

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИСКУССТВЕННОГО СВЕТА ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ ГРИБОВ

Н. Л. ПОЕДИНОК

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Киев

E-mail: poyedinok@ukr.net

Получено 12.11.2012

Искусственный свет используется в тепличном хозяйстве для повышения продуктивности и качества сельскохозяйственных и декоративных культур растений. Известно, что свет также играет определенную роль в жизнедеятельности нефотосинтезирующих организмов, в частности грибов, однако его использование в биотехнологии их культивирования в настоящее время ограничено. Имеется достаточный объем информации о влиянии искусственного света различной природы на морфогенез, метаболические процессы и продуктивность более чем 100 видов грибов, многие из которых являются продуцентами биологически активных соединений.

Описаны механизмы фотореакций разных грибов, что является неотъемлемой частью целенаправленной фоторегуляции их активности в биотехнологических процессах. Анализ этих исследований и опыта их практического использования позволяет прогнозировать перспективы применения искусственного света как в промышленном грибоводстве, так и при создании высокопродуктивных экологически чистых технологий целенаправленного синтеза конечного продукта.

Ключевые слова: грибы, искусственный свет, биотехнология, фоторегуляция.

В мире насчитывается более 2 тыс. видов съедобных грибов (в Украине — около 500), многие из которых обладают лечебными свойствами [1–4]. О лечебных свойствах шляпочных грибов известно из опыта многих стран мира и особенно Юго-Восточной Азии [5, 6]. Некоторые лекарственные виды лигнотрофных грибов, такие как шиитаке, опенок зимний, рейши и др., культивируют начиная с 600–900 гг. н. э. [7]. Однако интенсивное культивирование съедобных шляпочных грибов, в т. ч. имеющих лечебные свойства, начало развиваться лишь в 20-х гг. XX в., когда ученые стали применять технологию стерильного культивирования мицелия. Бурное развитие промышленного грибоводства, происходящее в последние 30 лет, базируется на полученных знаниях о биологических свойствах объектов культивирования. Современные технологии позволяют обеспечить получение плодовых тел, биомассы и продуктов метаболизма с желаемыми свойствами и в необходимом количестве.

Последние два десятилетия характеризуются интенсивными исследованиями биохимического состава и лечебных свойств шляпочных грибов. На их основе производят ряд нутрицевтиков, лекарственных и косметических препаратов (преимущественно зарубежные фирмы) (рис. 1) [8].



Рис. 1. Лекарственные препараты и различные виды пищевых добавок из макромицетов (7, 8):
 А — крестин (PSK) из *Trametes versicolor*;
 В — лентинан из *Lentinus edodes*;
 С — шизофиллан из *Schizophyllum commune*;
 D — бэфунгин из *Inonotus obliquus*

Соединения, входящие в состав лекарственных грибов, улучшают состояние иммунной системы человека, усиливают резистентность к различным видам патогенных бактерий и других микроорганизмов, обладают противоопухолевым, антиоксидантным действием, повышают адаптационные возможности организма, тормозят процессы старения, оптимизируют обменные процессы. Они также положительно влияют на нервную, эндокринную, половую и дыхательную системы, оказывают антиаритмическое и гипотензивное действие, снижают содержание холестерина, улучшают микроциркуляцию и тормозят процессы тромбообразования [9–13].

Метаболиты грибов эффективно действуют при заболеваниях легких и почек, хронических бронхитах, гиперлипидемии, циррозе печени, импотенции [14]. Регулярное употребление грибов, имеющих лечебные свойства, повышает устойчивость организма человека к инфекционным заболеваниям, помогает значительно сократить реабилитационный период после болезни [6].

Биологическое действие грибов обусловлено их способностью синтезировать различные по составу полисахариды: D-глюканы, галактозаминоглюканы и другие соединения [13, 14]. Эти соединения активируют иммунные клетки, увеличивающие продукцию цитокина и интерферона. Установлено, что препараты, изготовленные из плодовых тел и мицелиальной массы грибов, уменьшают негативное воздействие хемо- и радиотерапии. В связи с ухудшением экологической ситуации актуальными для микобиотехнологии становятся поиск экологически чистых регуляторов роста и повышение биологической активности грибов в культуре. Одним из таких факторов является природный регулятор всего живого на Земле — свет.

Механизмы фоторецепции грибов

Важной отраслью технологического развития агрокультуры является использование искусственного освещения для регуляции роста, морфогенеза и ускорения биосинтеза функциональных продуктов. Исследование механизмов фотореакций грибов является сложной задачей как с фундаментальной, так и с практической точки зрения. Знание механизмов фоторецепции продуцента — неотъемлемая часть целенаправленной фоторегуляции его активности в биотехнологических процессах.

Хотя грибы и не относятся к фототрофным организмам, для большинства из них

свет служит морфогенетическим фактором. Влиянию света на их рост и развитие посвящено большое количество исследований [15–30]. Грибы, одни из древнейших организмов нашей планеты, имеют фоторегуляторную систему микохром, оптические свойства которой отображает наличие наибольшего скачка в спектре Солнца в области 400 нм. Отличительной чертой этой системы является зависимость ряда стадий морфогенеза и плодообразования от длительности и интенсивности синего и ультрафиолетового света [31, 32].

Еще в 1950 г. Hawker разделила грибы по отношению к свету на 4 группы [33]. Вопросы фоторецепции световой энергии в мицелии и механизмы реакций, которые происходят после поглощения света, достаточно сложны и до настоящего времени не исследованы. Углубленное изучение светового воздействия на грибы привело к открытию микохромных систем у представителей разных таксономических групп: аско-, базидио-, дискомицетов. Большинство грибов, у которых установлено наличие микохромных систем, имеют каратиноидные и меланиновые пигменты [34]. Молекулярную основу энергетического метаболизма грибов составляют цепи электронного транспорта (ЦЭТ), компонентами которых являются флавины, цитохромы и хиноны. Свет, непосредственно влияющий на компоненты ЦЭТ, может поглощаться ими и изменять их активность. Он способен активизировать непосредственно компоненты ЦЭТ, которые находятся в лимитирующих звеньях энергетического метаболизма, участвующих в регуляции. Поэтому подсвечивание грибов светом в диапазоне от 400 нм приводит к активации разных спектральных форм молекул-переносчиков электронов, что нарушает баланс между временем жизни этих форм и может привести к временному рассогласованию многостадийных биохимических реакций [35, 36].

Световыми сенсорами являются хромопротеины — низкомолекулярные соединения, которые поглощают свет в определенных участках спектра и инициируют реакции протеинов. На молекулярном уровне у грибов можно выделить три светочувствительные системы [37]. Чувствительность к синему свету обеспечивается фоторецептором на основе флавина, который сам действует как передающий источник. Чувствительность к красному свету реализуется с помощью фитохрома — молекулы, которая до недавнего времени считалась присущей только растениям. Эти фоторецепторы, отвечающие за

красный и дальний красный свет, известны давно, а рецепторы синего света — криптохромы и фототропины — были открыты в 90-х гг. XX в. [38]. Недавно открыты опсиновые системы на основе ретиналя, биологические функции которых еще требуют изучения.

Важные данные о влиянии света на развитие грибов получены сравнительно недавно, в частности при выявлении генов, ответственных за реакцию на свет. Так, в 2006 г. Gorrochano, Galland сообщили об особенностях регулирования развития и поведения грибов светом [39]. Было обнаружено, что наиболее эффективное влияние на фотоморфогенез грибов оказывает синий свет, который также может активировать метаболизм или прямо влиять на рост грибных структур. Описано несколько видов фоторецепторов в грибах [40, 41]. Выделение и характеристика фоторецепторов грибов основаны на идентифицированных генах WC-1 и WC-2 *Neurospora crassa* [42, 43]. Гены, похожие на WC-1 и WC-2, были идентифицированы в геномах некоторых аско-, базидио- и зигомицетов; многие из этих генов необходимы для фотосоответа грибов на свет. Гены, ответственные за фоторецепторы синего света, найдены у базидиомицетов *Coprinus cinereus* и *Lentinus edodes*. Считают, что эти гены являются гомологами WC-1 и WC-2 сумчатого гриба *Neurospora crassa*. Высказано предположение, что WC-комплексы возникли на ранних стадиях эволюции грибов для регуляции их фотореакции как фоторецепторы и транскрипционные факторы. Кроме того, исследование геномов грибов позволило идентифицировать фоторецепторные гены. Некоторые из них обладают неожиданными свойствами, например, чувствительные к красному свету фитохромы, поглощающие синий свет криптохромы и родопсин [44, 45].

На 9-м Международном экологическом конгрессе в Эдинбурге в августе 2010 г. на заседании специализированной группы «Фотобиология грибов» были заслушаны доклады, где обсуждали последние результаты исследований о молекулярных механизмах фоточувствительности грибов из разных классов (аско-, базидио- и зигомицеты) и их реакциях на свет [46]. У *Aspergillus nidulans* красный и голубой свет регулируют баланс между половым и неполовым развитием [47]. Молекулярные механизмы фоточувствительности исследовали также у *Neurospora crassa* [48–55]. У этого гриба свет способствует накоплению каротиноидов

в вегетативном мицелии, регулирующих бесполое и половое развитие.

Реакцию на свет зигомицета *Phycomyces blakesleeanus* исследовал нобелевский лауреат М. Дельбрюк в середине 50-х гг. XX в. на модельном объекте для сенсорного восприятия [56]. Менее изученным зигомицетом, которому свойственны различные световые реакции, является *Mucor circinelloides* — гриб, способный легко трансформироваться с помощью экзогенных ДНК. Свет способствует накоплению β -каротина у *Mucor circinelloides* [57, 58].

Развитие шляпочных грибов требует наличия соответствующего цикла «свет–темнота» [45]. Эта светозависимая регуляция развития детально исследована у *Coprinopsis cinerea*. Недавно были идентифицированы фотосоответы генов на синий свет в мицелии гриба *Pleurotus ostreatus* (вешенка обыкновенная) [59]. У таких видов макромицетов, как *Polyporus arcularius*, *Lentinus edodes*, *Agaricus bisporus*, идентифицированы фоторегулируемые гены, контролирующие энзиматическую активность, в частности тирозиназы [60].

Протеины, подобные WC-1 и WC-2, идентифицированы у большинства грибов, и многие из них отвечают за чувствительность к свету. Кроме того, большинство геномов грибов содержат гены других фоторецепторов, но их роль в значительной степени остается невыясненной. Работа группы «Фотобиология грибов» способствовала развитию представлений о фоторецепторах и фотореакциях грибов и разработке новых направлений исследований [46].

В литературе мы не нашли данных, свидетельствующих о необходимости света для развития вегетативного мицелия шляпочных грибов до начала плодообразования. Однако отмечено, что световое воздействие влияет на морфологию культур. Отсутствие или наличие светового воздействия в период вегетативного роста мицелия сказывается на характере дальнейшего плодоношения [61, 62]. Относительно времени проявления фоточувствительности вегетативного мицелия были выдвинуты и проверены две гипотезы: фотоиндукция проявляется, когда мицелий становится физиологически зрелым, и фотоиндукция начинается, когда ресурсы пространства и питания исчерпаны [63]. В результате проведенных исследований было подтверждено второе предположение. Эту гипотезу объяснили следующим образом: при условии полного исчерпания ресурсов питания и пространства мицелии

альный рост задерживается и происходит вынужденная перестройка метаболизма, что приводит к воспроизведению в клетках мицелия гипотетического фоторецепторного предшественника, способного поглощать световую энергию. При поглощении световой энергии образуются специфические вещества, стимулирующие образование плодовых тел.

Таким образом, анализ изучения механизмов фоторецепции у грибов дает основания утверждать, что свет может участвовать в целенаправленной регуляции их морфогенеза и биологической активности, и это, несомненно, может быть использовано для создания новых экологически чистых интенсивных технологий их культивирования.

Роль источников искусственного света в исследовании грибов

Для того, чтобы понять биологические явления, связанные с фотоответом, очень важно точно регулировать как длину волны, так и интенсивность света. Однако обычные источники света, такие как лампы накаливания или люминесцентные, имеют широкий спектр длин волн, поэтому с их помощью трудно определить влияние длин волн определенного диапазона. Прогресс в развитии технологии синих, зеленых, красных светоизлучающих диодов сделал возможным использование определенных участков оптического спектра с точным контролем интенсивности излучения (рис. 2). Так, с использованием светодиодов видимого диапазона исследовали влияние света на мицелий *Coprinus cinereus* [64]. Было обнаружено, что подавление фазы роста синим светом зависит от его интенсивности, в то время как красный и дальний красный свет независимо от его интенсивности не влияет на фазу роста.

Эффекты спектральной зависимости фотореакции грибов описаны во многих работах. Кроме упомянутых выше эффектов, связанных с действием синего света и сравнение этого действия с ответной реак-

цией на красный и дальний красный свет, исследовали влияние света других участков спектра. Была изучена спектральная чувствительность фотостимулирующего и фотоингибирующего воздействия на развитие гриба *Coprinus congregatus* в диапазоне 405–730 нм [65]. Культуры облучали в течение 12 ч постоянным числом падающих квантов. Спектральная чувствительность процессов фотоиндуцирования образования примордиев, фотоподавление их развития и фотодозирование имели сходные характеристики, что дает основание считать, что в морфогенезе плодовых тел участвуют одни и те же фоторецепторы. Спектры фотоингибиторного эффекта были исследованы в области 407–690 нм. Наиболее эффективными были волны на синем участке спектра (445 нм). Волны длиннее 510 нм были малоэффективными. Общая форма этого спектра была похожа на форму спектра, полученного для многих типов реакций на синий свет, в которых фоторецептором считался флавопротеин. Реакция *Coprinus congregatus* является типичным примером «реакции на синий свет». Многие организмы обладают широким набором физиологических реакций на синий и ближний УФ-свет. Так называемая «реакция на синий свет» известна для многих типов организмов: бактерий, грибов, растений и животных. Ранее считали, что рецепторами, ответственными за «реакцию на синий свет», являются каротины и флавины, однако более поздние работы 70–80-х гг. прошлого века свидетельствуют об участии в этих процессах флавонов [65].

Хотя примененные методы анализа не позволяют детектировать быстрые индуцированные светом реакции, их результаты могут быть важными для понимания реакции грибов на свет разных диапазонов длин волн.

Фоторегуляция метаболизма грибов

Много исследований посвящено фоторегуляции метаболизма грибов [26, 66, 67]. Эта информация может послужить основой для усовершенствования биотехнологических процессов.

Известно, что каротиноиды выполняют защитную функцию в организме животных и человека [68]. Организм человека их не вырабатывает, и это является основной причиной отсутствия их получения в химическом и биотехнологическом производстве [69]. Эти пигменты могут действовать как антиоксиданты и поглощают синий свет. Изучение синтеза каротиноидов грибами

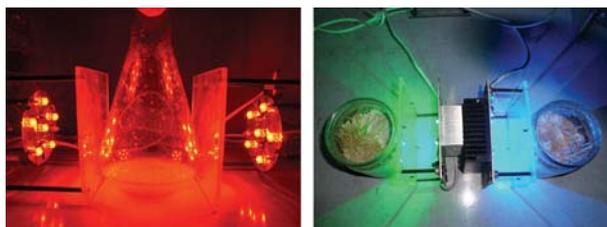


Рис. 2. Использование светодиодов при культивировании грибов

началось более 100 лет назад [70], у *Phycomyces blakesleeanu* — с 50-х гг. XX в. [71–74]. Среди грибов-продуцентов каротиноидов интерес для промышленности представляют зигомицеты *Blakeslea trispora* и мукооровые *P. blakesleeanus* и *Mucor circinelloides*. У *P. blakesleeanus* изучены синтез каротиноидов и его реакция на свет. Как короткие импульсы света, так и длительное освещение вызывают увеличение накопления каротина [75]. Такой промышленно важный гриб, как *Gibberella fujikuroi* (*Fusarium moniliforme*), синтезирует значительное количество каротиноидов при выращивании на свету, и его мицелий становится оранжевым [76], тогда как в темноте он белый, с низким содержанием каротиноидов. В отличие от *Neurospora*, которой достаточно нескольких секунд подсветки для индукции синтеза каротиноидов [77], для *Gibberella fujikuroi* требуется по меньшей мере 8 мин фотоиндукции [76].

В настоящее время есть основания полагать, что у меланинсодержащих грибов существуют, как минимум, две фоторецепторные системы: микохромная и система в качестве первичного фоторецептора меланинового пигмента [78]. Известно, что пигменты коричневого и черного света вырабатываются клетками многих живых организмов как защитная реакция в ответ на разного вида излучения. Имеются данные о положительном влиянии освещения в видимой части спектра на интенсивность пигментации разных видов микромицетов. Так, низкоинтенсивный свет в синей части спектра является стимулятором синтеза меланина у *Inonotus obliquus*. Облучение лазерным светом в значительно большей степени индуцировало синтез меланина, чем облучение неполяризованным светом [79].

Свет стимулирует синтез полисахаридов у *Penicillium isariiforme*. Кроме того, синий свет увеличивает выделение грибом лимонной кислоты [80]. Влияние света на углеводный обмен обнаружено и у *P. blakesleeanus* [81]. Доказано, что свет высокой степени интенсивности стимулирует у этого гриба пентозофосфатные пути метаболизма и блокирует поступление пирувата. Хотя молекулярные механизмы, лежащие в основе фоторегуляции поглощения глюкозы, не полностью выяснены, известно, что активность энзимов, ответственных за биосинтез метаболитов у *P. blakesleeanus*, по-видимому, частично регулируется светом [82].

У *Blastocladiella emersonii* свет стимулирует синтез полисахаридов и снижает

активность глюкозо-6-фосфат дегидрогеназы [83]. Содержание полисахаридов в мицелии увеличивается на свету в два раза.

Облучение низкоинтенсивным лазерным светом 632,8 нм и 488,0 нм увеличивает синтез полисахаридов у *Ganoderma lucidum* более чем на 60% и способствует повышению содержания в экзополисахаридах ксилорозы и глюкозы, а также и существенному (вдвое) уменьшению маннозы в стационарной культуре гриба на жидкой среде. При глубинном культивировании *G. lucidum* на такой же среде облучение инокулюма в аналогичных режимах, напротив, приводит к уменьшению содержания ксилорозы и глюкозы и увеличению (в 5–6 раз) маннозы. Авторы полагают, что трансформация световой энергии, которая поглощается грибными клетками, в значительной степени определяется условиями культивирования гриба [79]. Красный свет ($\lambda = 660$ нм) вызывает увеличение синтеза экзополисахаридов на 15% у аскомицета *Morchella conica* и на 18% — у *Morchella esculenta*. Эти грибы не обладают чувствительностью к синему свету.

Известно, что свет может ингибировать поглощение глюкозы у *Aspergillus ornatus* [84], а глюкозоамилазная активность мицелия *Aspergillus niger*, подвергнувшегося воздействию голубого света, увеличивается более чем в 2,5 раза по сравнению с мицелием, выращенным в темноте [85]. Полученные на свету культуры *P. blakesleeanus* обладают более высокой активностью алкогольдегидрогеназы [86].

Свет контролирует ряд метаболических процессов у *Aspergillus giganteus*. У этого гриба появление некоторых полисахаридов [87, 88], а также количество глюканов [89] или гликогена [90] зависит от интенсивности света. Кроме того, внутриклеточный синтез, деградация углеводов, а также некоторые этапы гликолиза, пентозофосфатного пути и цикла лимонной кислоты изменяются в ответ на освещение. Световые эффекты на промежуточной стадии гликолиза известны для различных грибов.

При освещении грибного мицелия первым объектом воздействия фотонов является клеточная стенка. Некоторые исследования свидетельствуют об изменении состава клеточной стенки в ответ на свет. Переходные изменения в структуре клеточной стенки были обнаружены у *P. blakesleeanus* [91]. Содержание хитина в клеточной стенке *A. giganteus* удваивается, если мицелий выращивают на свету [87]. У этого гриба уровни S- и R-глюканов

в мицелии изменяются после воздействия света. Облучение *Trichoderma harzianum* влияет на ферменты, участвующие в биосинтезе компонентов клеточной стенки: уже через 10 мин освещения удельная активность бета-1,3-глюкансинтетазы увеличивается примерно на 130%, а хитинсинтазы уменьшается на 50% [92].

Китайские ученые выявили фоторегулируемые гены у *Alternaria alternata*, контролирующие метаболизм липидов и окисление жирных кислот [93].

Несмотря на важность нуклеотидов и нуклеозидов для грибной клетки в процессах энергетического метаболизма и регуляции окислительно-восстановительных реакций, количество работ по их фоторегуляции у грибов ограничено. Известно, что у *Blastocladiella emersonii* при росте на свету содержание нуклеиновых кислот в клетке растет быстрее, чем в темноте, и увеличивается на 28% [83].

Доказано влияние света на поглощение аминокислот и синтез протеина различными грибами. У *Aspergillus ornatus* потребление многих аминокислот значительно снижается на свету, хотя поглощение лизина увеличивается [84]. У *Trichoderma viride* активность декарбоксилазы глутаминовой кислоты, которая катализирует ее альфа-декарбоксилирование, индуцируется светом [94, 95]. Количество гамма-аминомасляной кислоты в мицелии *Monascus pilosus* после освещения заметно увеличивается [96]. Содержание протеина у *Blastocladiella emersonii*, выращенного на свету, возрастает более чем на 30% [84].

Циклический аденозинмонофосфат (цАМФ) у эукариот является вторичным мессенджером. Это соединение образуется в ответ на ряд внеклеточных стимулов и регулирует различные биохимические процессы. Основными регуляторами уровня цАМФ в грибах являются аденилатциклаза и фосфодиэстераза [97]. Световые импульсы существенно влияют на уровни цАМФ у *T. viride* [98, 99], вызывая быстрое, но кратковременное повышение внутриклеточной концентрации АТФ и цАМФ, которые могут индуцировать фосфорилирование протеинов в ответ на световой импульс.

Фоточувствительность метаболизма азота у грибов изучена недостаточно. Однако некоторые исследователи полагают, что существует связь между светом и азотным обменом [100–102]. Обнаружено, что среди генов, контролирующих циркадный ритм, есть несколько генов, участвующих в мета-

болизме азота [103]. У *N. crassa* синий свет индуцирует снижение нитратредуктазной активности [104]. Суммируя эту информацию, можно предположить, что свет влияет на метаболизм азота, однако для подтверждения этой гипотезы необходимы дополнительные исследования.

В настоящее время доказано влияние света на вторичный метаболизм грибов. Отрицательное воздействие света на синтез афлатоксина *Aspergillus flavus* было показано еще 40 лет назад. Свет тормозил синтез микотоксинов альтернариол и альтернариол монометилового эфира *A. alternata* [105, 106]. Более поздние исследования показали, что синтез афлатоксина В1 и охратоксина 1 *Aspergillus flavus* и *Aspergillus ochraceus*, соответственно, усиливается при выращивании их на свету. Фоторегуляция токсинообразования обнаружена и у некоторых других видов грибов — *A. nidulans* [107], *A. parasiticus* [108], *A. flavus* [109], *Hypocrea atroviridis* [110,111], *Fusarium verticillioides* [112]. Так, свет является важным индуктором биосинтеза церкоспорина у *Cercospora* ssp. [113]. Обнаружено, что у гриба *Monascus*, который используется в традиционной восточной кухне, красный свет оказывает больший стимулирующий эффект на синтез вторичных метаболитов, чем синий, стимулирующий синтез только одного метаболита [96].

Использование света при культивировании грибов

Сейчас преобладает эмпирический подход к разработке методов светового воздействия на грибы. Это связано с отставанием теоретического и экспериментального обоснования механизма взаимодействия низкочастотного излучения с организмом грибов. Тем не менее практическое использование света в биотехнологии возможно даже в отсутствие общепринятых выводов о механизмах его действия (естественно, знание соответствующих механизмов способствовало бы повышению эффективности фотобиохимических реакций), но при условии тщательного исследования спектра действия, наиболее эффективных длин волн, режимов облучения (интенсивности, дозы, геометрии, поляризации, когерентности и т. п.).

Как перспективный природный экологически чистый регуляторный фактор, свет в видимой части спектра уже используют в биотехнологии глубинного культивирования мицелиальных грибов [114] рода

Aspergillus. Было установлено, что свет длиной волны 650 и 530 нм существенно влияет на образование регуляторов роста и интенсивность ростовых процессов этого гриба, а также является модификатором липидного и углеводного состава грибных спор. Изменения, вызванные светом, имели пролонгированное действие и оказывали влияние на дальнейшую онтогенетическую стадию от спор до мицелия. В вегетативном мицелии, сформировавшемся из модифицированных под действием света спор, также сохраняется способность к ускоренному росту, наблюдается изменение в углеводном и липидном составе, а следовательно, и в составе и активности соответствующих ферментов. Кроме того, изменялась активность экзоэнзимов, в частности целлюлозолитического комплекса. Показано, что характер биохимических изменений в клетках грибов зависит как от длины волны, так и от интенсивности освещения, причем снижение интенсивности света сопровождалось усилением его регуляторного действия. Таким образом, варьируя параметры освещения, можно получить споры заданного качества.

Инфракрасные лучи в определенных дозах вызывают усиление роста культур лекарственных грибов *Coriolus vaporarius* и *Serpula lacrimans*. Отсутствие или наличие светового воздействия в период вегетативного роста мицелия сказывается на характере последующего плодоношения *Coprinus congregatus* [115]. Обилие, скорость и одновременность плодоношения зависят от предварительного пребывания мицелия в темноте.

В настоящее время в биотехнологии широкое применение нашли лазеры (рис. 3). Возможность целенаправленного воздействия лазера на внутриклеточные процессы обусловлена селективным действием монохроматического света на электроны фоточувствительных структур, фоторецепторы у микроорганизмов. Преимуществом лазерного излучения является возможность создания высокой спектральной яркости излучения, не достигаемой при использовании обычных некогерентных источников света. Такие свойства позволяют говорить о возможности реализации высокоэффективных биотехнологий для получения культур с высокой биологической активностью, повышенным внутри- и внеклеточным содержанием биологически активных веществ. В то же время практическое использование монохроматического света в биотехнологических процессах ограничено из-за отсутствия знаний о механизмах

действия света, эффективных длин волн и режимов облучения. Не все высказанные положения являются бесспорными, некоторые из них — лишь теоретические гипотезы и окончательно не подтвержденные концепции. Одним из спорных остается, в частности, вопрос о специфичности воздействия лазерного излучения низкой интенсивности на биологические объекты. Одни исследователи [116] считают, что когерентность лазерного излучения не является определяющей при воздействии света на живой организм, другие обосновали наличие биологической активности у когерентного лазерного излучения посредством механизма пространственной неоднородности лазерного поля [117]. Эффект стимулирования роста и биологической активности под влиянием низкоинтенсивного излучения обнаружен у некоторых бактерий и дрожжей, а также у многих видов высших растений и животных [118].

Совместные исследования, проведенные коллективами Института ботаники им. Н. Г. Холодного и Института физики НАН Украины, также доказывают перспективность использования искусственного света (когерентного и некогерентного) в биотехнологии культивирования съедобных и лекарственных грибов [66]. Лазерное излучение в дозах 45–230 мДж/см² активизировало процесс прорастания спор у *Hericium erinaceus*, в зависимости от штаммовой принадлежности, в 10–10⁵ раз [25]. Причем, действие лазера



Рис. 3. Фемтосекундный и He-Ne лазеры, используемые в исследованиях грибов

было тем эффективней, чем ниже начальный процент прорастания спор. Отмечено сокращение времени прорастания облученных спор и формирования воздушного мицелия. Использование низкоинтенсивного лазерного излучения в качестве стимулятора позволило втрое увеличить скорость роста моноспоровых культур.

Проведенные исследования дали возможность установить влияние низкоинтенсивного света, полученного из различных источников, на линейный рост и накопление биомассы вегетативного мицелия различными видами макромицетов (*Lentinus edodes*, *Pleurotus ostreatus*, *Hericium erinaceus*, *Ganoderma lucidum*, *Inonotus obliquus*, *Agaricus bisporus*) [26–30, 119, 120]. Отмечено, что фотобиологический эффект после облучения мицелия более четко выражен при росте грибов на жидкой среде. Облучение посевного мицелия синим и красным светом приводит к активизации и увеличению скорости роста культур, сокращению сроков ферментации при глубинном культивировании и периода, предшествующего плодоношению, а также сроков плодоношения при твердофазной ферментации (рис. 4). При этом происходит значительное увеличение урожайности плодовых тел и улучшение их качества. Низкоинтенсивный свет в видимой части спектра использовался в биотехнологии глубинного культивирования не только как стимулятор роста, но и для синтеза биологически активных веществ — полисахаридов, меланинов, антибиотиков (рис. 5).

Таким образом, хотя искусственное освещение уже десятки лет используется в оранжереях и тепличных комбинатах при ускоренном выведении новых сортов сельскохозяйственных культур, размножении ценного посевного материала в селекционных центрах, в теоретических исследованиях биохимии, биофизики и генетики растений, его применение в грибоводстве и биотехнологии глубинного культивирования грибов-продуцентов биологически активных соединений ограничено. Тем не менее, результаты многочисленных исследований фотореакций и механизмов фоторепции у грибов позволяют говорить о возможности реализации высокоэффективных микобиотехнологий, базирующихся на использовании искусственного освещения, что открывает широкие перспективы для целенаправленного регулирования морфогенеза и метаболизма грибов-продуцентов.

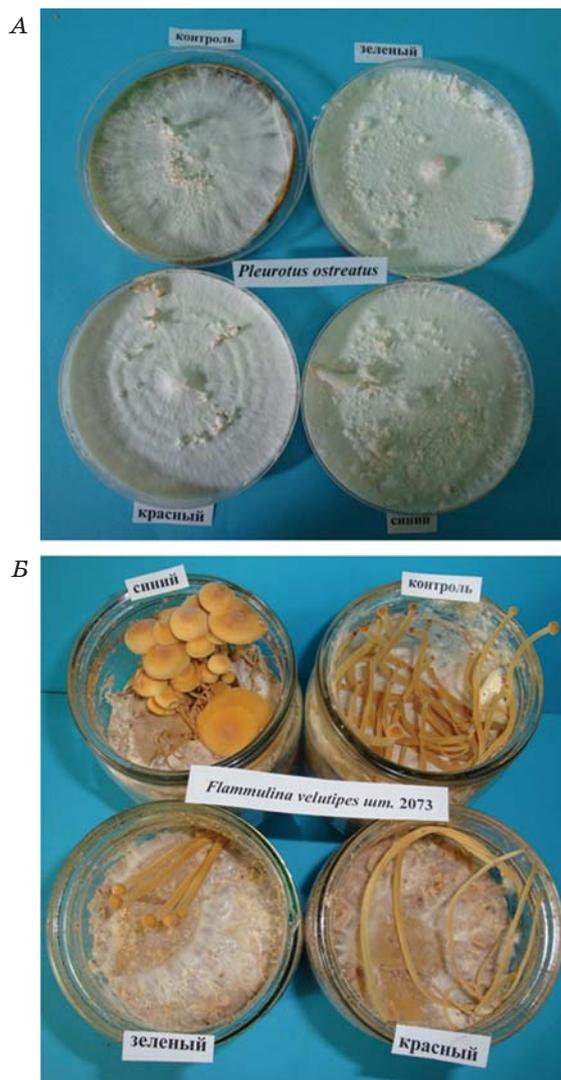


Рис. 4. Фотостимуляция роста, образования примордиев и плодообразования:

А — у *Pleurotus ostreatus*;
Б — у *Flammulina velutipes*

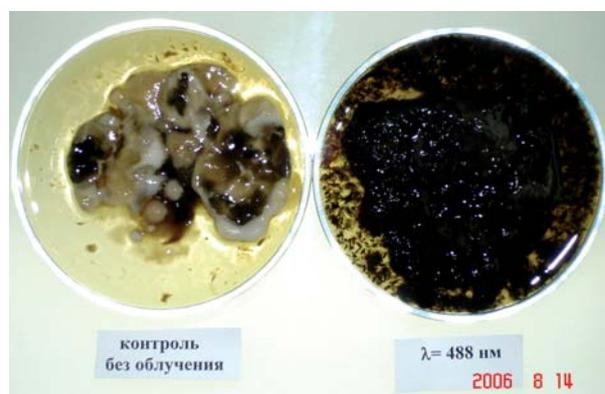


Рис. 5. Влияние облучения на синтез меланина

ЛИТЕРАТУРА

1. *Chang S. T., Miles Ph.G.* Mushrooms. Cultivation, nutritional value, Medicinal effect and Environmental impact. — CRC Press, London, New York, Washington, 2004. — 451 p.
2. *Wasser S. P., Sytnik K. M., Buchalo A. S., Solomko E. F.* Medicinal mushrooms: past, present and future // Укр. ботан. журн. — 2002. — Т. 59, № 5. — С. 499–524.
3. *Dai Yu-Ch., Yang Zh-L., Cui B-K., Yu Ch-J.* Species diversity and utilization of medicinal mushrooms and fungi in China (review) // Int. J. Med. Mushr. — 2009. — V. 11, N 3. — P. 287–302.
4. *Бухало А. С., Бабицкая В. Г., Бисько Н. А. и др.* Биологические свойства лекарственных макромицетов в культуре /Под ред. чл.-кор НАН Украины С. П. Вассера. — К.: Альтерпрес, 2011. — Т.1. — 212 с.
5. *Yang Q. Y., Jong S. C.* Medicinal mushrooms in China // Mushroom Sci. — 1989. — N 12. — P. 644.
6. *Ying J.-H., Mao X., Ma Q.* Icones of medicinal fungi from China /Transl. X. Yuehan. — Beijing: Sci. Press, 1987. — 575 p.
7. *Wasser S. P., Weis A. L.* Medicinal Properties of Substances Occurring in Higher Basidiomycetes mushrooms: Current Perspectives (Review) // Int. J. Med. Mushr. — 1999. — V. 1, N 1. — P. 31–62.
8. *Ikekava T.* Beneficial effects on edible and medicinal mushrooms on health care // Ibid. — 2001. — V. 3, N 4. — P.291–398.
9. *Бухало А. С., Соломко Е. Ф., Митропольська Н. Ю.* Базидіальні макроміцети з лікарськими властивостями // Укр. бот. журн. — 1996. — Т. 53, № 3. — С. 192–200.
10. *Соломко Э. Ф., Бухало А. С., Митропольская Н. Ю.* Лекарственные свойства базидиальных макромицетов // Пробл. эксперим. бот. екол. росл. — 1997. — Вып.1. — С. 156–167.
11. *Chang S. T.* Global impact of edible and medicinal Mushrooms on human welfare in the 21-st century: nongreen revolution // Int. J. Med. Mushr. — 1999. — V. 1, N 1. — С. 1–7.
12. *Денисова Н. П.* Лечебные свойства грибов. Этномикологический очерк. — Санкт-Петербург: СПбГМУ, 1998. — 60 с.
13. *Wasser S. P., Weiss A. L.* Medicinal mushrooms *Lentinus edodes* (Berk.)Sing. Shiitake mushroom / Ed. Nevo E. — Peledfus Publ. House: Haifa, Israel, 1997. — 95 p.
14. *Даниляк М. І., Решетников С. В.* Лікарські гриби. Медичне застосування та проблеми біотехнології. — К.: Ін-т ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, 1996. — 65 с.
15. *Gottlieb D.* The physiology of spore germination in fungi // Bot. Rev. — 1950. — V. 16, N 5. — P. 229–256.
16. *Reijnders A. S.* Les problemes du developement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins. — Haag: Junk, 1963. — 412 p.
17. *Gressel J.* Blue light photoreception // Photochem. Photobiol. — 1979. — V. 30, N 6. — P. 749–754.
18. *Gressel J., Rau J. W.* Photocontrol of Fungal development // Encyclopedia of Plant Physiology, V. 16B, Photomorphogenesis. — Berlin: Springer-Verlag, 1983. — P. 603–639.
19. *Manachere G., Bastoull-Descollonges Y.* Conditions essential for controlled fruiting of Macromycetes — a revive // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1980. — V.75, N 2. — P. 255–270.
20. *Fries N.* Basidiospore germination in species of Boletaceae // Mycotaxon. — 1983. — V. 18, N 2. — P. 345–354.
21. *Fries N.* Ecological and evolutionary aspects of spore germination in the higher basidiomycetes // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1987. — V. 88, N 1. — P. 1–7.
22. *Горовой Л. Ф.* Влияние света на морфогенез шляпочных грибов. — К.: Институт ботаники им. Н. Г. Холодного, 1989. — 44 с.
23. *Deploey J. J.* The effects of temperature, nutrients, and spore concentration on germination of conidia from *Dactylomyces thermophilus* // Biodeterior. Res. — 1990. — V. 3, N 3. — P. 617–626.
24. *Deploey J. J.* Some factors affecting the germination of *Thermoascus aurantiacus* ascospores // Mycologia. — 1995. — V. 87, N 3. — P. 362–365.
25. *Poyedinok N. L., Negrijko A., Potemkina J. V.* Stimulation with low-intensity laser light of basidiospore germination and growth of monocaryotic isolates in Medicinal Mushroom *Hericium erinaceus* (Bull.: Fr.) Pers. (Aphyllorphomycetidae) // Int. J. Med. Mushr. — 2000. — V. 2, N 4. — P. 339–342.
26. *Poyedinok N. L., Negrijko A., Potemkina J.* Influence of Low-intensity Laser Radiation on the Growth and Development of *Hericium erinaceus* (Bull.:Fr.) Pers. and *Pleurotus ostreatus* (Jacq.:Fr.) Kumm. // Ibid. — 2001. — V. 3, N 2–3. — P. 199.
27. *Poyedinok N. L., Buchalo A. S., Negrijko A.* The Action of Argon and Helium-Neon Laser Radiation on Growth and Fructification of Culinary-Medicinal Mushrooms *Pleurotus ostreatus*, *Lentinus edodes* and *Hericium erinaceus* // Ibid. — 2003. — V.5, N 4. — P. 251–257.
28. *Poyedinok N. L.* Prospects of application low intensity laser light in biotechnologies of cultivation of edible mushrooms // Ibid. — 2005. — V. 7, N 3. — P. 448–452.
29. *Поєдинок Н. Л., Негрейко А. М.* Использование лазерного света при культивировании некоторых видов съедобных грибов // Биотехнология. — 2003. — № 3. — С. 66–78.

30. *Поединок Н. Л., Сиваш А. А., Негрейко А. М.* Рост *Ganoderma lucidum* в глубинной и поверхностной культуре после световых воздействий. Материалы Международной научной конференции «Современное состояние и перспективы развития микробиологии и биотехнологии». — Минск-Раков, 1–2 июня 2006. — С. 164–169.
31. *Крицкий М. Ф.* Некоторые биохимические аспекты фоторегуляции физиологических и морфологических процессов у грибов. (Сб. статей. Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений). — М.: Наука, 1976. — С. 97–111.
32. *Kumagai T.* Blue and Near Ultraviolet Reversible Photoreaction in Conidial Development of Certain Fungi. Blue Light Syndrom. — Berlin: Springer, 1980. — P. 260.
33. *Hawker H. E.* Physiology of fungi. — London: Univ. Press, 1950. — P. 360.
34. *Жданова Н. Н., Василевская А. И.* Экстремальная экология грибов в природе и эксперименте. — К.: Наук. думка, 1982. — 168 с.
35. *Каневский В. А., Сиваш А. А.* Структура солнечного спектра. Механизмы фоторегуляции в биологии — К.: Институт ботаники им. Н. Г. Холодного, 1988. — 29 с.
36. *Кару Т. Й.* Универсальный клеточный механизм лазерной биостимуляции: фотоактивация энзима дыхательной цепи цитохром-оксидазы. Голография: фундаментальные исследования, инновационные проекты и нанотехнологии. Материалы XXVI школы по когерентной оптике и голографии. — Иркутск: «Папирус», 2008. — С. 156–175.
37. *Purschwitz J., Muller S., Kastner Ch., Fischer R.* Seeing the rainbow: light sensing in fungi // *Curr. Opin. Microbiol.* — 2006. — V. 9, N 6. — P. 566–571.
38. *Larinet P., Dunand C.* Plant Photoreceptors: Phylogenetic Overview // *J. Mol. Evol.* — 2005. — V. 61, N 4. — P. 559–569.
39. *Corrochano L. M., Galland P.* Photomorphogenesis and gravitropism in fungi / *The Mycola. V. I. Growth, Differentiation and Sexuality* // Eds. U. Kues, R. Fisher. — Berlin: Springer-Verlag, 2006. — P. 233–259.
40. *Corrochano L.M.* Fungal photoreceptors sensory molecules for fungal development and behaviour // *Photochem. Photobiol. Sci.* — 2007. — V. 6, N 7. — P. 725–736.
41. *Herrera-Estrella A., Horwitz B. A.* Looking through the eyes of fungi: molecular genetics of photoreception // *Mol. Microbiol.* — 2007. — V. 64, N 1. — P. 5–15.
42. *Ballario P., Vittirioso P., Magrelli A. et al.* White collar-1, a central regulator of blue light responses in *Neurospora*, is a zinc finger protein// *EMBO J.* — 1996. — V. 15, N 7. — P. 1650–1657.
43. *Linder H., Machino G.* White collar-2, a partner in blue-light signal transduction, controlling expression of light-regulated genes in *Neurospora crassa* // *Ibid.* — 1997. — V. 16, N 1. — P. 98–109.
44. *Galagan G. V., Calvo S. E. et al.* The genome sequence of the filamentous fungus *Neurospora crassa* // *Nature.* — 2003. — V. 422. — P. 859–868.
45. *Kamada T., Sano H., Nakazawa T., Nakahori K.* Regulation of fruiting body photomorphogenesis in *Coprinopsis cinerea* // *Fung. Genet. Biol.* — 2010. — V. 47, N 11. — P. 917–921.
46. *Corrochano L. M.* Fungal photobiology: a synopsis// *IMA Fungus.* — 2011. — V. 2, N 1. — P. 25–28.
47. *Purschwitz J., Muller S., Fischer R.* Mapping the interaction sites of *Aspergillus nidulans* phytochrome FphA with the global regulator VeA and the White Collar protein LreB // *Mol. Genet. Genomics.* — 2009. — V. 281, N 1. — P. 35–42.
48. *Rodriguez-Romero J., Corrochano L. M.* The gene for the heat-shock protein HSP100 is induced by blue light and heat-shock in the fungus *Phycomyces blakesleeanus* // *Curr. Genet.* — 2004. — V. 46, N 5. — P. 295–303.
49. *Schwerdtfeger C., Linden H.* Blue light adaptation and desensitization of light signal transduction in *Neurospora crassa* // *Mol. Microbiol.* — 2001. — V. 39, N 4. — P. 1080–1087.
50. *Schwerdtfeger C., Linden H.* VIVID is a flavoprotein and serves as a fungal blue light photoreceptor for photoadaptation // *EMBO J.* — 2003. — V. 22, N 18. — P. 4846–4855.
51. *Crosson S., Rajagopal S., Moffat K.* The LOV domain family: photoresponsive signaling modules coupled to diverse output domains // *Biochemistry.* — 2003. — V. 42, N 1. — P. 2–10.
52. *Harper S. M., Neil L. C., Gardner K. H.* Structural basis of a phototropin light switch // *Science.* — 2003. — V. 301. — P. 1541–1544.
53. *Elvin M., Loros J. J., Dunlap J. C., Heintzen C.* The PAS/LOV protein VIVID supports a rapidly dampened daytime oscillator that facilitates entrainment of the *Neurospora* circadian clock // *Genes Dev.* — 2005. — V. 19, N 20. — P. 2593–2605.
54. *Dunlap J. C., Loros J. J., Colot H. V. et al.* A circadian clock in *Neurospora*: how genes and proteins cooperate to produce a sustained, entrainable, and compensated biological oscillator with a period of about a day // *Cold Spring Harb. Symp. Quant Biol.* — 2007. — V. 72. — P. 57–68.
55. *Brunner M., Kaldi K.* Interlocked feedback loops of the circadian clock of *Neurospora crassa* // *Mol. Microbiol.* — 2008. — V. 68, N 1. — P. 255–262.
56. *Delbrück M., Reichardt W.* System analysis for the light growth reaction in *Phycomyces*. Cellular mechanisms in differentiation and growth / Ed. D. Rudnick. — New Jersey: Princeton University Press, 1956. — 44 p.

57. Velayos A., Blasco J. L., Alvarez M. I. et al. Blue-light regulation of phytoene dehydrogenase (*carB*) gene expression in *Mucor circinelloides* // *Planta*. — 2000. — V. 210, N 6. — P. 938–946.
58. Velayos A., Eslava A. P., Iturriaga E. A. A bifunctional enzyme with lycopene cyclase and phytoene synthase activities is encoded by the *carRP* gene of *Mucor circinelloides* // *Eur. J. Biochem.* — 2000. — V. 267, N 17. — P. 5509–551.
59. Nakano Y., Fujii N., Kojima M. Identification of Blue-Light Photoresponse Genes in Mushroom Mycelia // *Biosci. Biotechnol. Biochem.* — 2010. — V. 74, N 10. — P. 2160–2165.
60. Kanda S., Aimi T., Masumoto S. et al. Photoregulated tyrosinase gene in *Polyporus arcularius* // *Mycoscience*. — 2007. — V. 48, N 1. — P. 34–41.
61. Madelin M. F. The influence of light and temperature on fruiting of *Coprinus lagopus* in pure culture // *Ann. Bot. (G.B.)*. — 1956. — V. 20, N 79. — P. 833–834.
62. Robbins W. J., Hervey A. Light and the development of *Poria ambigua* // *Mycologia*. — 1960. — V. 52, N 2. — P. 231–247.
63. Lu B. C. The role of light in the fructification on the basidiomycete *Cyathus stercoreus* // *Amer. J. Bot.* — V. 52, N 5. — P. 432–437.
64. Laringuet P., Dunand C. Plant Photoreceptors: Phylogenetic Overview // *J. Mol. Evol.* — 2005 — V. 61, N 4. — P. 559–569.
65. Durand R., Jacgues R. Action Spectra for Fruiting of the Mushroom *Coprinus congregatus* // *Arch. Microbiol.* — 1982. — V. 132, N 2. — P. 131–134.
66. Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре. Т. 1 / Под ред. С. П. Вассера. — К.: Альтепрес, 2011. — 212 с.
67. Poyedinok N. L., Negrijko A., Potemkina J. V. Stimulation with low-intensity laser light of basidiospore germination and growth of monocaryotic isolates in Medicinal Mushroom *Herichium erinaecus* (Bull.: Fr.) Pers. (Aphyllophoromycetidae) // *Int. J. Med. Mushr.* — 2000. — V. 2, N 4. — P. 339–342.
68. Stahl W., Sies H. Bioactivity and protective effects of natural carotenoids. // *Biochim. Biophys. Acta*. — 2005. — V. 1740. — P. 101–107.
69. Avalos J., Cerda-Olmedo E. Fungal carotenoid production / Arora D. K., Bridge P. D., Bhatnagar D. (eds.) *Handbook of fungal biotechnology*. — New York: Marcel Dekker, 2004. — P. 367–378.
70. Kohl F. G. Untersuchungen über das Carotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. — Leipzig: Borntraeger, 1902. — 11 p.
71. Tisch D., Schmoll M. Light regulation of metabolic pathways in fungi // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* — 2010. — V. 85, N 5. — P. 1259–1277.
72. Garton G. A., Goodwin T. W., Lijinsky W. Studies in carotenogenesis; general conditions governing beta-carotene synthesis by the fungus *Phycomyces blakesleeanus* Burgeff // *Biochem. J.* — 1951. — V. 38, N 2. — P. 154–163.
73. Meissner G., Delbruck M. Carotenes and retinal in *Phycomyces* mutants // *Plant Physiol.* — 1968. — V. 43, N 8. — P. 1279–1283.
74. Cerda-Olmedo E. *Phycomyces* and the biology of light and color // *FEMS Microbiol. Rev.* — 2001. — V. 25, N 5. — P. 503–512.
75. Bejarano E. R., Avalos J., Lipson E. D., Cerda-Olmedo E. Photoinduced accumulation of carotene in *Phycomyces* // *Planta*. — 1991. — V. 183, N 1. — P. 1–9.
76. Avalos J., Schrott E. L. Photoinduction of carotenoid biosynthesis in *Gibberella fujikuroi* // *FEMS Microbiol. Lett.* — 1990. — V. 66, N 1–2. — P. 295–298.
77. Schrott E. L. Fluence response relationship of carotenogenesis in *Neurospora crassa* // *Planta*. — 1980. — V. 150, N 2. — P. 174–179.
78. Жданова Н. Н., Василевская А. И. Экстремальная экология грибов в природе и эксперименте. — К.: Наук. думка, 1982. — 168 с.
79. Поединок Н. Л. Световая регуляция роста и меланинообразования у *Inonotus obliquus* (Pers.) Pilat // *Biotechnologia Acta*. — 2013. — V. 6, N 2. — P. 115–120.
80. Graafmans W. D. J. Effect of blue light on metabolism in *Penicillium isariiforme* // *J. Gen. Microbiol.* — 1977. — V. 101, N 1. — P. 157–161.
81. Rua J., Rodriguez-Aparicio L. B., Busto F., Soler J. Effect of light on several metabolites of carbohydrate metabolism in *Phycomyces blakesleeanus* // *J. Bacteriol.* — 1987. — V. 169, N 2. — P. 904–907.
82. Rodriguez-Aparicio L. B., Rua J., De Arriaga D., Soler J. Light-induced effects of several enzymes of carbohydrate metabolism in *Phycomyces blakesleeanus* // *Int. J. Biochem.* — 1987. — V. 19, N 12. — P. 1211–1215.
83. Goldstein A., Cantino E. C. Light-stimulated polysaccharide and protein synthesis by synchronized, single generations of *Blastocladiella emersonii* // *J. Gen. Microbiol.* — 1962. — V. 28, N 4. — P. 689–699.
84. Hill E. P. Effect of light on growth and sporulation of *Aspergillus ornatus* // *Ibid.* — 1976. — V. 95, N 1. — P. 39–44.
85. Zhu J. C., Wang X. J. Effect of blue light on conidiation development and glucoamylase enhancement in *Aspergillus niger* // *Wei Sheng Wu Xue Bao*. — 2005. — V. 45. — P. 275–278.
86. Garce's R., Medina J. R. Light-dependent decrease in alcohol dehydrogenase activity of *Phycomyces* // *Exp. Mycol.* — 1985. — V. 9, N 2. — P. 94–98.
87. Fiema J. Some aspects of nitrogen metabolism in *Aspergillus giganteus* mut. alba. I. Chitin content in the cell walls // *Acta Physiol. Plant.* — 1983. — V. 5, N 2. — P. 113–121.

88. *Fiema J., Golbiewska T.* Chitin synthesis during growth of *Aspergillus giganteus* mut alba in light and darkness // *Acta Biol. Crac.* — 1981. — V. 23, N 1. — P. 1–6.
89. *Fiema J., Zurzycka A., Bruneteau M.* Glucans in the mycelium of *Aspergillus giganteus* mut. alba: alkali-soluble glucans // *J. Basic. Microbiol.* — 1991. — V. 31, N 1. — P. 37–42.
90. *Zurzycka A.* The effect of light intensity and glucose concentration on the development of *Aspergillus giganteus* mutant alba // *Mycol. Res.* — 1991. — V. 95, N 10. — P. 1197–1200.
91. *Herrera-Estrella L., Ruiz-Herrera J.* Light response in *Phycomyces blakesleeana*: evidence for roles of chitin biosynthesis and breakdown // *Exp. Mycol.* — 1983. — V. 7, N 4. — P. 362–369.
92. *Nemcovi M., Farkaš V.* Cell-wall composition and polysaccharide synthase activity changes following photoinduction in *Trichoderma viride* // *Acta Biol. Hung.* — 2001. — V. 52, N 2–3. — P. 281–288.
93. *Chen C. H., Ringelberg C. S., Gross R. H. et al.* Genome-wide analysis of light-inducible responses reveals hierarchical light signalling in *Neurospora* // *EMBO J.* — 2009. — V. 28, N 8. — P. 1029–1042.
94. *Pokorny R., Vargovic P., Holker U. et al.* Developmental changes in *Trichoderma viride* enzymes abundant in conidia and the light-induced conidiation signalling pathway // *J. Basic. Microbiol.* — 2005. — V. 45, N 3. — P. 219–229.
95. *Strigacova J., Chovanec P., Liptaj T. et al.* Glutamate decarboxylase activity in *Trichoderma viride* conidia and developing mycelia // *Arch. Microbiol.* — 2001. — V. 175, N 1–2. — P. 32–40.
96. *Miyake T., Mori A., Kii T. et al.* Light effects on cell development and secondary metabolism in *Monascus* // *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* — 2005. — V. 32, N 3. — P. 103–108.
97. *D'Souza C. A., Heitman J.* Conserved cAMP signaling cascades regulate fungal development and virulence // *FEMS Microbiol. Rev.* — 2001. — V. 25, N 3. — P. 349–364.
98. *Farkas V., Sulova Z., Lehotsky J.* Effect of light on the concentration of adenine nucleotides in *Trichoderma viride* // *J. Gen. Microbiol.* — 1985. — V. 131, N 2. — P. 317–320.
99. *Gresik M., Kolarova N., Farkas V.* Membrane potential, ATP, and cyclic AMP changes induced by light in *Trichoderma viride* // *Exp. Mycol.* — 1988. — V. 12, N 4. — P. 295–301.
100. *Ricci M., Krappmann D., Russo V. E. A.* Nitrogen and carbon starvation regulate conidia and protoperithecia formation of *Neurospora crassa* grown on solid media // *Fungal. Genet. Newsl.* — 1991. — V. 38, N 1. — P. 87–88.
101. *Sommer T., Degli-Innocenti F., Russo V. E. A.* Role of nitrogen in the photoinduction of protoperithecia and carotenoids in *Neurospora crassa* // *Planta.* — 1987. — V. 170, N 2. — P. 205–208.
102. *Innocenti F. D., Pohl U., Russo V. E.* Photoinduction of protoperithecia in *Neurospora crassa* by blue light // *Photochem. Photobiol.* — 1983. — V. 37, N 1. — P. 49–51.
103. *Correa A., Lewis Z. A., Greene A. V. et al.* Multiple oscillators regulate circadian gene expression in *Neurospora* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 2003. — V. 100, N 23. — P. 13597–13602.
104. *Klemm E., Ninnemann H.* Nitrate reductase—a key enzyme in blue light-promoted conidiation and absorbance change of *Neurospora* // *Photochem. Photobiol.* — 1979. — V. 29, N 3. — P. 629–632.
105. *Hagglblom P., Unestam T.* Blue light inhibits mycotoxin production and increases total lipids and pigmentation in *Alternaria alternate* // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1979. — V. 38, N 6. — P. 1074–1077.
106. *Soderhall K., Svensson E., Unestam T.* Light inhibits the production of alternariol and alternariol monomethyl ether in *Alternaria alternate* // *Ibid.* — 1978. — V. 36, N 5. — P. 655–657.
107. *Kato N., Brooks W., Calvo A. M.* The expression of sterigmatocystin and penicillin genes in *Aspergillus nidulans* is controlled by *veA*, a gene required for sexual development // *Eukaryot. Cell.* — 2003. — V. 2, N 6. — P. 1178–1186.
108. *Calvo A. M., Bok J., Brooks W., Keller N. P.* *VeA* is required for toxin and sclerotial production in *Aspergillus parasiticus* // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2004. — V. 70, N 8. — P. 4733–4739.
109. *Duran R. M., Cary J. W., Calvo A. M.* Production of cyclopiazonic acid, aflatrem, and aflatoxin by *Aspergillus flavus* is regulated by *veA*, a gene necessary for sclerotial formation // *Ibid.* — 2007. — V. 73, N 4. — P. 1158–1168.
110. *Komon-Zelazowska M., Neuhofer T., Dieckmann R. et al.* Formation of atroviridin by *Hypocrea atroviridis* is conidiation associated and positively regulated by blue light and the G protein *GNA3* // *Eukaryot. Cell.* — 2007. — V. 6, N 6. — P. 2332–2342.
111. *Kubicek C. P., Komon-Zelazowska M., Sándor E., Druzhinina I. S.* Facts and challenges in the understanding of the biosynthesis of peptaibols by *Trichoderma* // *Chem. Biodivers.* — 2007. — V. 4, N 6. — P. 1068–1082.
112. *Myung K., Li S., Butchko R. A., Busman M. et al.* *FvVE1* regulates biosynthesis of the mycotoxins fumonisins and fusarins in *Fusarium verticillioides* // *J. Agric. Food Chem.* — 2009. — V. 57, N 11. — P. 5089–5094.

113. *Daub M.E., Herrero S., Chung K. R.* Photo-activated perylenequinone toxins in fungal pathogenesis of plants // *FEMS Microbiol. Lett.* — 2005. — V. 252, N 2. — P. 197–206.
114. *Горнова И. Б.* Использование видимого света в биотехнологии. — Тез. докл. Первого съезда микологов России «Современная микология в России», Москва, 10–12 октября 2002. — С. 294–295.
115. *Manachere G.* Research on the fruiting rhythm of a basidiomycete mushroom *Coprinus congregatus* Bull. Ex Fr. // *J. Interdisc. Cycle Res.* — 1971. — V. 2, N 2. — P. 199–209.
116. Механізми біостимуляції низкоінтенсивного лазерного випромінювання / Під ред. *И. Г. Ляндреса.* — Минск: 1998. — 207 с.
117. *Лобко В. В., Кару Т. И., Летохов В. С.* Существенная ли когерентность низкоинтенсивного лазерного света при его воздействии на биологические объекты? // *Биофизика.* — 1985. — Т. 30, Вып. 2. — С. 366–371.
118. *Karu T. I., Tiphlova O. A., Fedoseyeva G. E.* Effect of the He-Ne laser radiation on the reproduction rate and protein synthesis of the yeasts // *Laser Chem.* — 1984. — V. 5, N 1. — P. 19–25.
119. *Поєдинок Н. Л., Негрейко А. М.* Ріст і плодоношення *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. в результаті впливу аргонного і гелій-неонового лазера. // *Микол. фитопатол.* — 2004. — Т. 38, № 3. — С. 66–78.
120. *Poyedinok N. L., Mykchaylova O. B., Bisko N. A. et al.* The influence of light on the growth and biosynthetic activity of medicinal fungi *Cordyceps militaris* (L.:Fr.) Link. and *Cordyceps sinensis* (Berk.) Sacc. Link. *Abstr. 5th Int. med. mushroom confer. Nantong, China, 5–8 September 2009.* — P. 261.

ВИКОРИСТАННЯ ШТУЧНОГО СВІТЛА ПІД ЧАС КУЛЬТИВУВАННЯ ГРИБІВ

Н. Л. Поєдинок

Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного
НАН України, Київ

E-mail: poyedinok@ukr.net

Штучне світло використовують у тепличному господарстві для підвищення продуктивності та якості сільськогосподарських і декоративних культур рослин. Відомо, що світло також відіграє певну роль у життєдіяльності нефотосинтезуючих організмів, зокрема грибів, однак його використання в біотехнології їх культивування є обмеженим. Існує достатній обсяг інформації про вплив штучного світла різної природи на морфогенез, метаболічні процеси та продуктивність понад 100 видів грибів, багато з яких є продуцентами біологічно активних сполук.

Описано механізми фотореакцій різних грибів, що є невід'ємною частиною цілеспрямованої фоторегуляції їхньої активності в біотехнологічних процесах. Аналіз цих досліджень і досвіду їх практичного використання дає змогу прогнозувати перспективи використання штучного світла як у промисловому грибництві, так і під час створення високопродуктивних, екологічно чистих технологій цілеспрямованого синтезу кінцевого продукту.

Ключові слова: гриби, штучне світло, біотехнологія, фоторегуляція.

USE OF ARTIFICIAL LIGHT IN MUSHROOM CULTIVATION

N. L. Poyedinok

Kholodny Botany Institute of National
Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

E-mail: poyedinok@ukr.net

Artificial light is used in greenhouses to increase productivity and quality of agricultural and ornamental plants. Despite the awareness of the fact that light also plays important role in the life of non-photosynthetic organisms, such as fungi, its using in their biotechnology cultivation is currently limited. Science has quite a large amount information about the influence of artificial light of different nature on morphogenesis, metabolic processes and productivity of more than 100 species of fungi, many of which are valuable producers of biologically active compounds.

The mechanisms of photoreactions of various fungi, which is an integral part of a purposeful photo regulation their activity in biotechnological processes are described. The analysis of the researches and of the experience of their practical application allows predicting potential of using artificial light in mushroom growing industry, as well as in creating highly productive, environmentally clean technologies of targeted synthesis of the final product.

Key words: fungi, artificial light, biotechnology, photo regulation.