

УДК 544.431.122: 582.284.3: 628.93

Н.Л. Поединок¹, О.Б. Михайлова², В.М. Ходаковский³, И.А. Дудка²

¹ Институт пищевых биотехнологий и геномики НАН Украины,
ул. Осиповского, 2А, Киев, 04123, Украина, тел.: +38 (044) 434 37 77,
e-mail: iht@i.kiev.ua

² Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, ул. Терещенковская, 2, Киев, 01601,
Украина, тел.: +38 (044) 234 40 41, e-mail: inst@botany.kiev.ua

³ Институт физики НАН Украины, просп. Науки, 46, Киев, 03028, Украина,
тел.: +38 (044) 525 31 38, e-mail: negriyko@iop.kiev.ua

ВЛИЯНИЕ НА РОСТОВУЮ АКТИВНОСТЬ ПОСЕВНОГО МАТЕРИАЛА КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МАКРОМИЦЕТОВ НИЗКОИНТЕНСИВНОГО ЛАЗЕРНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ

Цель. Изучение влияния низкоинтенсивного лазерного излучения на ростовые процессы спор и мицелия культивируемых макромицетов. **Методы.** Объектами исследований были чистые культуры базидиальных грибов *Flammulina velutipes* 1974, *Ganoderma applanatum*, *Ganoderma lucidum* 1887, *Hericium erinaceus* 963, *Lentinus edodes* 520 и *Pleurotus ostreatus* 531. В качестве источников когерентного света использовали гелий-неоновый лазер с излучением на длине волны 632,8 нм и аргоновый ионный лазер – 514,5 нм и 488,0 нм. Облучение проводили на стадиях прорастания спор и развития вегетативного мицелия. **Результаты.** Выявлены значительные различия в фоточувствительности между видами на разных стадиях онтогенеза. Определены эффективные режимы фотостимуляции роста для исследуемых штаммов. Показано, что световую обработку посевного мицелия *F. velutipes*, *G. applanatum* и *P. ostreatus* целесообразно проводить в экспоненциальной и стационарной фазах роста, *G. lucidum* – в стационарной. Облучение спор *H. erinaceus* лазерным светом с длиной волны 488 нм приводит к максимальной стимуляции ростовых процессов и накопление биомассы увеличивается почти в три раза по сравнению с контролем. Фотостимуляция красным и синим светом одинаково эффективна на всех изученных стадиях онтогенеза *L. edodes*. Использование активированного посевного мицелия позволило снизить количество его внесения в субстрат в 4 раза. Впервые установлено, что в вегетативном мицелии, сформировавшемся из модифицированных под действием света спор, сохраняется способность к ускоренному росту и изменения, вызванные светом, могут передаваться на дальнейшую онтогенетическую стадию от спор к мицелию. **Выводы.** Низкоинтенсивное лазерное излучение может эффективно использоваться для повышения биологической активности посевного материала культивируемых макромицетов с целью стимуляции их роста и интенсификации технологических этапов культивирования.

Ключевые слова: макромицеты, посевной материал, стимуляция, низкоинтенсивное лазерное излучение.

Для большинства макромицетов, несмотря на то, что они не относятся к фототрофным организмам, свет служит важным морфогенетическим фактором

© Н.Л. Поединок, О.Б. Михайлова, В.М. Ходаковский, И.А. Дудка, 2015



[5, 10]. Наряду с температурным режимом и влажностью, он принадлежит к экологическим факторам, которые влияют на жизнедеятельность гриба. Характер ответа на световой сигнал зависит от его продолжительности, интенсивности, спектральных свойств, особенностей организма и может быть, как позитивным, так и негативным. Наиболее эффективным с точки зрения влияния на фотоморфогенез грибов является синий свет. У грибов описано несколько видов фоторецепторов [5, 11]. Гены, ответственные за фоторецепцию синего света, найдены у базидиомицетов *Coprinus cinereus* (Schaeff.) Gray, *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P.Kumm. и *Lentinus edodes* (Berk.) Singer [6, 8]. Кроме этого, исследования геномов грибов позволило идентифицировать довольно неожиданные фоторецепторные гены, вроде чувствительных к красному свету фитохромов, в дополнение к поглощающим синий свет криптохромов и родопсина [6].

Таким образом, анализ работ направленных на изучение механизмов фоторецепции у грибов, позволяет научно обосновано утверждать, что свет может продуктивно использоваться для целенаправленной регуляции их морфогенеза и биологической активности и это, несомненно, может лежать в основу создания новых экологически чистых интенсивных технологий их культивирования.

В настоящее время, в биотехнологии большое применение нашли лазерные технологии. Преимуществом лазерного излучения является возможность создания высокой спектральной яркости излучения, не достижаемой при использовании обычных некогерентных источников света. Такие свойства лазеров позволяют говорить о возможности реализации высокоэффективных биотехнологий для получения культур с высокой биологической активностью, повышенным внутри- и внеклеточным содержанием ценных биологических продуктов. Однако, сведения об использовании лазерной стимуляции в биотехнологиях культивирования грибов очень ограничены [4].

Целью наших исследований было изучение влияния низкоинтенсивного лазерного излучения (НИЛИ) на ростовые процессы спор и мицелия культивируемых макромицетов.

Материалы и методы

В работе использовали чистые культуры базидиальных грибов *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer 1974, *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. 1899, *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst. 1887, *Hericium erinaceus* (Bull.) Pers. 963, *Lentinus edodes* (Berk.) Singer 520 и *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. 531 из Коллекции культур шляпочных грибов Института ботаники НАН Украины.

Плодовые тела получены в процессе интенсивного культивирования [3] на следующих субстратах: *F. velutipes*, *G. applanatum* и *G. lucidum* – осиновые опилки (60%) и пшеничные отруби (40%); *H. erinaceus* и *L. edodes* – буковые опилки (60%) и кукурузная крупа (40%); *P. ostreatus* – солома пшеничная 40%, опилки ольхи 40%, пшеничные отруби 20%

Споры получали из зрелых плодовых тел [1]. Из них готовили суспензию в стерильной дистиллированной воде и высевали на сусло-агар. Для предот-



вращения бактериальной инфекции в среду добавляли 200 ед./мл пенициллина и 100 ед./мл стрептомицина. Посевы инкубировали в темноте при температуре 26 °C в течение 10–14 суток до полного обрастаания поверхности среды воздушным мицелием. Вырезали агаровые диски с мицелием диаметром 5 мм и переносили их в колбы (10 штук на колбу) емкостью 0,5 л со 150 мл стерильного пивного сусла (8° по Балингу). Культивирование проводили в динамическом режиме (180–200 об/мин) при 25–27 °C до стационарной фазы роста. Полученный посевной материал (первый засев) в количестве 5% от объема среды, переносили в колбы (второй засев) с пивным суслом (8° по Балингу) и культивировали в том же режиме до стационарной фазы роста. Мицелий первого засева и в опытах и контроле получали из спор.

Количество биомассы определяли весовым методом после её отделения от культуральной жидкости и высушивания до постоянного веса при температуре 105 ± 1 °C.

В качестве источника когерентного видимого света использовали газовые лазеры: гелий-неоновый лазер ЛГН-215 с излучением на длине волны 632,8 нм (красный цвет), производства НПО «Полярон», Львов, Украина, и аргонового ионного лазера (модифицированная модель ЛГН-106М1 производства НПО «Плазма», Россия), излучение с длиной волны 514,5 нм и 488,0 нм. Лазерный луч расфокусировался линзой до размера чашки Петри со спорами или размера дна колбы с жидким мицелием.

Плотность мощности лазерного излучения измерялась с помощью цифрового оптического измерителя мощности и энергии PM-100D, Thorlabs Inc. со стандартным фотодиодным датчиком мощности S120C, рабочий диапазон 400–1100 нм.

Энергетическая доза облучения (световая энергия, падающая на единицу площади) определялась как произведение плотности мощности и времени облучения. Благодаря довольно широкой вариации выходной мощности используемых источников света (от 10 мВт для Не-Не лазера до 300 мВт для Ar⁺ лазера), экспозиция выбиралась в соответствии с заданной дозой и варьировалась от 1 до 30 мин, в зависимости от схемы опыта.

Проведенные ранее эксперименты на других биологических объектах свидетельствуют, что относительно малые плотности мощности (10^2 – 10^3 Дж/м²) и короткое время освещения клеток монохроматическим светом способствуют макроэффекту, который сохраняется на протяжении длительного времени [2]. В наших экспериментах энергия оптического излучения составляла 230 мДж/см². Это значение выбрано на основании результатов наших предыдущих исследований [9] и анализе результатов, полученных другими исследователями [11]. Как хорошо известно, фоторецепторная система грибов адаптирована к видимому свету в диапазоне длин волн от 350 до 730 нм [5, 11] и этот спектральный ряд хорошо представляют выбранные нами длины волн (синяя, зеленая и красная области).

Световую обработку посевного материала проводили при полном отсутствии других источников света: сухих споровых отпечатков – непосредственно



в чашках Петри, а мицелій, отриманий з необлучених спор, на різних фазах глибинного культивування (експоненціальна і стаціонарна) – в колбах з широким плоским дном (толщина шару 1 см). Отриманий таким чином активований мицелій (першого засева) використовували для вторичного засева. Культивування в динамічному режимі во всіх варіантах досліду проводили в темряві на всьому протяженні експерименту. За показник активності посевного матеріалу вважали накопичення біомаси.

Повторність дослідів п'ятикратна. Результати дослідів оброблені методами математичної статистики з використанням програм статистичного аналізу Office Excel, розницю між середніми величинами вважали достовірною при $P < 0,05$.

Результати та обговорення

Поскольку, відомо, що у більшості грибів ставлення до світла змінюється в процесі їх онтогенеза [6], для визначення фоточутливості макромицетів на різних стадіях отримання посевного матеріалу та встановлення фази їх розвитку на якій світлове дієвість викликає найбільший ростостимулюючий ефект, облучення проводили за наступною схемою (рис. 1).

Отриманий за цією схемою мицелій використовували для вторичного засева. Показником ростостимулюючої активності облучення було накопичення біомаси. Контролем слугував мицелій, отриманий з необлучених спор і не підвергнений світловим дієвістям ні на одній стадії росту.



Рис. 1. Схема активизації посевного матеріалу та отримання мицелію першого засева

Fig. 1. Scheme of activation of the seed culture and receiving mycelium of the first seeding



Результаты, представленные в таблице, демонстрируют различную активность посевного мицелия макромицетов облученного в разных режимах на разных фазах онтогенеза. Так, использование посевного мицелия *G. applanatum* и *P. ostreatus*, полученного из спор, облученных зеленым светом (514 нм) не вызывало достоверного изменения накопления биомассы по сравнению с контролем, а у *F. velutipes*, *G. lucidum* и *H. erinaceus* отмечали её снижение. Однако, в процессе формирования вегетативного мицелия чувствительность *G. lucidum*, *H. erinaceus* и *P. ostreatus* к свету этой длины волн кардинально меняется и использование посевного мицелия, облученного в стационарной фазе роста, увеличивает выход биомассы этих макромицетов на 34,8%, 43,1% и 46,1%, соответственно. Споры *G. applanatum* не проявляют чувствительности к синему свету (488,0 нм) и полученный из них мицелий не отличался своей активностью от контроля. Тогда как, облучение как красным (632,8 нм) так и синим светом на всех указанных фазах развития изученных видов приводит к значительному повышению активности посевного мицелия.

Разнообразие эффектов кратковременного НИЛИ исследователи других биологических объектов объясняют тем, что величина конечного эффекта зависит от изначального физиологического состояния облучаемого объекта, которое определяется его редокс-потенциалом (смещение в сторону более окисленного состояния связано со стимуляцией жизнедеятельности клетки, в сторону более восстановленного состояния – связано с её подавлением). Вследствие светового воздействия происходит нормализация редокс-потенциала клетки [2]. Эффект облучения является тем более выраженным, чем больше редокс-потенциал клетки сдвинут в восстановленную сторону.

Поскольку в вегетативном мицелии, сформировавшемся из модифицированных под действием света спор, также сохраняется способность к ускоренному росту, то можно утверждать, что изменения, вызванные светом, имеют пролонгированное действие и могут передаваться на дальнейшую онтогенетическую стадию от спор к мицелию. Такие реакции связывают с изменениями в параметрах клеточного гомеостаза, и они вписываются в теорию об универсальных механизмах лазерной биостимуляции [2]. Согласно этой теории, основные физические и/или химические изменения, вызванные НИЛИ в фотоакцепторных молекулах (например, в терминальных ферментах дыхательных цепей), сопровождается каскадом биохимических реакций в клетках, которые не требуют дальнейшей активизации светом (цепи передачи и усиления фотосигнала или клеточная сигнализация).

Анализ ростовых показателей активированного посевного материала позволил определить параметры облучения для каждого штамма, позволяющие получить максимальный стимулирующий эффект. Так, активацию посевного мицелия *F. velutipes*, *G. applanatum* и *P. ostreatus* целесообразно проводить на экспоненциальной и стационарной фазах роста, а *G. lucidum* – в стационарной. Облучение спор *H. erinaceus* лазерным светом с длиной волны 488,0 нм приводит к максимальной стимуляции последующих ростовых процессов и накопление биомассы увеличивается почти в три раза по сравнению с контр-



Таблица
Рост макромицетов (накопление биомассы, г/л сухой биомассы) при использовании посевного материала, облученного низкointенсивным лазерным светом на разных фазах онтогенеза

Table

Macromycetes growth (biomass accumulation, g/l of dry biomass)
using seed culture irradiated by low-intensity laser light at different stages of ontogenesis

Вид	Посевной мицелий, облученный на стадиях онтогенеза					Контроль, не облучавшийся посевной мицелий
	Споры	Экспоненциальная фаза роста	Стационарная фаза роста	Споры	Экспоненциальная фаза роста	
<i>F. velutipes</i>	4,7±0,3	2,0±0,1	5,1±0,4	4,5±0,3	1,8±0,2	5,9±0,2
<i>G. appланatum</i>	8,9±0,5	6,0±0,3	6,2±0,3	9,3±0,2	6,2±0,4	9,0±0,5
<i>G. lucidum</i>	10,0±0,5	3,0±0,1	10,9±0,6	9,6±0,3	6,9±0,2	11,5±0,6
<i>H. erinaceus</i>	13,2±0,4	2,4±0,2	15,0±0,6	11,3±0,7	3,3±0,2	12,6±0,3
<i>L. edodes</i>	14,6±0,3	13,0±0,5	15,7±0,3	13,9±0,4	12,4±0,1	15,3±0,5
<i>P. ostreatus</i>	16,2±0,7	11,9±0,2	14,5±0,8	19,2±0,9	13,9±0,6	14,6±0,4

Примечание: жирным шрифтом отмечено максимальное накопление биомассы при использовании посевного материала, облученного низкоВИДЕО

Note: the bold marked maximum accumulation of biomass by using inoculum irradiated by low-intensity



олем. Фотостимуляция красным и синим светом одинаково эффективна на всех изученных стадиях онтогенеза *L. edodes*.

Одним из важных моментов, которые определяют экономическую эффективность биотехнологического процесса, является количество инокулюма, который вносят в ферментационную среду. Нами проведены исследования зависимости накопления биомассы изученными макромицетами от количества посевного материала. В работе для инокуляции был использован посевной мицелий, облученный в режимах, вызывающих наибольший стимулирующий эффект на ростовые процессы для каждого вида макромицетов (*F. velutipes*, *G. applanatum*, *G. lucidum* и *L. edodes* – в стационарной фазе роста светом с длиной волны 488 нм; *P. ostreatus* – в экспоненциальной, 632,8 нм; *H. erinaceus* – на стадии прорастания спор, 488 нм). В качестве контроля использовали мицелий, не подвергавшийся световым воздействиям. При изучении динамики накопления биомассы различными макромицетами, ранее нами было установлено, что кратковременное облучение светом низкой интенсивности увеличивает скорость их роста, что приводит к сокращению периода до достижения культурой стационарной фазы на 2–3 суток [4]. Поэтому, для оценки эффективности разрабатываемых нами методов активации посевного мицелия накопление биомассы в опыте и контроле определяли после того как процесс культивирования в опытных вариантах достигнет стационарной фазы роста.

Полученные результаты показали, что проведенная нами фотоактивация позволяет снизить количество мицелия, используемого для инокуляции в 4 раза (1,2%) (рис. 2). При этом накопление биомассы *G. lucidum*, *H. erinaceus*, *L. edodes* и *P. ostreatus* достоверно выше, чем при внесении 5% необлученного посевного материала.

Следует отметить, что уменьшение количества вносимого активированного инокулюма, способствует увеличению стимулирующего эффекта. При 1,2% инокуляции субстрата накопление биомассы *P. ostreatus* увеличивается более чем на 240%, в сравнении с контролем, тогда как при внесении 5% активированного посевного материала – на 80%. Аналогичная тенденция наблюдается у *G. applanatum*, *G. lucidum* и *H. erinaceus*. Это согласовывается с данными других исследователей, которые считают, что фоторегуляция в позитивном смысле (стимуляция) может происходить только тогда, когда условия для роста культуры не являются оптимальными [2].

Таким образом, проведенные исследования позволили впервые определить наиболее эффективные режимы стимуляции ростовых процессов, культивируемых макромицетов на стадиях прорастания спор и роста вегетативного мицелия с помощью использования низкоинтенсивного лазерного света и разработать методы получения высокоактивного посевного материала. Новые подходы, позволяющие целенаправленно регулировать биологическую активность макромицетов, открывают большие перспективы для модификации существующих технологий их культивирования и интенсификации технологических этапов получения биомассы и нутрицевтиков, что позволит повысить экономическую эффективность биотехнологического процесса.



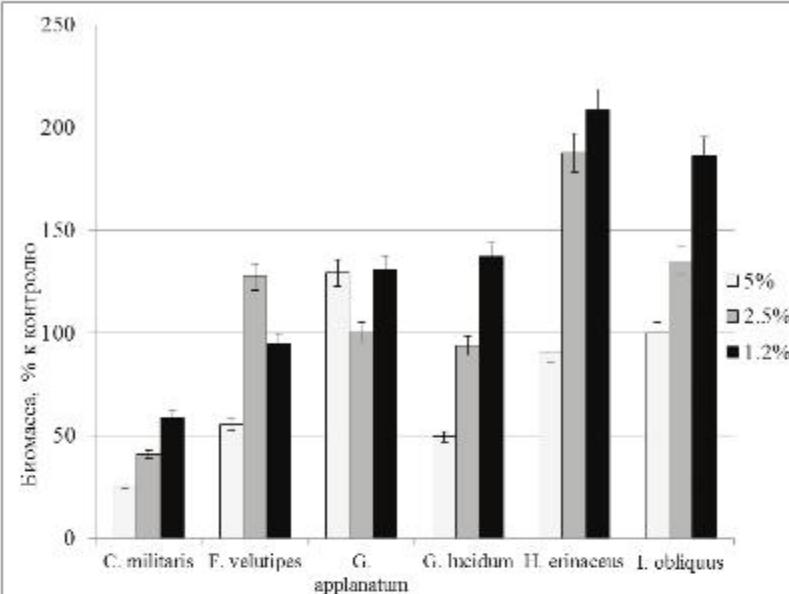


Рис. 2. Влияние количества активизированного инокулюма (5; 2,5; 1,2%) на реализацию фотостимулирующего эффекта

Fig. 2. Influence of the amount of activated inoculum (5; 2.5; 1.2%) on the realization of the photostimulating effect

Полученные нами новые для макромицетов данные о возможности передачи изменений, вызванных светом, от спор на следующие онтогенетические стадии развития вегетативного мицелия, являются логическим основанием для проведения дальнейших исследований о длительности сохранения фотоиндуцированных изменений при масштабировании активированного посевного материала.

Н.Л. Поєдинок¹, О.Б. Михайлова², В.М. Ходаковський³, І.О. Дудка²

¹Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України,
вул. Осиповського, 2А, Київ, 04123, Україна, тел.: +38 (044) 434 37 77, e-mail: iht@i.kiev.ua
²Інститут ботаніки НАН України ім. М.Г. Холодного, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна,
тел.: +38 (044) 234 40 41, e-mail: inst@botany.kiev.ua
Інститут фізики НАН України, просп. Науки 46, Київ, 03028, Україна,
тел.: +38 (044) 525 31 38, e-mail: negriko@iop.kiev.ua

ВПЛИВ НА РОСТОВУ АКТИВНІСТЬ ПОСІВНОГО МАТЕРІАЛУ КУЛЬТИВОВАНИХ МАКРОМІЦЕТІВ НИЗЬКОІНТЕНСИВНОГО ЛАЗЕРНОГО ВИПРОМІНЮВАННЯ

Реферат

Мета. Вивчення впливу низькоінтенсивного лазерного випромінювання на ростові процеси спор і міцелю культивованих макроміцетів. **Методи.** Об'єктами дослідження були чисті культури базидіальних грибів *Flammulina velutipes* 1974, *Ganoderma applanatum*, *Ganoderma lucidum* 1887, *Hericium erinaceus* 963, *Lentinus*



edodes 520 і *Pleurotus ostreatus* 531. Як джерела когерентного світла використовували гелій-неоновий лазер з випромінюванням на довжині хвилі 632,8 нм та аргоновий іонний лазер – 514,5 нм і 488,0 нм. Опромінення проводили на стадіях проростання спор і розвитку вегетативного міцелію. **Результати.** Виявлено значні відмінності у фоточутливості між видами на різних стадіях онтогенезу. Визначено ефективні режими фотостимуляції росту досліджуваних штамів. Світлову обробку посівного міцелію *F. velutipes*, *G. applanatum* і *P. ostreatus* доцільно проводити в експоненційній та стаціонарній фазах росту, *G. lucidum* – на стаціонарній. Опромінення спор *H. erinaceus* лазерним світлом з довжиною хвилі 488 нм призводить до максимальної стимуляції ростових процесів і накопичення біомаси збільшується майже втричі порівняно з контролем. Фотостимуляція червоним і синім світлом однаково ефективна на всіх вивчених стадіях онтогенезу *L. edodes*. Використання активованого посівного міцелію дозволило знизити кількість його внесення у субстрат в чотири рази. Вперше встановлено, що у вегетативному міцелії, сформованому з модифікованих під дією світла спор, зберігається здатність до прискореного росту і зміни, викликані світлом, можуть передаватися на подальшу онтогенетичну стадію від спор до міцелію. **Висновки.** Низькоінтенсивне лазерне випромінювання може ефективно використовуватися для підвищення біологічної активності посівного матеріалу культивованих макроміцетів з метою стимуляції їх росту та інтенсифікації технологічних етапів культивування.

Ключові слова: макроміцети, посівний матеріал, стимуляція, низькоінтенсивне лазерне випромінювання.

N.L. Poyedinok¹, O.B. Mikhailova², V.M. Khodakovsky³, A. Dudka²

¹ Institute of Food Biotechnology and Genomics of National Academy of Sciences of Ukraine, 2a, Osipovsky, 04123, Kyiv, Ukraine, tel +38 (044) 434 37 77, e-mail: iht@i.kiev.ua

² M.G. Kholodny Institute of Botany of National Academy of Sciences of Ukraine, 2, Tereshchenkivska St., 01601 Kyiv, Ukraine, tel +38 (044) 234 40 41, e-mail: inst@botany.kiev.ua

³ Institute of Physics of National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, 46, Nauki prosp., 03028, Kyiv, Ukraine, tel +38 (044) 525 31 38, e-mail: negriko@iop.kiev.ua

EFFECT OF LOW-INTENSITY LASER IRRADIATION ON THE CULTIVATED MACROMYCETES SEED CULTURE GROWTH ACTIVITY

Summary

Aim. The study of the effect of low-intensity laser radiation on the growth processes of spores and mycelia of cultured macromycetes. **Methods.** The research objects were pure cultures of basidiomycetes *Flammulina velutipes* 1974, *Ganoderma applanatum*, *Ganoderma lucidum* 1887, *Hericium erinaceus* 963, *Lentinus edodes* 520 и *Pleurotus ostreatus* 531. Helium-neon laser with radiation at the wavelength of 632.8 nm and argon ion laser 514.5 nm and 488.0 nm were used as the sources of coherent light. Irradiation has been carried out at the stages of spore germination and development of the vegetative mycelium. **Results.** The significant differences in photosensitivity between the species at different stages of ontogenesis have been revealed. The analysis of growth parameters allowed us to determine the optimal pacing modes for studied strains. It is expedient to carry out the light processing of *F. velutipes*, *G. applanatum* and *P. ostreatus* seed mycelium in the exponential and stationary growth phases, while for *G. lucidum* it should be done in the stationary phase. Irradiation of *H. erinaceus*

*spores by laser light with the wavelength 488 nm leads to the maximum stimulation of growth processes and biomass accumulation increased almost three times compared with the control. The photostimulation by red and blue light is equally effective at all the examined stages of *L. edodes* ontogenesis. The use of activated inoculum has reduced four times the number of its entry in the substrate. It has been established that the vegetative mycelium, which was formed from spores modified under the light influence, retains its ability to accelerate the growth and changes induced by light can be transmitted to the further ontogenetic stage from spores to mycelium. Conclusions. Low-intensity laser radiation can be effectively used to increase the biological activity of seed culture cultivated macromycetes to stimulate their growth and intensification of technological stages of cultivation.*

Key words: *macromycetes, seed culture, stimulation, low-intensity laser light.*

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бухало А.С. Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре. – К.: Наук. думка, 1988. – 144 с.
2. Кару Т.Й. Универсальный клеточный механизм лазерной биостимуляции: фотоактивация фермента дыхательной цепи цитохромоксидазы. Голография: фундаментальные исследования, инновационные проекты и нанотехнологии // XXVI школа по когерентной оптике и голографии. – Иркутск: «Папирус», 2008 – С. 156–175.
3. Культивирование съедобных и лекарственных грибов. Практические рекомендации / Под ред. А.С. Бухало. – К.: Чернобыльинформ, 2004. – 127 с.
4. Поядинок Н.Л. Перспективы использования искусственного света в биотехнологиях культивирования грибов. Обзор // Biotechnologia Acta. – 2013. – 6, № 6. – Р. 58–70.
5. Corrochano L.M. Fungal photobiology: a synopsis// IMA Fungus. – 2011. – V. 2, № 1. – P. 25–28.
6. Kamada T., Sano H., Nakazawa T., Nakahori K. Regulation of fruiting body photomorphogenesis in *Coprinopsis cinerea* // Fungal Genetics and Biology. –2010. – 47, № 11. – P. 917–921.
7. Moore D., Robson G.D., Trinci A.P.J. 21st Century Guidebook to Fungi. – Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2011. – 236 p.
8. Nakano Y., Fujii N., Kojima M. Identification of Blue-Light Photoresponse Genes in Mushroom Mycelia // Biosci. Biotechnol. Biochem. – 2010. – 74, № 10. – P. 2160 – 2165.
9. Poyedinok N.L., Potemkina J.V., Buchalo A.S., Negriyko A.M., Grygansky A. Ph. Stimulation with low-intensity laser light of basidiospore germination and growth of monocaryotic isolates in Medicinal Mushroom *Hericium erinaceus* (Bull.: Fr.) Pers. (Aphylophoromycetideae) // Int. J. Med. Mushr. – 2000. – 2, № 4. – P. 339–342.
10. Purschwitz J., Muller S., Kastner Ch. and Fischer R. Seeing the rainbow: light sensing in fungi // Current Opinion in Microbiology. – 2006. – 9, № 6. – P. 566–571.
11. Tisch D., Schmoll M. Light regulation of metabolic pathways in fungi // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2010. – 85, № 5. – P. 1259–1277.

Стаття надійшла до редакції 06.10.2014 р.

