

А. В. Тугай¹, Т. И. Тугай¹, В. А. Желтоножский², М. В. Желтоножская², Л. В. Садовников²

¹ Інститут мікробіології та вірусології НАН України, Київ

² Інститут ядерних досліджень НАН України, Київ

ОСОБЕННОСТИ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ У ТРЕХ ПОКОЛЕНИЙ ОБЛУЧЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ МИКРОМИЦЕТОВ *HORMOCONIS RESINAE*

Было исследовано влияние хронического облучения на скорость радиального роста и активность ферментов антиоксидантной защиты – супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы – у трех поколений микромицетов штаммов вида *Hormoconis resiniae* (контрольного) и штамма, проявляющего радиоадаптивные свойства. Под влиянием хронического облучения выявлена фазность изменений исследуемых параметров активации и ингибирования как на организменном, так и на внутриклеточном уровнях, что свидетельствует об изменении биологической активности исследуемых трех поколений *Hormoconis resiniae*.

Ключевые слова: хроническое облучение, поколения *Hormoconis resiniae*, адаптация, ферменты антиоксидантной защиты.

Оценка отдаленных последствий действия хронического облучения на биоту приобретает все большую значимость в настоящее время в связи с тем, что постоянное радионуклидное загрязнение окружающей среды происходит во всем мире не только вследствие глобальных аварий, но и при постоянном использовании технологий, требующих использования ядерной энергии, что сопровождается штатными выбросами радиоактивных веществ. Особый научный интерес представляет изучение микроэволюционных процессов в популяциях микромицетов, выделенных из объекта «Укрытие», у которых, как установлено ранее, сформировались новые, ранее не известные, радиоадаптивные свойства, проявляющиеся в позитивной реакции на действие больших доз радиации и определяющие повышение биологической активности [1 - 3]. Одним из таких видов, который проявляет радиоадаптивные свойства, является *Hormoconis resiniae*, известный как «керосиновый гриб», вызывающий биоповреждения авиационного топлива и топливных материалов [4]. Это продуцент меланина и ряда других биологически активных соединений [5, 6], информация об изменении его биологической активности и агрессивных свойств будет иметь несомненное практическое значение.

Изучение влияния хронической дозовой нагрузки в природных условиях на сменяющиеся генерации микромицетов довольно сложная, трудно решаемая, однако чрезвычайно актуальная задача. Исследование ответных реакций микроскопических грибов, которые в течение нескольких поколений подвергались влиянию хронического облучения, дает возможность

получить важные данные для понимания механизмов формирования отдаленных последствий облучения на разных уровнях их иерархической организации (от организменного до внутриклеточного). В литературе практически отсутствуют данные о влиянии хронического облучения на последующие поколения микромицетов с радиоадаптивными свойствами.

Целью данного исследования было изучение особенностей ростовых процессов и функционирования антиоксидантной системы у облученных поколений *Hormoconis resiniae*.

Материалы и методы

Объектами исследования были штаммы микроскопического темнопигментированного гриба вида *Hormoconis resiniae* (Lindau) von Arx et de Vries f. *resiniae*: *H. resiniae* 801, контрольный, выделенный из почвы с фоновым уровнем радиоактивности, и *H. resiniae* 61, выделенный из радиоактивно загрязненных помещений объекта «Укрытия» ($71,7 \cdot 10^{10}$ А/кг), проявивший выраженные радиоадаптивные свойства [2].

С помощью ранее созданной модельной системы [7], были проведены долгосрочные исследования в контролируемых условиях, в результате которых было получено три поколения облученных грибов: первое было получено после облучения штаммов в течение 30 сут; второе – после облучения штаммов первого поколения в течение 30 сут; третье – после такого же облучения второго поколения. Источником облучения была почва из 5-километровой зоны отчуждения ЧАЭС. Основным источником дозообразующего γ -излучения был $^{137}\text{Cs} = >^{137\text{m}}\text{Ba}$ с энергией

© А. В. Тугай, Т. И. Тугай, В. А. Желтоножский, М. В. Желтоножская, Л. В. Садовников, 2015

$E_\gamma = 0,662$ МэВ. Мощность экспоненциальной дозы на высоте 10 см от поверхности площадки составляла 3,0 мР/ч, удельная плотность загрязнения ^{137}Cs - $3,06 \cdot 10^6$ Бк/м². При этих условиях мощность кермы поглощенной дозы для ограниченной равномерно загрязненной плоской площадки в воздухе составляет $1,86 \cdot 10^{12}$ аГр/с, что соответствует мощности поглощенной дозы вблизи поверхности площадки: $D(t)_{\text{воздух}} = 1,86 \times 10^{-6}$ Гр/с. При этом учитывается линейный коэффициент ослабления фотонного излучения для $E_\gamma = 0,662$ МэВ: $\mu_0 = 1,0 \cdot 10^{-4}$.

Для перехода к мощности поглощенной дозы в среде агара (принимая удельную плотность агара, близкую $1,0$ г/см³, и приравнивая ее к плотности воды) воспользуемся справочным соотношением перехода от поглощенной дозы в воздухе к поглощенной дозе в воде: $D(t)_{\text{агара}} = 33,8 \cdot (\mu_{\text{агар}}/\mu_{\text{возд}}) \cdot D(t)$. Это дает мощность поглощенной дозы в агаре (с проросшим мицелием): $D(t)_{\text{агара}} = 8,08 \times 10^{-5}$ Гр/с.

С учетом накопления роста мицелия референтное время облучения грибов составляет приблизительно 25 сут, что равняется $2,16 \cdot 10^6$ с.

Накопленная доза в массе агара с мицелием будет равна 174,5 Гр.

Обычно масса агара выбиралась равной 110 г, а масса проросшего мицелия за время опыта составляла около (3,5 - 4,0) г.

Таким образом, поглощенная доза для мицелия (в разных образцах) колеблется от 5,6 до 6,4 Гр на образец.

Культивирование грибов проводили при 25 ± 2 °С на питательной среде Чапека в течение двух недель. По окончании культивирования биомассу микромицетов путем фильтрования отделяли от культуральной жидкости. Полученную биомассу промывали, разрушали клеточную стенку при помощи кварцевого песка. Ферментативную активность внутриклеточных ферментов определяли в бесклеточных дезинтегратах исследованных грибов. Критерием оценки ростовых процессов был такой интегральный показатель для грибов, как скорость радиального роста (Kг) [8]. Исследования ростовых процессов проводили на двух средах: богатой по источнику углерода (сусло-агар) и бедной, имитирующей природные условия (голодный агар). Активность супероксиддисмутазы (СОД) определяли по методу В. А. Костюк [9]. Активность каталазы определяли с использованием метода М. А. Королюк [10]. Активность пероксидазы определяли с использованием принятой методики [11]. Количество белка определяли по методу

М. М. Бредфорда [12]. Активность ферментов выражали в процентах по отношению к необлученному контролю.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета программ Sigma Stat-6.0, построение графиков – при помощи программ Microsoft Excel.

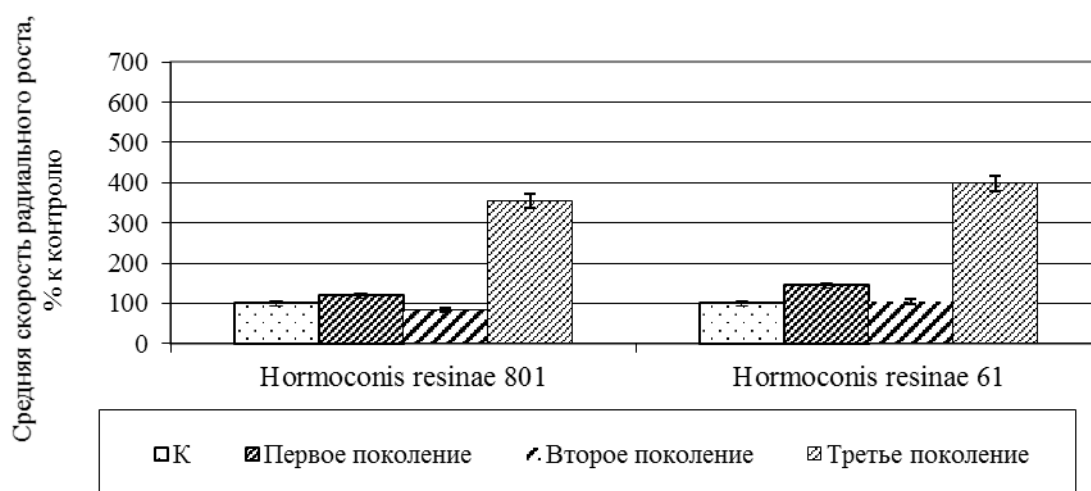
Результаты исследования и их обсуждение

Были исследованы ростовые характеристики полученных в модельных условиях трех поколений контрольного штамма, облучаемого впервые, и штамма, проявляющего выраженные радиоадаптивные свойства.

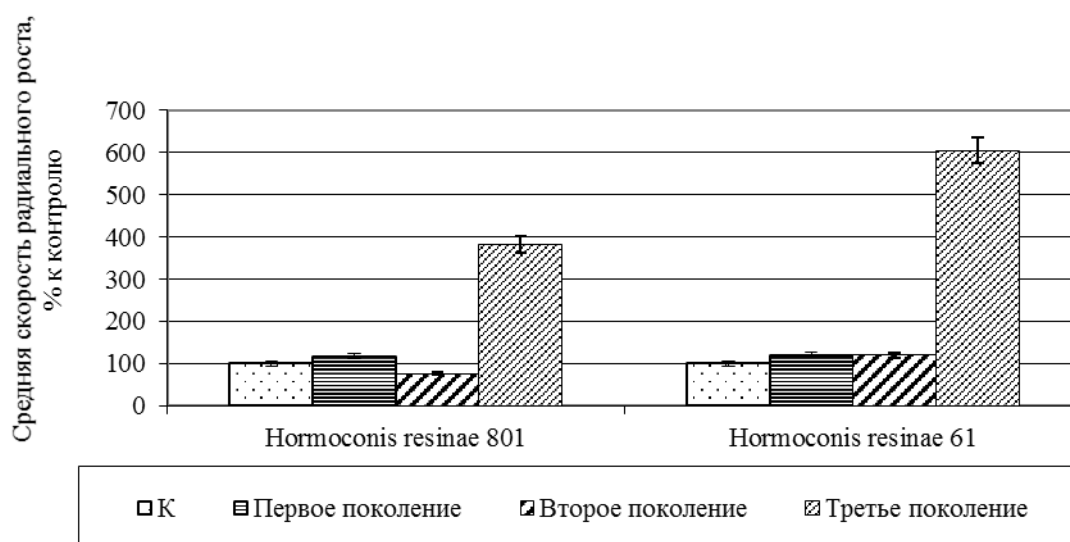
Установлено, что для облученных поколений контрольного штамма *H. resinae* 801 характерна фазность в изменении радиальной скорости роста, незначительное снижение во втором и существенное в 3,5 раза повышение в третьем; изменения Kг имеют однотипный характер при культивировании на обеих средах. У поколений штамма *H. resinae* 61, обладающего радиоадаптивными свойствами, наблюдали выраженное повышение Kг в третьем поколении, которое зависело от среды культивирования и превышало контрольный уровень (без облучения) при росте на сусло-агаре в 4 раза и в 6 раз при росте на голодном агаре (рис. 1).

Ранее нами было установлено, что в условиях непосредственного облучения у штамма *H. resinae* 61 наблюдали наиболее выраженную стимуляцию ростовых процессов на бедной по содержанию углерода среде [3, 13].

Полученные данные свидетельствуют о формировании устойчивой адаптации у штаммов, которые продолжительное время находились в зоне отчуждения, т.е. такой, которая сохранялась в течение длительного времени хранения штаммов (более 10 лет) в коллекции культур без облучения. Ранее было показано, что у 80 % микромицетов, включая представителей вида *H. resinae*, выделенных на территориях с уровнем экспозиционной дозы до $7,17 \cdot 10^{-9}$ А/кг, проявляется стимуляция ростовых процессов на разных этапах онтогенеза при действии больших доз облучения [2, 3, 16]. Выявленная нами стимуляция ростовых процессов у ряда поколений микромицетов (на филогенетическом уровне) в совокупности с ранее полученными данными свидетельствует о формировании микроэволюционных процессов в условиях хронического облучения в популяции *H. resinae*, реализующихся в повышении ее биологической активности.



а



б

Рис. 1. Скорость радиального роста трех поколений штаммов *Hormoconis resinae* 801 и 61 на сусло-агаре (а) и голодном агаре (б), К – скорость роста необлученных штаммов, принята за 100 %.

Стимуляция гифального роста под действием хронического облучения была ранее выявлена у *Fusarium solani* App. et Wr. [14]. При прорастании конидий у первого поколения (пассажа) была обнаружена стимуляция роста гиф. В дальнейшем авторы наблюдали фазность этого процесса в поколениях с повторением стимулирующего и угнетающего эффектов. Согласно современным представлениям агрессивность микроорганизмов является количественной мерой их патогенности и коррелирует с их скоростью роста. Из чего следует, что в поколениях облученных штаммов может повышаться и их вирулентность.

Так, у возбудителя стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis* Pers. под влиянием малых доз хронического облучения были выявлены

авторами активные морфо- и расообразующие процессы, что привело к формированию новой популяции более вирулентных клонов [15].

Одним из механизмов, благодаря которому может осуществляться формирование адаптационной стратегии новых поколений микромицетов, подвергшихся хроническому облучению, могут быть особенности функционирования их антиоксидантной системы, которая способна трансформировать избыток активных форм кислорода – супероксид-аниона (O_2^-), перекиси водорода (H_2O_2) и др., образующихся под влиянием ионизирующего облучения. Основными ферментами, осуществляющими антиоксидантную защиту грибных клеток и поддерживающими концентрацию активных форм кислорода на физио-

логическом уровне являются СОД, каталаза и пероксидаза.

Для того чтобы нивелировать штаммовые различия при изучении активности антиоксидантных ферментов у исследуемых микроорганизмов параллельно (как составная часть всего

эксперимента), проводили культивирование всех поколений в аналогичных условиях только без облучения и измеряли активности ферментов в каждом поколении (таблица). Величину активности исходных культур в каждом отдельном случае принимали за 100 %.

Активности ферментов антиоксидантной защиты у трех поколений штаммов *Hormoconis resiniae*

Название вида микроорганизма	Номер штамма	Поколение	СОД, усл. ед.	Каталаза, ммоль/мг белка	Пероксидаза, мкмоль/мг белка
<i>Hormoconis resiniae</i>	801	1	113 ± 7,61	5,2 ± 0,3	120 ± 5,6
		2	140 ± 6,2	3,8 ± 0,2	144 ± 7,2
		3	108 ± 5,3	4,3 ± 0,19	108 ± 5,4
	61	1	124 ± 5,8	7,0 ± 0,31	142 ± 6,1
		2	152 ± 6,7	5,6 ± 0,27	180 ± 8,3
		3	116 ± 5,8	6,1 ± 0,33	160 ± 7,6

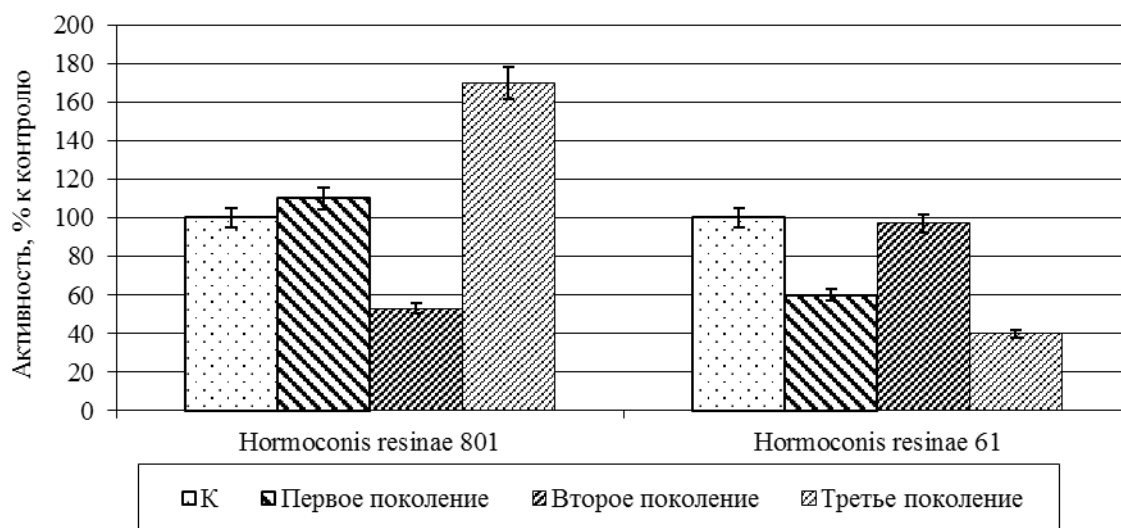


Рис. 2. Активность СОД трех облученных поколений штаммов *Hormoconis resiniae*. К – активность СОД необлученных штаммов, принята за 100 %.

Установлено, что у контрольного штамма 801 активность СОД снижалась только во втором поколении, а в первом и третьем – увеличивалась (рис. 2). У штамма *H. resiniae* 61 активность СОД проявляла волнообразные изменения: снижалась по отношению к контролю в первом поколении, восстанавливалась до исходного уровня во втором и опять снижалась в третьем. Таким образом, обращает на себя внимание тот факт, что характер изменений активностей этого фермента был однотипным, но с противоположным знаком.

Изменения активности СОД во втором поколении контрольного штамма достигали 170 %, а у поколений *H. resiniae* 61 с радиоадаптивными свойствами они были менее выраженными – 50 %.

Следует отметить, что ранее при изучении особенностей роста в условиях хронического об-

лучения у штамма *H. resiniae* 61 с радиоадаптивными свойствами было выявлено существенное (до 200 %) увеличение активности СОД на разных этапах онтогенеза [16]. При изучении динамики изменения активности СОД у облученных поколений этого штамма (филогенетический уровень) выявлено только снижение его активности, т.е. наблюдаются различные изменения в антиоксидантной системе *H. resiniae* 61 на онтогенетическом и филогенетическом уровнях.

При исследовании активности каталазы, фермента субстратом для которого является продукт реакции СОД, у поколений *H. resiniae* были выявлены разнонаправленные изменения активности этого фермента, значительно более выраженные у трех генераций контрольного штамма (рис. 3).

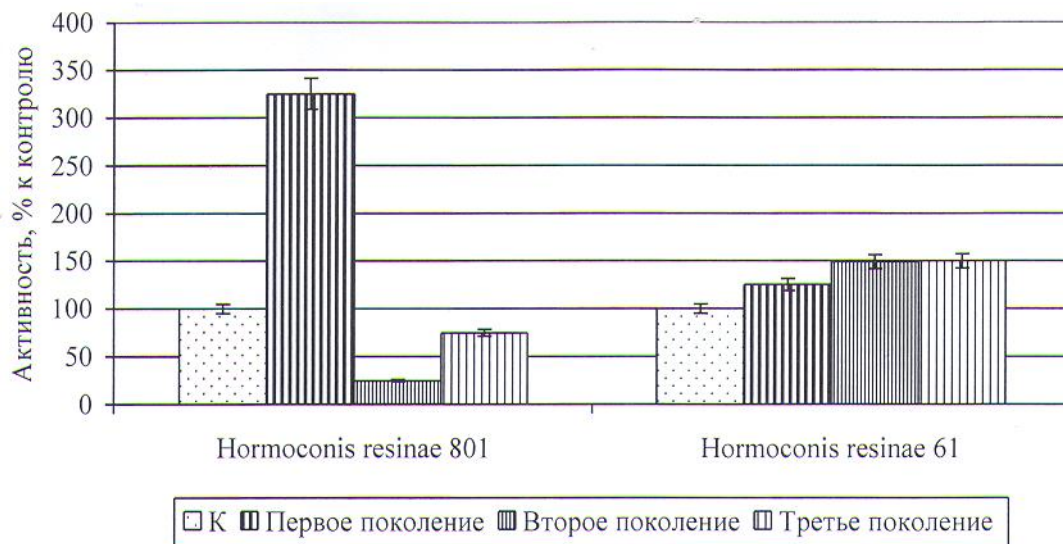


Рис. 3. Активность каталазы у трех поколений *Hormoconis resinae*. К – активность фермента у необлученных штаммов, принята за 100 %.

У контрольного штамма *H. resinae* 801 в первом поколении было обнаружено увеличение активности каталазы практически до 350 % по сравнению с контролем у первого поколения, снижение во втором поколении и незначительный подъем в третьем, однако он не достиг контрольного уровня активности фермента.

В то же время у поколений штамма *H. resinae* 61 с радиоадаптивными свойствами наблюдалось монотонное увеличение активности этого фермента от первого поколения к третьему и достигло величины 150 % от исходного уровня.

При изучении влияния хронического облучения на активность внутриклеточной каталазы в

онтогенезе этих грибов изменения активности фермента были менее выражены [16]. Так, было установлено, что у *H. resinae* 801 и *H. resinae* 61 под действием хронического облучения на 20 и 27 % снижается активность фермента в экспоненциальной фазе роста и наоборот на 37 и 20 % повышается в стационарной фазе роста соответственно [16].

Наименьшие изменения у исследованных поколений контрольного штамма *H. resinae* 801 выявлены в активности пероксидазы имеющие слабо выраженный колебательный характер (рис. 4). Изменения активности этого фермента в поколениях *H. resinae* 801 не превышали 20 %.

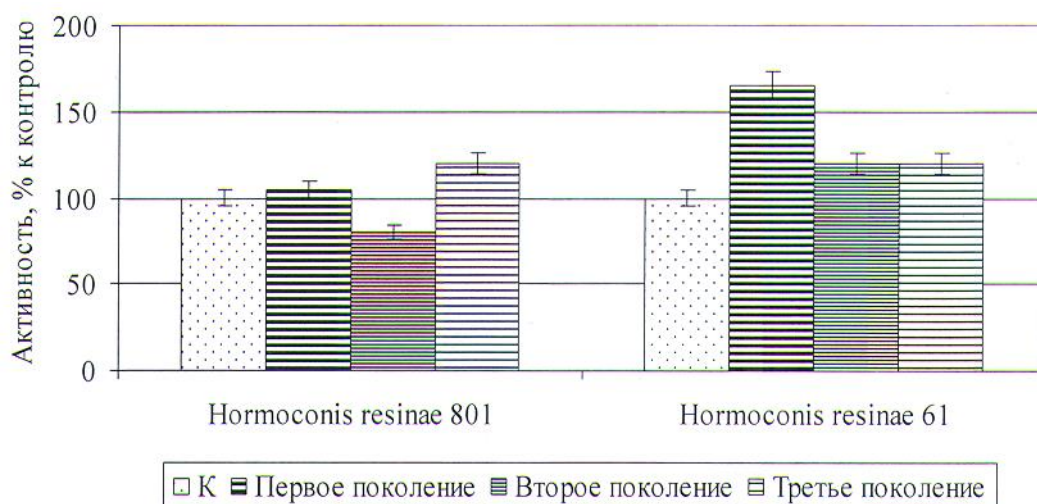


Рис. 4. Пероксидазная активность трех поколений *Hormoconis resinae*. К – активность фермента у необлученных штаммов, принята за 100 %.

В поколениях штамма *Hormoconis resinae* 61 с радиоадаптивными свойствами выявлено повышение пероксидазной активности, при этом наиболее выраженное в первом поколении, и со-

ставляющее соответственно 170, 125 и 123 %.

При исследовании влияния хронического облучения практически не было выявлено влияния на активность этого фермента в онтогенезе

H. resinae 801 и *H. resinae* 61 [16]. Особый интерес вызывает анализ изменений у облученных поколений в активности СОД, каталазы и пероксидазы, так как и ферменты действуют скоординировано в клетке.

Было показано, что соотношение активности каталаза/СОД у поколений контрольного штамма *H. resinae* 801 составляет 3, 0,5 и 0,44 соответственно. Принципиально другой характер изменений у поколений этого штамма соотношения активности пероксидаза/СОД – 0,95, 1,4 и 0, 74 соответственно. У поколений штамма с радиоадаптивными свойствами *H. resinae* 61, в отличие от поколений контрольного штамма, изменение соотношения активностей в поколениях каталаза/СОД и пероксидаза/СОД носят однотипный характер и их соотношение составляет в поколениях 2; 1,5; 3,75 и 2,7; 1,25; 3,1 соответственно.

Следует отметить, что изменения в активности ферментов антиоксидантной защиты у поко-

лений контрольного штамма значительно более выражены, чем у поколений штамма, длительное время находившегося в условиях хронического облучения, что свидетельствует о формировании у него других алгоритмов адаптации. Эти изменения у исследованных грибов свидетельствуют о перестройках в сети регуляторных процессов на разных структурно-функциональных уровнях.

Наиболее выраженные изменения нами выявлены у исследуемых поколений на уровне организма, что свидетельствует о существенных повышениях их биологической активности. Это необходимо учитывать с точки зрения повышения сорбции и транслокации радионуклидов, увеличения опасности биодеструкции авиационного топлива и топливных материалов. С другой стороны, получение облученных поколений этого вида может быть базой для скрининга продуцентов целого ряда биологически активных соединений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Tugay T.I., Zhdanova N.N., Zheltonozhsky V.A. et al. The influence of ionizing radiation on spore germination and emergent hyphal growth response reactions of microfungi // *Mycologia*. - 2006. - Vol. 98, No. 4. - P. 521 - 527.
2. Тугай Т.И., Жданова Н.Н., Желтоножский В.А. и др. Проявление радиоадаптивных свойств у микроскопических грибов, длительное время находившихся на территориях с повышенным радиационным фоном после аварии на ЧАЭС // *Радиационная биология. Радиоэкол.* - 2007. - Т. 47, № 5. - С. 543 - 549.
3. Tugay T.I., Zhdanova N.N., Zheltonozhsky V.A. et al. Effects of ionizing radiation on the antioxidant system of microscopic fungi with radioadaptive properties found in the Chernobyl exclusion zone // *Health Physics – Radiation Safety Journal*. - 2011. - Vol. 101, No. 4. - P. 375 - 382.
4. Itah A.Y., Brooks A.A., Ogar B.O., Okure A.B. Biodegradation of international jet A-1 aviation fuel by microorganisms isolated from aircraft tank and joint hydrant storage systems // *Bull Environ. Contam. Toxicol.* - 2009. - Vol. 83, No. 3. - P. 318 - 327.
5. San-Blas G., Guanipa O., Moreno B. et al. Cladospore carrionii and Hormoconis resinae (C.resinae): cell wall and melanin studies // *Curr. Microbiol.* - 1996. - Vol. 32, No. 1. - P. 11 - 16.
6. Joutsjoki V.V., Kuittinen M., Torkkeli T.K. et al. Secretion of the Hormoconis resinae glucoamylase P enzyme from Trichoderma reesei directed by the natural the cbh1 gene secretion signal // *FEMS Microbiol. Lett.* - 1993. - Vol. 112, No. 3. - P. 281 - 286.
7. Тугай Т.И., Тугай А.В., Желтоножский В.А. та ін. Закономірності впливу низьких доз опромінення на мікроскопічні гриби // *Ядерна фізика та енергетика*. - 2012. - Т. 13, № 4. - С. 396 - 402.
8. Кочкина Г.А., Мирчинк Е.Г., Кожевин П.А. и др. Радиальная скорость роста колоний грибов в связи с их экологией // *Микробиология*. - 1978. - Т. 47, № 5. - С. 964 - 965.
9. Костюк В.А., Потапович А.И., Ковалева Ж.В. Простой и чувствительный метод определения активности супероксиддисмутазы, основанный на реакции окисления кверцетина // *Вопр. мед. химии*. - 1990. - Т. 36, № 2. - С. 88 - 91.
10. Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. Методы определения активности каталазы // *Лабораторное дело*. - 1988. - № 1. - С. 16 - 19.
11. Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. - М.: Агропромиздат, 1987. - 170 с.
12. Bredford M.M. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein - Dye Binding // *J. Analytical Biochemistry*. - 1976. - No. 72. - P. 248 - 254.
13. Тугай Т.И., Жданова Н.Н., Желтоножский В.А. и др. Влияние пролонгированного действия ионизирующего излучения на активность полифенолоксидазы и тирозиназы и на синтез меланина у *Hormoconis resinae* // *Ядерна фізика та енергетика*. - 2006. - Т. 2, № 18. - С. 82 - 87.
14. 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. - Т. 37, № 5. - С. 797 - 803.
15. Дзмицьєв О.П., Гуца М.І. Вплив хронічного опромінення на імунний потенціал рослин і вірулентність та агресивність фітопатогенних грибів // *Радіобіологічні ефекти хронічного опромінення рослин у зоні впливу Чернобильської катастрофи / Під ред. Д. М. Гродзинського*. - К.: Наук. думка, 2008. - С. 238 - 267.
16. Тугай Т.И. Адаптація мікроміцетів до хронічного іонізуючого опромінення: автореф. дис. ... д-ра біол. наук / КНУ. - К., 2013. - 41 с.

А. В. Тугай¹, Т. И. Тугай¹, В. О. Желтоножський², М. В. Желтоножська², Л. В. Садовников²

¹ Інститут мікробіології і вірусології НАН України, Київ

² Інститут ядерних досліджень НАН України, Київ

ОСОБЛИВОСТІ РОСТОВИХ ПРОЦЕСІВ ТА ФУНКЦІОНУВАННЯ АНТИОКСИДАНТНОЇ СИСТЕМИ У ТРЬОХ ПОКОЛІНЬ ОПРОМІНЕНИХ ПОПУЛЯЦІЙ МІКРОМІЦЕТІВ *HORMOCONIS RESINAE*

Було досліджено вплив хронічного опромінення на швидкість радіального росту і активність ферментів антиоксидантного захисту – супероксиддисмутази, каталази, пероксидази – у трьох поколіннях контрольного штаму і штаму, що проявляв радіоадаптивні властивості мікромицетів *Hormoconis resiniae*. Виявлено фазність змін досліджуваних параметрів активації та інгібування як на рівні організму, так і на внутрішньоклітинному рівні, що свідчить про зміни біологічної активності в поколіннях досліджуваних штамів *Hormoconis resiniae*.

Ключові слова: хронічне опромінення, покоління *Hormoconis resiniae*, адаптація, ферменти антиоксидантного захисту.

A. V. Tugay¹, T. I. Tugay¹, V. A. Zheltonozhsky², M. V. Zheltonozhskaya², L. V. Sadovnikov²

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

² Institute for Nuclear Research, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

PECULIARITIES OF GROWTH AND FUNCTION OF THE ANTIOXIDANT SYSTEM IN THREE GENERATIONS IRRADIATED POPULATIONS OF *HORMOCONIS RESINAE* MICROMYCETES

Effect of chronic radiation exposure to the growth and activity of antioxidant enzymes - superoxide dismutase, catalase, peroxidase from three generations of control strain and strain exhibiting radioadaptive properties micromycetes *Hormoconis resiniae* was studied. Under the influence of chronic radiation detected phase changes in the study parameters - activation and inhibition of both the organism and at intracellular level, indicating change in the biological activity of the studied three generations *Hormoconis resiniae*.

Keywords: chronic radiation, generation *Hormoconis resiniae*, adaptation, antioxidant enzymes.

REFERENCES

1. Tugay T.I., Zhdanova N.N., Zheltonozhsky V.A. et al. // Mycologia. – 2006. - Vol. 98, No. 4. - P. 521 - 527.
2. Tugay T.I., Zhdanova N.N., Zheltonozhsky V.A. et al. // Radiats. biologiya. Radioekol. - 2007. - T. 47, № 5. - P. 543 - 549. (Rus)
3. Tugay T.I., Zhdanova N.N., Zheltonozhsky V.A. et al. // Health Physics - Radiation Safety Journal. - 2011. - Vol. 101, No. 4. - P. 375 - 382.
4. Itah A.Y., Brooks A.A., Ogar B.O., Okure A.B. // Bull Environ. Contam. Toxicol. - 2009. - Vol. 83, No. 3. - P. 318 - 327.
5. San-Blas G., Guanipa O., Moreno B. et al. // Curr. Microbiol. - 1996. - Vol. 32, No. 1. - P. 11 - 16.
6. Joutsjoki V.V., Kuittinen M., Torkkeli T.K. et al. // FEMS Microbiol. Lett. - 1993. - Vol. 112, No. 3. - P. 281 - 286.
7. Tugai T.I., Tugai, A.V., Zheltonozhskiy V.A. et al. // Nucl. Phys. At. Energy. - 2012. - Vol. 13, No. 4. - P. 396 - 402. (Ukr)
8. Kochkina G.A., Mirchink E.G., Kozhevin P.A et al. // Mikrobiologiya. - 1978. - Vol. 47, No. 5. - P. 964 - 965. (Rus)
9. Kostyuk V.A., Potapovich A.I., Kovaleva Zh.V. // Vopr. med. khimii. - 1990. - Vol. 36, No. 2. - P. 88 - 91. (Rus)
10. Korolyuk M.A., Ivanova L.I., Majorova I.G., Tokarev V.E. // Laboratornoe delo. - 1988. - No. 1. - P. 16 - 19. (Rus)
11. Ermakov A.I. Biochemical research methods of plants. - Moskva: Agropromizdat, 1987. - 170 p. (Rus)
12. Bredford M.M. // J. Analytical Biochemistry. - 1976. - No. 72. - P. 248 - 254.
13. Tugay T.I., Zhdanova N.N., Zheltonozhsky V.A. et al. // Nucl. Phys. At. Energy. - 2006. - Vol. 2, No. 18. - P. 82 - 87. (Rus)
14. Tverskoj L.A., Grodzinskij D.M., Kejsevich L.V. // Radiats. biologiya. Radioekol. - 1997. - Vol. 37, No. 5. - P. 797 - 803. (Rus)
15. Dmytriyeu O.P., Gushcha M.I. // Radiobiological effects of plants chronic exposure in the Chernobyl disaster area / Ed. by D. M. Grodzyn'skyi. - Kyv: Nauk. dumka, 2008. - P. 238 - 267. (Ukr)
16. Tugay T.I. Adaptation of the micromycetes to chronic ionizing radiation // Abstract of thesis. ... Dr. of Sciences in biology / KNU. - Kyiv, 2013. - 41 p. (Ukr)

Надійшла 20.10.2015
Received 20.10.2015