

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

¹ Институт микробиологии и вирусологии НАН Украины, Киев

² Институт ядерных исследований НАН Украины, Киев

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 образце.

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.

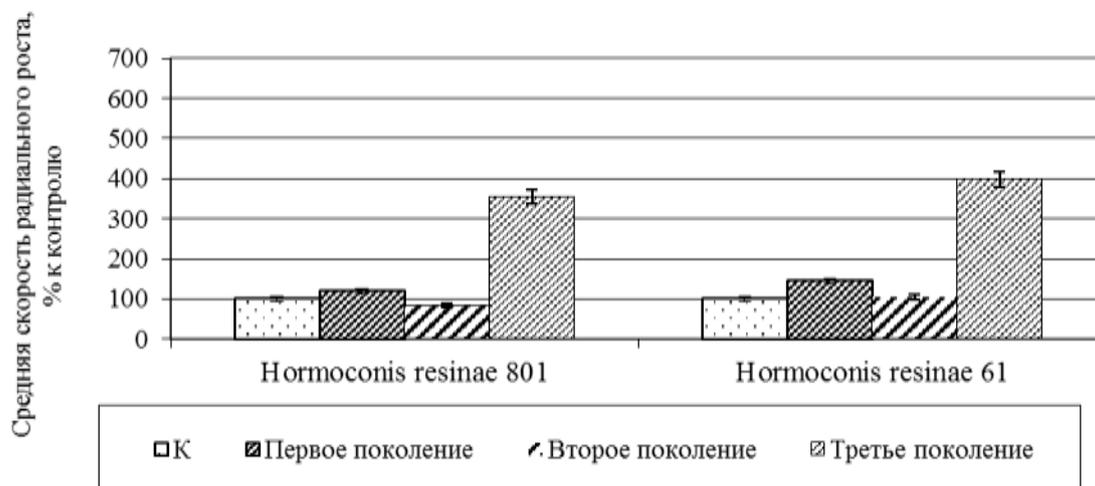
Результаты исследования и их обсуждение

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

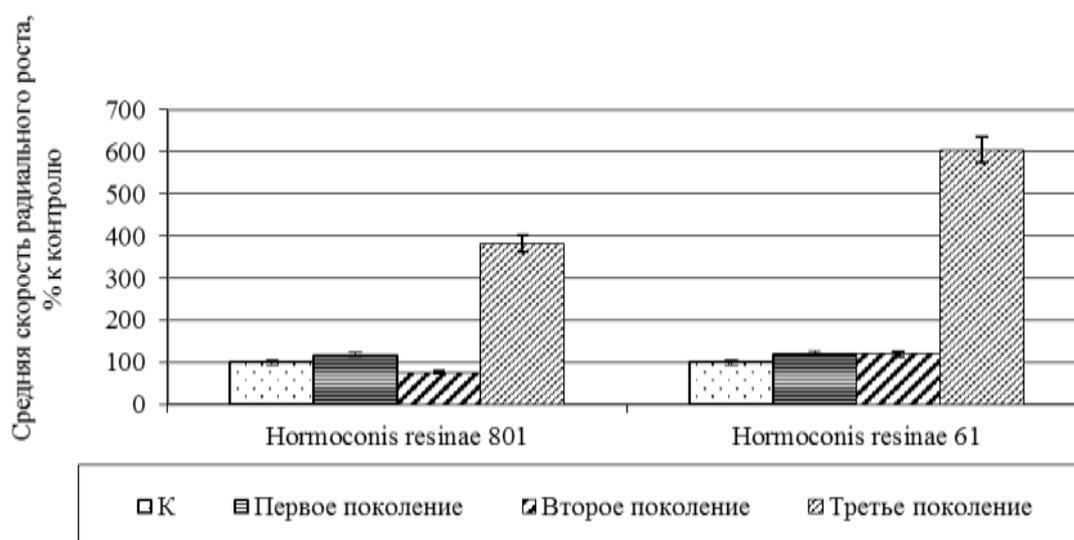
Установлено, что для облученных поколений контрольного штамма *H. resinae* 801 характерна фазность в изменении радиальной скорости роста, незначительное снижение во втором и существенное в 3,5 раза повышение в третьем; изменения Kг имеют однотипный характер при культивировании на обеих средах. У поколений 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

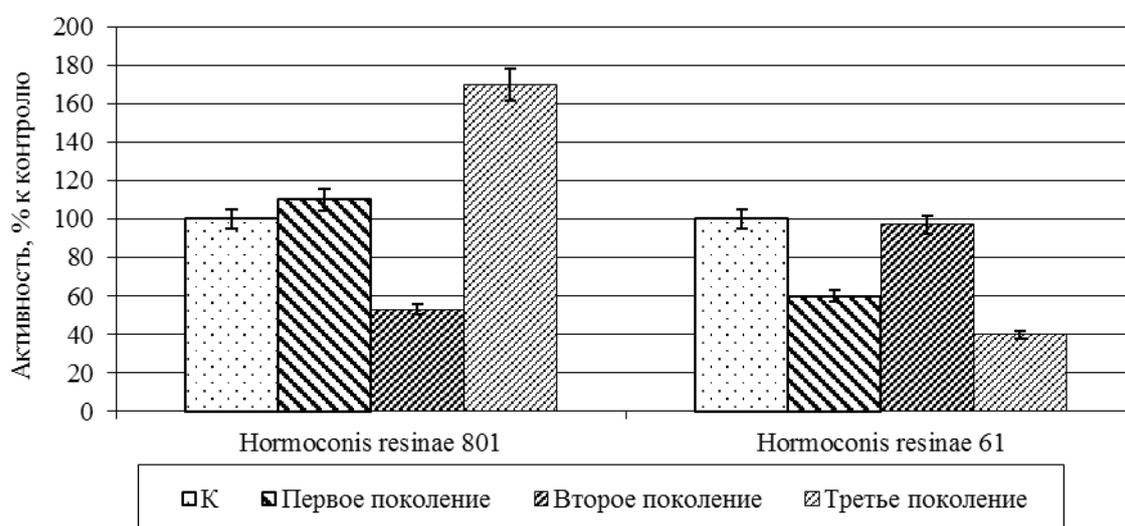


Рис. 2. Активность СОД трех облученных поколений штаммов *Hormoconis resiniae*. К – активность СОД необлученных штаммов, принята за 100 %.

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).

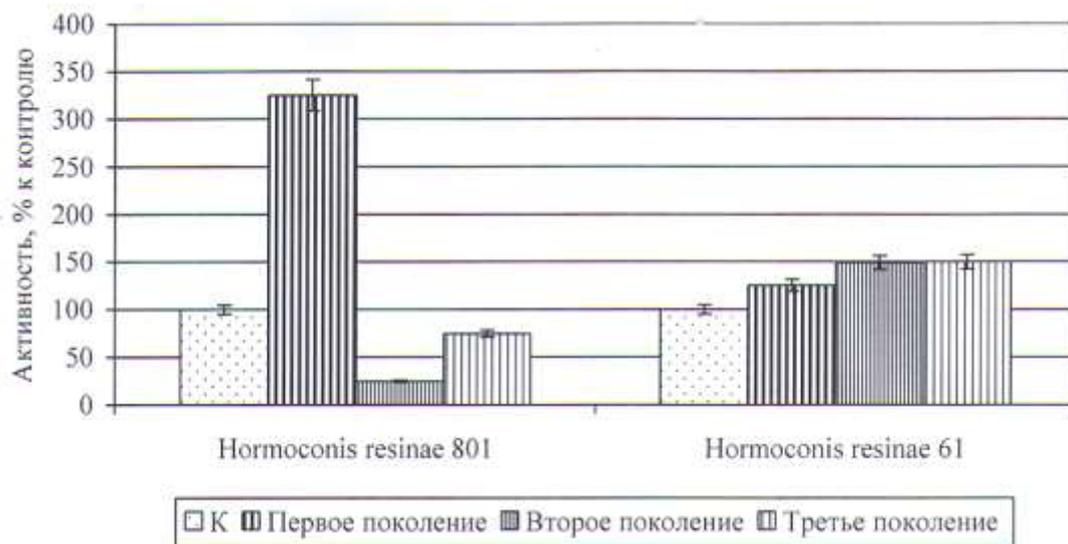


Рис. 3. Активность каталазы у трех поколений *Hormoconis resinae*. К – активность фермента у необлученных штаммов, принята за 100 %.

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 %.

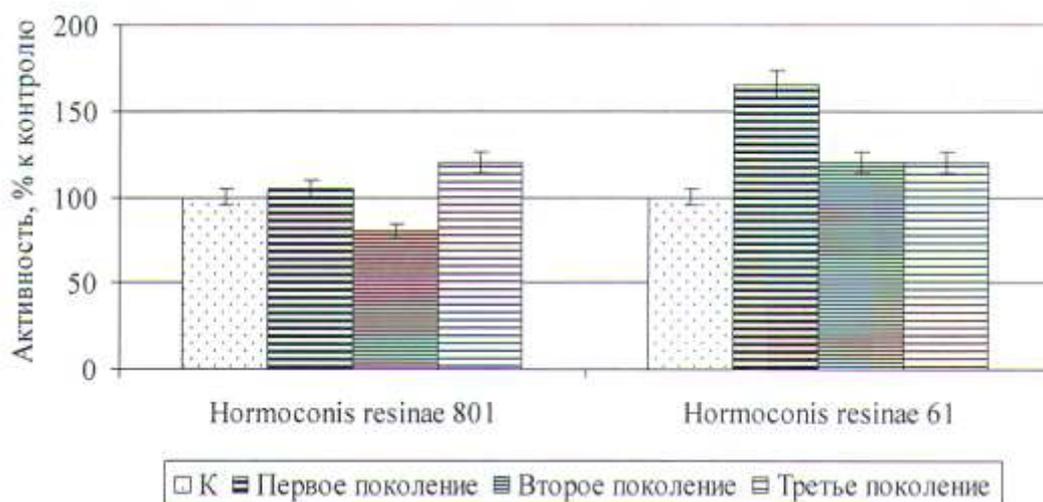


Рис. 4. Пероксидазная активность трех поколений *Hormoconis resinae*. К – активность фермента у необлученных штаммов, принята за 100 %.

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., Потанович 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. *Дмитрієв 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 проявляє 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. Tugay T.I., Tugay, 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