы к расщепленной глюкозе исследуемые ауксогетеротрофные представители рода *Candida* определенно отличаются друг от друга и могут быть разделены на 3 группы. Первая группа — это штаммы, нуждающиеся в витаминах группы В как для расщепления источника углерода-глюкоза, так и для максимального синтеза биомассы: *C. utilis*, *C. guilliermondii*, *C. guillerm. membranifac.*, *C. tropicalis*, *C. pelliculosa*. Вторая группа — это штаммы, нуждающиеся только в биотине для максимального синтеза биомассы, но обеспечивающие расщепление глюкозы в отсутствие витаминов: *C. arborea*.

Третья группа — это штаммы, нуждающиеся в витаминах абсо-

лютно для расщепления глюкозы, а частично для максимального синтеза биомассы от расщепленной глюкозы: *C. pulcherrima*.

Применяемая нами система трех показателей служит для обнаружения механизма действия витаминов на дрожжевую клетку, что приведет к выяснению природы ауксогетеротрофизма.

3. Дополнение минеральной среды с глюкозой аспарагином определенно меняет картину потребности в биотине у некоторых исследуемых штаммов и следовательно их положение как ауксогетеротрофных или аукоавтотрофных организмов. Нами установлено, что в присутствии аспарагина *C. arborescens* развивается как абсолютно аукоавтотрофный организм, а у *C. pulcherrima* и *C. tropicalis* восстанавливаются определенные функции, обеспеченные биотином.

Из таких примеров следует вывод о нецелесообразности внесения аспарагина в среды, предназначенные для определения витаминных потребностей дрожжевых организмов и вообще явления ауксогетеротрофизма к витаминам группы В.

4. Среди исследуемых культур, те которые абсолютно нуждаются в биотине или тиамине, могут быть применены в качестве штаммов-индикаторов для определения указанных витаминов в биологических материалах.

Армянский научно-исследовательский институт
животноводства и ветеринарии
и Институт микробиологии АН АрмССР

Поступило 21.IX 1962 г

Մ. Ա. ՏԵՐ-ԿԱՐՊԵՏՅԱՆ, Ե. Ն. ՄԱԿԱՐՈՎԱ

В ԽՄՐԻ ՎԻՏԱՄԻՆՆԵՐԻ ՊԱՀԱՆՁՐԸ CANDIDA ՅԵՂԻ ԽՄՈՐԱՍՆԿԵՐԻ
ՄԻ ՔԱՆԻ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՅԻՉՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Խմորասնկերի վիտամինային պահանջների հետազոտությունը հանդիսանում է կարևորագույն ֆիզիոլոգիական-բիոքիմիական, ինչպես նաև արտադրական նշանակություն ունեցող խնդիր:

Վերջին տասնամյակների հետազոտությունները հաստատել են, որ *B* խմբի վիտամինները ցուցաբերում են խթանիչ ազդեցություն խմորասնկերի բջիչների կարևորագույն ֆունկցիաների վրա, ինչպես, օրինակ՝ խմորումը, բջիչի ու նրա կարևորագույն կոմպոնենտների սինթեզը և այլն: Կատարված հետազոտությունները հաստատել են, որ խմորասնկային օրգանիզմների մեծագույն մասը *B* խմբի վիտամինների պահանջի տեսակետից հանդիսանում են աուքսոհետերոտրոֆ օրգանիզմներ, մինչդեռ աուքսոավտոտրոֆ ձևերը ավելի քիչ են հանդիպում:

Ներկա աշխատության նպատակն է եղել հետազոտել *Candida* ցեղի խմորասնկերի 8 ներկայացուցիչների մոտ *B* խմբի վիտամինային պահանջները: Կատարված հետազոտությունները մեզ բերել են հետևյալ եզրակացության.

1. В խմբի վիտամինների պահանջի ուսումնասիրությունը *Candida* ցեղի ներկայացուցիչների մոտ ցույց է տվել, որ հիմնվելով բիոմասսայի սինթեզման ցուցանիշների վրա, *C. chevalieri*-ն համարվում է աուքսոավտոտրոֆ, իսկ մյուսները՝ աուքսոհետերոտրոֆ օրգանիզմներ, որոնցից *C. utilis*-ը պահանջում է թիամին, իսկ մյուս բոլոր տեսակները՝ միայն բիոտին:

2. Հաստատված է, որ *Candida* ցեղի աուքսոավտոտրոֆ ներկայացուցիչները գլյուկոզայի աերոբ ճեղքման ինտենսիվության, սինթեզված բիոմասսայի բացարձակ քանակության, սինթեզված բիոմասսայի և ճեղքված գլյուկոզայի հարաբերության տեսակետից որոշակիորեն տարբերվում են միմյանցից և կարող են այդ առումով բաժանվել 3 խմբի:

Առաջին խմբի մեջ մտնում են այն շտամները՝ *C. utilis*, *C. guilliermondii*, *C. guillierm. membranifacilus*, *C. tropicalis*, *C. pelliculosa*, որոնք կարիք ունեն *B* խմբի վիտամինների՝ գլյուկոզայի մաքսիմալ ճեղքման և բիոմասսայի մաքսիմալ սինթեզի համար:

Երկրորդ խմբի մեջ մտնում են այն շտամները՝ *C. arborea*, որոնք կարիք ունեն *B* խմբի վիտամինների՝ միայն բիոմասսայի մաքսիմալ սինթեզի համար, իսկ գլյուկոզայի ճեղքումը տեղի է ունենում նաև վիտամինի բացակայության պայմաններում:

Երրորդ խմբի մեջ մտնում են այն շտամները՝ *C. pulcherrima*, որոնք կարիք ունեն վիտամինի՝ հիմնականում գլյուկոզայի մաքսիմալ ճեղքման և մասամբ բիոմասսայի մաքսիմալ սինթեզի համար:

3. Ուսումնասիրված մի քանի շտամների մոտ գլյուկոզա պարունակող հանքային միջավայրի ասպարագին ավելացնելը միանգամայն փոխում է բիոտինի պահանջի պատկերը և, հետևաբար, փոխվում է նրանց նյութափոխանակության պատկերը՝ աուքսոավտոտրոֆ կամ աուքսոհետերոտրոֆ լինելը:

Մեր կողմից հաստատված է, որ ասպարագինի ներկայությամբ *C. arborea*-ն զարգանում է որպես բացարձակ աուքսոավտոտրոֆ օրգանիզմ, իսկ *C. pulcherrima* և *C. tropicalis*-ի մոտ ասպարագինը վերականգնում է բիոտինի հատուկ ֆունկցիաները:

Այս փորձերը ցույց են տալիս, որ ասպարագինի օգտագործումը այն դեպքերում, երբ անհրաժեշտ է որոշել խմորասնկային օրգանիզմների վիտամինային պահանջները, կամ, ընդհանրապես, աուքսոավտոտրոֆիզմի երևույթը *B* խմբի վիտամինների նկատմամբ, միանգամայն աննպատակահարմար է:

4. Ուսումնասիրված այն կուլտուրաները, որոնք ունեն բիոտինի կամ թիամինի բացարձակ պահանջ, կարելի է օգտագործել որպես շտամ-ինդիկատորներ՝ բիոլոգիական նմուշներում նշված վիտամինները որոշելու համար:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Burkholder P. R. Amer. J. Botany, 30, 206, 1943.
2. Schopfer W. H. C. R. Soc. Phys. & Hist. Nat. de Genève 61, 232, 1944.
3. Burkholder P. R., McVeigh I. & Moyer D. J. Bact., 48, 385, 1944.
4. Одинцова Е. Н. Микробиология 9, 253, 1941.
5. Мейсель М. Н. ДАН СССР, 29, 127, 1940.
6. Мейсель М. Н. Функциональная морфология дрожжевых организмов, Москва, 1950.

7. Drouhet E. & Couteau M. Ann. Inst. Pasteur, 86, 602, 1954, C. R. Acad. Sciences (Paris), 239, 1675, 1954.
8. Drouhet E. & Vieu M. Ann. Inst. Pasteur. 92, 825, 1957.
9. Иерусалимский Н. Д. Азотное и витаминное питание микробов, Москва, 1949.
10. Кудрявцев В. И. и Фатеева М. В. Микробиология, 31, 3, 459, 1962.
11. Карасевич Ю. Н. Микробиология, 26, 1, 105, 1957.
12. McVeigh I. & Bell E. Bull. Torrey Botan. Club, 78, 134, 1951.
13. Одинцова Е. Н. Микробиологические методы определения витаминов, Москва, 1959.
14. Schultz A., Atkin L. & Frey C. J. Bact., 40, 339, 1940.
15. Cochrane V. Physiology of Fungi. London, 1958.
16. Koser S. A., Wright M. H. & Dorfman A. Proc. Soc. Exper. Biol. Med., 51, 204, 1942.