

Т.И. Тугай¹, А.В. Тугай¹, М.В. Желтоножская², Л.В. Садовников²

¹Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины,
ул. Заболотного 154, Киев ГСП, Д03680, Украина

²Институт ядерных исследований НАН Украины, проспект Науки 47, Киев, 03680

ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ ДОЗ ОБЛУЧЕНИЯ НА РОСТ *ASPERGILLUS* *VERSICOLOR* И *PAECILOMYCES LILACINUS*

Изучены особенности роста штаммов *Aspergillus versicolor* и *Paecilomyces lilacinus* с радиоадаптивными свойствами в условиях хронического облучения низкой интенсивности. Показано, что у штаммов исследованных видов грибов увеличение радиальной скорости роста в диапазоне доз облучения от 0 до 250 мГр происходит неравномерно, а с максимумами при определенных дозах облучения. При поглощенной дозе до 2 Гр у исследованных штаммов как с радиоадаптивными свойствами, выделенных из зоны отчуждения, так и у облученных впервые, не выявлено снижения выживаемости по сравнению с контрольными необлученными штаммами. Установлено, что дозы облучения от 0,36 Гр до 2 Гр (при мощности экспозиционной дозы 0,955 мкКл/кг) являются малыми для этих видов микроскопических грибов.

Ключевые слова: *Aspergillus versicolor*; *Paecilomyces lilacinus*, малые дозы, скорость радиального роста, выживаемость.

Оценка радиобиологических эффектов в диапазоне малых доз, обусловленных хроническим действием низкоинтенсивного излучения, которые в течение очень продолжительного времени будут оставаться неотъемлемой компонентой окружающей среды на территориях, загрязненных радионуклидами в результате Чернобыльской катастрофы, на сегодня является актуальной и необычайно важной проблемой. Наименее изучены в настоящее время ответные реакции микобиоты на действие низких доз хронического радиационного облучения.

Для микроскопических грибов оценка дозовой нагрузки в природных условиях зоны отчуждения является трудным и достаточно неопределенным параметром, но очень актуальным. Такая оценка эффективности постоянно действующих низких доз может быть основой прогнозирования будущего этого ценоза, так как микроскопические грибы являются его неотъемлемой частью и принимают активное участие в транслокации в почве питательных веществ, металлов, в том числе и радионуклидов, а также и в процессах их включения в трофические цепи [9, 13].

Вопрос о том, какие дозы считать малыми, четко не решен в настоящее время, он зависит от критерия оценки, при этом существует много их определений [1]. Следует отметить, что малая доза – это доза, при которой можно обнаружить эффект её влияния нелетального характера [1]. В литературе отсутствуют данные относительно количественного диапазона поглощенных доз, которые будут считаться малыми дозами для микромицетов.

Цель работы: оценить влияние низких доз облучения, имитирующих радиационный фон в зоне отчуждения, на микромицеты *Aspergillus versicolor* и *Paecilomyces lilacinus* с радиоадаптивными свойствами и без них, а также установить для них диапазон малых доз.

Материалы и методы. Объектами исследования были штаммы двух видов микроскопических грибов *Aspergillus versicolor* и *Paecilomyces lilacinus*, проявляющих и не проявляющих радиоадаптивные свойства (табл. 1). Указанные штаммы находятся в коллекции культур отдела физиологии и систематики микромицетов Института микробиологии и вирусологии НАН Украины.

Для исследования параметров радиального роста каждый штамм микромицетов выращивали на двух средах: оптимальной, общепринятой в микробиологических исследованиях суло-агаре (СА) и «голодном» агаре (ГА), среде, которая наиболее близка к реальным условиям их выделения [4]. Посевным материалом служила культура соответствующего штамма грибов, которая была выращена на СА в течение 14 суток при 25±2°C.

Посев культур проводили уколом в центр чашки Петри, температура культивирования – 25±2°C. Прирост диаметра колоний измеряли дважды в сутки каждые 12 часов. Продолжительность исследования составляла 14-16 суток.

© Т.И. Тугай, А.В. Тугай, М.В. Желтоножская, Л.В. Садовников, 2013

Таблица 1

Характеристика исследуемых микромицетов

Вид	Штамм	Место и время выделения	Радиоактивность субстрата на момент выделения	Наличие радиадаптивных свойств
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tiraboschi	432	Варежские пещеры, 1997	Фоновый уровень	-
	55	помещение 4-го блока ЧАЭС, 2003	17,9 10 ⁻⁹ Кл/(кг·с)	+
	57	помещение 4-го блока ЧАЭС, 2003	35,8 10 ⁻⁹ /(кг·с)	+
	99	помещение 4-го блока ЧАЭС, 2003	50,2 10 ⁻⁷ Кл/(кг·с)	+
	101	помещение 4-го блока ЧАЭС, 2003	71,7 10 ⁻⁷ Кл/(кг·с)	+
<i>P. lilacinus</i> (Thom) Samson	101	почва, Коктебель, Крым, 2000	Фоновый уровень	-
	4099	почва, Феофания, 2002	Фоновый уровень	-
	1941	почва “Рыжего” леса возле ЧАЭС, 1994	3,2·10 ⁴ Бк/кг	+
	1492	почва, Чернобыль (ЛЭП), 1992	3,2·10 ⁴ Бк/кг	+

Радиальную скорость роста K_r определяли по формуле [2]:

$$K_r = \frac{R_t - R_0}{t - t_0}$$

где: R_0 - радиус колоний в начальный момент времени t_0 ;

R_t - радиус колоний в момент времени t .

Выживаемость грибов после облучения соответствующей дозой определяли по отношению количества колониеобразующих единиц (КОЕ) при росте на СА к КОЕ необлученного контроля и выражали в %.

Для изучения влияния хронического облучения низкой интенсивности на микроскопические грибы нами была создана модельная установка для проведения долгосрочных исследований в контролируемых условиях источником ионизирующего облучения в которой была почва 5 – км зоны отчуждения с интенсивностью экспозиционной дозы 0,955 мкКл/кг [8].

Теоретически была рассчитана поглощенная доза внешнего γ - облучения микроскопических грибов в пересчете на их массу, она составляла 0,9 мГр/сут [5]. Кроме того, было проведено дополнительное исследование β - спектров при прохождении излучения через исследуемые образцы (чашка Петри), дозовая нагрузка при этом составила 11,1 мГр/сут на образец, а суммарная поглощенная доза составляла 12 мГр/сут [8].

Статистическую обработку результатов проводили при помощи пакета программ Sigma Stat – 6.0, графическое изображение – Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждение. На сегодняшний день определение средней скорости радиального роста микроскопических грибов (K_r), является одним из общепринятых экологических подходов для оценки в условиях лабораторного эксперимента их способности адаптироваться к абиотическим факторам окружающей среды, благодаря определенному типу жизненной стратегии, реализующейся данными штаммами [10, 12]. В числе признаков, характеризующих вид с высоким адаптационным потенциалом, упоминается их замедленный рост [11, 13, 15].

Сравнение штаммов осуществляли по показателям средней, минимальной и максимальной скорости радиального роста и по диаметру образованной колонии к концу эксперимента (табл. 2–3).

Отметим, что у всех исследованных штаммов *A. versicolor* K_r была несколько ниже при росте на ГА, чем на СА, но взаимосвязи между ее величиной, наличием радиадаптивных свойств и уровнем радиоактивности мест их выделения не было обнаружено. При действии ионизирующего облучения практически не выявлено достоверных различий в средней скорости роста на СА у всех исследованных штаммов *A. versicolor*, а при росте на ГА у штаммов

с радиоадаптивными свойствами *A. versicolor* 55 и *A. versicolor* 101 наблюдали увеличение K_r на 113 % и 122 %, соответственно (табл. 2).

Таблица 2

Параметры радиального роста штаммов *A. versicolor* на средах СА и ГА при облучении и без облучения

№ штамма	Средняя скорость радиального роста (K_r), мм/ч	Скорость радиального роста (K_r), K_{min} , K_{max} , мм/ч	Диаметр колоний к концу эксперимента, мм
СА			
432 k	0,083±0,0082	0,079±0,0039 0,087±0,0043	32±1,59
432 γ	0,083±0,0081	0,075±0,0037 0,09±0,0045	28±1,40
55 k	0,078±0,0078	0,053±0,0027 0,103±0,0051	63±3,16
55 γ	0,080±0,0079	0,074±0,0036 0,087±0,0043	37±1,81
57 k	0,079±0,0077	0,063±0,0032 0,082±0,0041	21±1,04
57 γ	0,077±0,0078	0,070±0,0035 0,083±0,0042	86±4,29
99 k	0,054±0,0053	0,046±0,0023 0,066±0,0033	55±2,73
99 γ	0,06±0,0059	0,049±0,0024 0,088±0,0044	63±3,16
101 k	0,053±0,0052	0,045±0,0022 0,06±0,003	54±2,71
101 γ	0,055±0,0054	0,043±0,0021 0,067±0,0033	51±2,56
ГА			
432 k	0,049±0,0048	0,03±0,0015 0,068±0,0033	57,5±2,82
55 k	0,046±0,0045	0,034±0,0017 0,055±0,0027	52±2,58
55 γ	0,052±0,0051	0,043±0,0021 0,068±0,0034	51±2,51
57 k	0,067±0,0066	0,034±0,0017 0,078±0,0038	92±4,59
57 γ	0,065±0,0064	0,05±0,0025 0,077±0,0038	85±4,23
99 k	0,035±0,0034	0,02±0,001 0,049±0,0024	29±1,42
99 γ	0,036±0,0035	0,023±0,0011 0,0511±0,0025	42±2,06
101 k	0,037±0,0036	0,031±0,0015 0,048±0,0024	40±1,95
101 γ	0,045±0,0044	0,037±0,0018 0,057±0,0028	48±2,36

Примечание: k – без облучения; γ - при облучении низкими дозами

У штаммов *P. lilacinus* величина K_r , в отличие от *A. versicolor*, была близка при росте на двух средах и составляла на СА 0,042 - 0,75 мм / ч, а при росте на ГА - 0,46 - 0,55 мм / ч (табл. 3). У штаммов *P. lilacinus* также не было обнаружено зависимости K_r от наличия или отсутствия радиоадаптивных свойств и места выделения. Диаметр колоний у этих штаммов к концу эксперимента на обеих средах СА и ГА был одинаковым. При действии низких доз облучения только у контрольного штамма *P. lilacinus* 101 выявлено увеличения K_r при росте на ГА, а на СА – отсутствие влияния. У остальных исследованных штаммов *P. lilacinus* наблюдали замедление K_r при действии облучения, более выраженное при росте на СА. Нами не обнаружено корреляции между наличием радиоадаптивных свойств и средней скоростью радиального роста у исследованных грибов, то есть K_r , прежде всего, определяют индивидуальные особенности каждого штамма.

В литературе имеются лишь единичные работы по исследованию влияния низких доз облучения на микромицеты. Так, было исследовано влияние хронического облучения на адаптационные свойства *Fusarium solani* App. et Wr. В качестве источника излучения использовали радиоактивную почву 10-км зоны (основной дозообразующий изотоп ^{137}Cs , удельная активность почвы $2,6 \times 10^6$ Бк / кг) [7].

Таблица 3

Параметры радиального роста штаммов *P. lilacinus* на средах СА и ГА при облучении и без облучения

№ штамма	Средняя скорость радиального роста (K_r), мм/ч	Скорость радиального роста (K_r)	Диаметр колоний к концу эксперимента, мм
		K_{min} , K_{max} , мм/ч	
СА			
101 к	0,055±0,0054	0,033±0,0017 0,072±0,004	34,51,72
101 γ	0,056±0,0055	0,036±0,002 0,066±0,0033	29±1,46
4099 к	0,064±0,0063	0,041±0,002 0,073±0,0037	30±1,49
4099 γ	0,046±0,0046	0,030±0,0015 0,058±0,003	25,5±1,24
1941 к	0,058±0,0058	0,033±0,0011 0,071±0,0036	29,5±1,48
1941 γ	0,042±0,0041	0,016±0,0008 0,055±0,003	21±1,06
1492 к	0,075±0,0076	0,047±0,0022 0,095±0,005	37,5±1,83
1492 γ	0,042±0,0041	0,016±0,0008 0,051±0,003	24,5±1,21
ГА			
101 к	0,052±0,0052	0,033±0,002 0,061±0,0033	25±1,24
101 γ	0,062±0,0061	0,041±0,002 0,070±0,0035	27±1,32
4099 к	0,053±0,0053	0,043±0,0022 0,068±0,0034	20,5±1,05
4099 γ	0,049±0,0048	0,033±0,0015 0,057±0,003	22±1,08
1941 к	0,046±0,0045	0,013±0,0008 0,059±0,0030	25±1,24
1941 γ	0,040±0,0039	0,014±0,0009 0,053±0,0029	23±1,14
1492 к	0,055±0,0055	0,036±0,0018 0,061±0,0031	25,5±1,26
1492 γ	0,040±0,0039	0,025±0,0011 0,048±0,0022	20,5±1,03

Примечание: к – без облучения; γ - при облучении низкими дозами

Мощность дозы составляла 6-8 мР / ч [7]. При прорастании конидий у первого поколения (фенета) была обнаружена стимуляция роста гиф, а в дальнейшем наблюдали фазность этого процесса в поколениях с повторением стимуляции и ингибирования.

Как известно, агрессивность микроорганизмов является количественной мерой их патогенности, которая коррелирует со скоростью роста [6]. В наших исследованиях не было выявлено взаимосвязи между средней скоростью радиального роста и проявлением радиоадаптивных свойств у исследованных штаммов.

Следующим этапом работы было изучение зависимости радиальной скорости роста микромицетов от конкретной величины поглощенной дозы, полученной ими при культивировании в модельной установке, имитирующей радиационный фон зоны отчуждения.

Показано, что при действии облучения в диапазоне доз от 50 до 250 мГр, при росте на СА у штаммов *A. versicolor* 432, 55 и 101 наблюдается как незначительное увеличение, так и

снижение скорости радиального роста, у *A. versicolor* 99 – незначительная монотонная активация, а у *A. versicolor* 57 – повышение скорости роста с максимумом при 100 мГр (рис. 1).

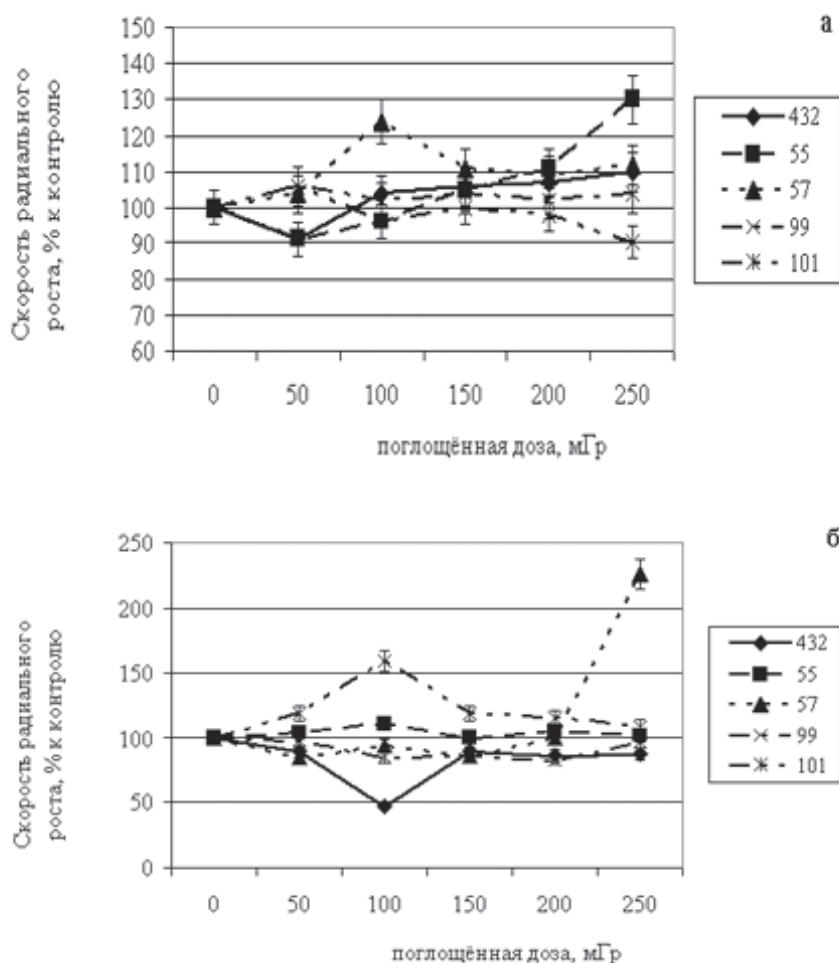


Рис. 1. Влияние низких доз ионизирующего облучения на скорость радиального роста *A. versicolor* при росте на СА (а) и на ГА (б)

Иной характер ответа на действие облучения наблюдали у этих штаммов при росте на ГА. У контрольного штамма *A. versicolor* 432 при действии облучения во всём исследованном диапазоне доз обнаружено замедление скорости радиального роста. У штаммов с радиоадаптивными свойствами обнаружены различные изменения этого параметра при действии облучения – у *A. versicolor* 55 и 101 – повышение, а у *A. versicolor* 57 и 99 как замедление, так и увеличение.

У штаммов *P. lilacinus*, вида-биоиндикатора высоких доз радиационного загрязнения почвы, ответные реакции на действие низких доз облучения существенно отличались от таковых штаммов *A. versicolor* (рис. 2).

Так, независимо от наличия радиоадаптивных свойств у штаммов *P. lilacinus* обнаружены различные изменения скорости радиального роста на СА в условиях облучения – у *P. lilacinus* 4099 и 1492 в диапазоне доз от 50 до 250 мГр наблюдалось снижение скорости роста, а с дальнейшим увеличением поглощенной дозы – некоторое ее увеличение. У *P. lilacinus* 1941 отмечали скачкообразное изменение скорости роста, при этом она была ниже таковой необлученного штамма во всем исследуемом диапазоне доз. Только у одного из контрольных штаммов (*P. lilacinus* 101) при дискретных значениях дозы 50 мГр и 150 мГр обнаружена стимуляция скорости радиального роста.

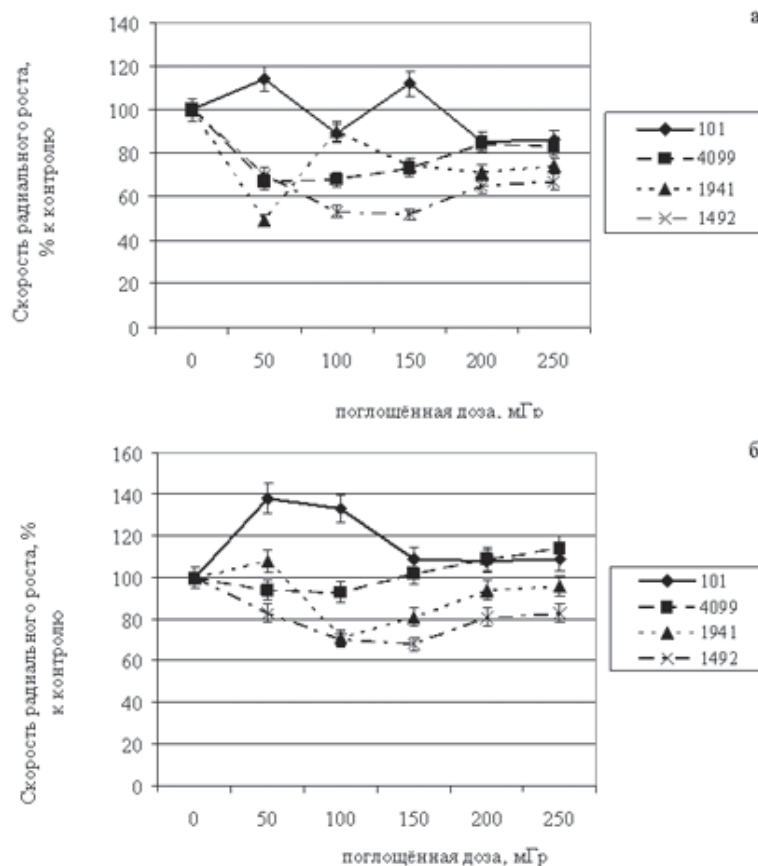


Рис. 2. Влияние низких доз ионизирующего облучения на скорость радиального роста *P. lilacinus* при росте на СА (а) и на ГА (б)

При росте штаммов *P. lilacinus* 4099, 1941 и 1492 на ГА при дозах до 150 мГр наблюдалось снижение радиальной скорости роста и ее увеличение при дальнейшем повышении дозы до 250 мГр. У контрольного штамма *P. lilacinus* 4099 при дозе 250 мГр скорость роста не отличалась от таковой контрольного штамма. У другого контрольного штамма (*P. lilacinus* 101) скорость радиального роста не отличалась от такой необлученной культуры при дозах свыше 150 мГр, а в диапазоне доз до 150 мГр – наблюдалась ее стимуляция.

Таким образом, у штаммов *P. lilacinus*, в отличие от *A. versicolor*, при облучении в указанном диапазоне доз преимущественно наблюдалось снижение радиальной скорости роста, при этом у исследованных штаммов не выявлено зависимости этого параметра от наличия или отсутствия у них радиоадаптивных свойств. По нашему мнению, замедление скорости радиального роста в условиях облучения у штаммов *P. lilacinus* (вида часто встречающегося в почвах, загрязненных радионуклидами и тяжелыми металлами) характеризует его высокий адаптационный потенциал и свидетельствует о реализации им К-типа жизненной стратегии [11, 13, 15].

На следующем этапе определяли действие низких доз облучения на выживаемость *A. versicolor* и *P. lilacinus*. Для проведения этих исследований все штаммы были подвержены влиянию облучения низкой интенсивности, а суммарная поглощённая доза составила 0,36 Гр; 1,0 Гр; 2,0 Гр (табл. 4). Контролем были эти же штаммы, культивированные в аналогичных условиях, но без облучения. При поглощенных дозах облучения в диапазоне от 0,36 Гр до 2 Гр у всех исследованных штаммов микромицетов выявлено или увеличение количества проросших конидий по сравнению с контролем (радиационный гормезис) или отсутствие влияния.

Таблиця 4

Вживаемость микромицетов, подвергнутых действию разных доз ионизирующего облучения низкой интенсивности

Штаммы	Выживание (у % к контролю без облучения)		
	0,36 Гр	1,08 Гр	2,06 Гр
2	3	4	5
<i>A. versicolor</i> 432	115±4	105±5	97±6
<i>A. versicolor</i> 55	113±4	100±5	105±5
<i>A. versicolor</i> 57	107±5	103±5	98±6
<i>A. versicolor</i> 99	106±5	96±5	102±5
<i>A. versicolor</i> 101	104±5	96±5	95±5
<i>P. lilacinus</i> 101	112±4	107±5	93±5
<i>P. lilacinus</i> 4099	100±5	108±4	98±5
<i>P. lilacinus</i> 1941	109±4	97±6	94±6
<i>P. lilacinus</i> 1492	107±4	105±5	95±5

Как известно, диапазон малых доз определяется дозами, при которых у исследуемых представителей биоты проявляются гормезисные свойства, т.е. наблюдаются эффекты не летального, а стимулирующего действия [1, 3]. Анализ ответных реакций *A. versicolor* и *P. lilacinus* на действие низких доз ионизирующего облучения позволил нам охарактеризовать величину и характер такого влияния и установить количественные границы малых доз для исследованных микромицетов – они не превышают 2 Гр.

Ранее нами было показано, что малые дозы для видов *Cladosporium cladosporioides* и *Hormoconis resinae* также находятся в диапазоне до 2 Гр [8]. Следует отметить, что количественная величина малых доз для микромицетов на порядок выше, чем для млекопитающих и человека и на два порядка выше, чем для культуры клеток [1].

Таким образом, нами впервые показано, что низкие дозы облучения, источником которых была почва зоны отчуждения, являются малыми для исследованных микромицетов. Результаты проведенных исследований подтверждают ранее выдвинутую нами гипотезу, что одним из механизмов адаптации микромицетов к высоким дозам ионизирующего облучения является формирование у них адаптивного ответа при длительном нахождении под влиянием малых доз облучения в зоне отчуждения [8]. Феномен формирования адаптивного ответа под влиянием малых доз радиации установлен для многих организмов: бактерий, насекомых, животных и человека [1, 3, 7, 9]. Одним из механизмов реализации выявленного нами ранее факта наибольшей частоты проявления позитивных реакций на действие больших доз облучения, наблюдаемой у микромицетов выделенных из мест с низким уровнем радиационного фона, который, как установлено нами в данной работе служит источником малых доз радиации для них, является формирование у них адаптивного ответа.

Т.І. Тугай¹, А.В. Тугай¹, М.В. Желтоножська², Л.В. Садовніков²

¹Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України, Київ

²Інститут ядерних досліджень НАН України, Київ

ВПЛИВ НИЗЬКИХ ДОЗ ОПРОМІНЕННЯ НА РІСТ *ASPERGILLUS VERSICOLOR* І *PAECILOMYCES LILACINUS*

Резюме

Вивчено особливості росту штамів *Aspergillus versicolor* та *Paecilomyces lilacinus* з радіоадаптивними властивостями в умовах хронічного опромінення низької інтенсивності. Показано, що у штамів досліджених видів грибів збільшення радіальної швидкості росту в діапазоні доз опромінення від 0 до 250 мГр відбувається нерівномірно, а з максимумами при певних дозах опромінення. При поглинутій дозі до 2 Гр у всіх досліджених штамів не виявлено зниження виживаності порівняно з контролем, без опромінення. Встановлено, що дози опромінення до 2 Гр (при потужності експозиційної дози 0,955 мкКл/кг) є малими для цих видів мікромицетів.

Ключові слова: *Aspergillus versicolor*; *Paecilomyces lilacinus*, малі дози, швидкість радіального росту, виживаність.

T.I. Tugay¹, A.V. Tugay¹, M.V. Zheltonozhskaya², L.V. Sadovnikov²

¹Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Science of Ukraine, Kyiv

²Institute of Nuclear Research, National Academy of Science of Ukraine, Kyiv

**THE EFFECT OF LOW DOSES ON GROWTH OF *ASPERGILLUS*
VERSICOLOR AND *PAECILOMYCES LILACINUS***

S u m m a r y

Peculiarities of growth of the strains of two species of microscopic fungi *Aspergillus versicolor* and *Paecilomyces lilacinus* were analyzed under exposure to chronic irradiation. It was shown that the rate of radial growth increased nonuniformly in the range of doses from 0 to 250 mGy but with maximums at a certain dose of radiation. It was shown that the absorbed dose of radiation to 2 Gy did not influence the survival of investigated strains in comparison with the control ones without irradiation. It was shown that the doses of irradiation to 2 Gy (at capacity exposure dose 0.955 $\mu\text{C}/\text{kg}$) are small for these species of microscopic fungi.

The paper is presented in Russian.

Key words: *Aspergillus versicolor*, *Paecilomyces lilacinus*, low doses, the radial growth rate, survival.

The author's address: Tugay T.I., Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine; 154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, MSP, D03680, Ukraine.

1. Гродзинський Д. М. Радіобіологія. – Київ: Либідь, 2000. – 448 с.
2. Кочкина Г. А., Мирчинк Е. Г., Кожевникова П. А. Радиальная скорость роста колоний грибов в связи с их экологией // Микробиология. – 1978. – 47, № 5. – С. 964–965.
3. Кузин А. М. Идеи радиационного гормезиса в атомном веке. – Москва: Наука, 1995. – 157 с.
4. Методи експериментальної мікології (Справочник) / Под ред. В.И. Билай. – Киев: Наук. думка, 1982. – 432 с.
5. Моисеев А. А., Иванов В. И. Справочник по дозиметрии, радиационной гигиене. – Москва: Энергоатомиздат, 1984. – 296 с.
6. Попкова К. В. Общая фитопатология. – Москва: Агропромиздат, 1989. – 399 с.
7. Тверской Л. А., Гродзинский Д. М., Кейсевич Л. В. Исследование биологического эффекта хронического действия радиации с низкой мощностью доз на фитопатогенные грибы // Радиационная биология. Радиоэкол. – 1997. – 37, № 5. – С. 797–803.
8. Тугай Т. І., Тугай А. В., Желтоножська М. В., Садовніков Л. В. Закономірності впливу низьких доз опромінення на мікроскопічні гриби // Ядерна фізика та енергетика. – 2012. – 13, № 4. – С. 396–402.
9. Dighton J., Tugay T., Zhdanova N. Fungi and ionizing radiation from radionuclides // FEMS Microbiol. Lett. – 2008. – N 281. – P. 109–120.
10. Mirocha E. J., de Vay J. E. Growth of fungi on an inorganic medium // Canad. J. Microbiol. – 1971. – 17, N 11. – P. 1373–1378.
11. Tribe H. T., Mabadeje S. A. Growth of moulds on media prepared without organic nutrients // Trans. Brit. Mycol. Soc. – 1972. – 58, N1. – P. 127–137.
12. Trinci A. P. G. A Study of the Kinetics of Hyphal Extension and Branch Initiation of Fungal Mycelia // J. of General Microbiology. – 1974. – N 2. – P. 225–236.
13. Swift M. J. The role of fungi and animals in the immobilization and release of nutrient elements from decomposing branch wood in soil organisms as components of ecosystems // Swedish Natural Sci. Res. Council / U. Lohm, ed. - Stockholm: Ecol. Bull, 1977. – N 25. – P. 193–202.
14. Windels C. E., Burnes P. M., Kommedahl T. *Fusarium* species stored on silicagel and soil for ten years // Mycologia. – 1993. – 85, N1. – P. 21–23.
15. Zhdanova N. N., Borisyuk L. G., Artzabonov V. Y. Occurrence of the type of life strategy in some melanin-containing fungi under extremal condition // Folia Microbiol. – 1990. – N 35. – P. 423–430.

Отримано 30.11.2012