

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені ТАРАСА ШЕВЧЕНКА

На правах рукопису

Тугай Андрій Васильович

УДК 582.28:614.876

**ВПЛИВ ХРОНІЧНОГО ОПРОМІНЕННЯ НА ҐРУНТОВІ
МІКРОМІЦЕТИ ЗОНИ ВІДЧУЖЕННЯ ЧОРНОБИЛЬСЬКОЇ АЕС**

03.00.01 – радіобіологія

**Дисертація на здобуття
наукового ступеня кандидата біологічних наук**

Науковий керівник
доктор біологічних наук, професор
Лукашов Дмитро Володимирович

Київ — 2016

З М І С Т

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ	5
ВСТУП	6
РОЗДІЛ 1	
ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.	
ВІДДАЛЕНІ НАСЛІДКИ ВПЛИВУ ХРОНІЧНОГО ОПРОМІНЕННЯ НА МІКРОМІЦЕТИ	13
1.1. Накопичення штучних радіонуклідів грибами	13
1.2. Деструкція «гарячих частинок» мікроміцетами	16
1.3. Вплив грибів на перехід радіонуклідів у системі грунт – вищі рослини	22
1.4. Дія і діапазон малих доз опромінення для різних представників біоти	24
1.5. Вплив та значення активних форм кисню у метаболізмі грибів	29
1.6. Ферментативна антиоксидантна система грибів	32
1.6.1. Види та роль супероксиддисмутаза грибів	32
1.6.2. Види та особливості дії каталаз та пероксидаз грибів	35
РОЗДІЛ 2	
МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ	39
2.1. Об'єкти дослідження	39
2.2. Методи культивування мікроміцетів	41
2.2.1. Культивування посівного матеріалу	41
2.2.2. Адаптована модельна система для отримання опромінених генерацій мікроміцетів	42
2.2.3. Отримання опромінених генерацій досліджених вихідних штамів	48
2.3. Вимірювання параметрів росту мікроміцетів	48
2.4. Визначення активності ферментів антиоксидантного захисту	49

2.4.1. Отримання дезінтеграту для визначення активності внутрішньоклітинних ферментів мікроміцетів	49
2.4.2. Визначення каталазної активності мікроміцетів	49
2.4.3. Визначення пероксидазної активності мікроміцетів	50
2.4.4. Визначення супероксиддисмутазної активності мікроміцетів	50
2.5. Дослідження взаємодії у системі мікроміцет - «гаряча частинка»	51
2.6. Статистична обробка результатів	51

РОЗДІЛ 3.

ВПЛИВ ХРОНІЧНОГО ОПРОМІНЕННЯ НА ВИЖИВАНІСТЬ ТА ШВИДКІСТЬ РАДІАЛЬНОГО РОСТУ У ОПРОМІНЕНИХ ГЕНЕРАЦІЯХ МІКРОМІЦЕТІВ	53
--	----

3.1. Вживаність мікроміцетів за дії хронічного опромінення	54
3.2. Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях мікроміцетів	60
3.2.1. Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях <i>Cladosporium cladosporioides</i>	61
3.2.2. Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях <i>Paecilomyces lilacinus</i>	64
3.2.3. Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях <i>Aspergillus versicolor</i>	67
3.2.4. Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях <i>Hormoconis resinae</i>	69

РОЗДІЛ 4

АКТИВНІСТЬ АНТИОКСИДАНТНИХ ФЕРМЕНТІВ У ГЕНЕРАЦІЯХ ҐРУНТОВИХ МІКРОМІЦЕТІВ	78
4.1 Активність антиоксидантних ферментів у пострадіаційних генераціях <i>Cladosporium cladosporioides</i>	80
4.2 Активність антиоксидантних ферментів у пострадіаційних генераціях <i>Paecilomyces lilacinus</i>	85

4.3 Активність антиоксидантних ферментів у пострадіаційних генераціях <i>Aspergillus versicolor</i>	91
4.4 Активність антиоксидантних ферментів у пострадіаційних генераціях <i>Hormoconis resiniae</i>	96
РОЗДІЛ 5	
ЗДАТНІСТЬ <i>S. CLADOSPORIOIDES</i> ПЕРЕВОДИТИ РАДІОНУКЛІДИ, ЯКІ ВХОДЯТЬ ДО СКЛАДУ ПАЛИВНИХ ЧАСТИНОК, У БІОЛОГІНО ДОСТУПНУ ФОРМУ	107
ОСНОВНІ УЗАГАЛЬНЕННЯ	118
ВИСНОВКИ	127
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	129

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

АБТС — 2,2' азино-біс (3 етилбензотіазолін-6-сульфонова кислота)

АСБ — абсолютно суха біомаса

АФК — активні форми кисню

ВБЕ — відносна біологічна ефективність випромінювання

ГА — голодний агар

ДІВ — дія іонізуючого випромінювання

ІЧ-спектри — інфрачервоні спектри

КУО — колоній утворюючі одиниці

K_r — швидкість радіального росту

ЛПЕ — лінійна передача енергії

СА — сусло-агар

СОД — супероксиддисмутаза

ЛіР — лігнін пероксидаза

МпР — марганець пероксидаза

ВСТУП

Актуальність роботи. Внаслідок Чорнобильської катастрофи у ґрунти Зони відчуження ЧАЕС потрапило 3×10^{19} Бк [292] радіонуклідів, з яких і досі дозоутворюючими залишаються ^{137}Cs , ^{90}Sr , $^{238-240}\text{Pu}$ та ^{241}Am , що перетворило її на один із найбільших у світі полігонів для дослідження наслідків дії хронічного опромінення на біоту.

Мікобіота є постійною і активною компонентою біогеоценозу та виконує функції регулятора переміщування радіонуклідів, зокрема, у лісових біогеоценозах [150]. Ґрунтові гриби –це важлива ланка багатьох трофічних ланцюгів, а їхня частка у мікробній біомасі ґрунту сягає 80% [4]. У попередніх дослідженнях, при вивченні механізмів адаптації ґрунтових мікроміцетів до дії хронічного іонізуючого опромінення, у 80% мікроміцетів було виявлено не відомі раніше радіоадаптивні властивості, які проявлялися у спрямованому рості до джерел іонізуючого випромінювання та стимуляції ростових процесів за дії великих (160 Гр/доб) доз опромінення, здатності обростати паливні частинки чорнобильського походження, колонізувати уранові частинки, переводити радіонукліди, що входять до їх складу, у біологічно доступні форми [50; 126; 127; 129; 132; 136; 189].

Для мікроміцетів характерна швидка зміна генерацій, що робить їх зручною моделлю для вивчення ефектів хронічного опромінення у низці генерацій, встановлення прямих та віддалених ефектів хронічного опромінення у видів мікроміцетів різної екологічної спеціалізації, що часто зустрічались у Зоні відчуження. Досліджені мікроміцети є продуцентами цілої низки біологічно активних сполук, актуальним є встановлення умов хронічного опромінення, за яких відбувається активізація їх росту, що може бути використано при розробленні способів підвищення синтезу таких сполук.

Нині накопичено значний експериментальний матеріал з вивчення ефектів хронічного опромінення у кількох генераціях рослинних об'єктів, комах, ракоподібних, мишоподібних гризунів [42; 119; 137; 148; 267]. Проте, практично відсутні дані щодо віддалених наслідків впливу хронічного

опромінення на мікроміцети, зокрема, що проявляли радіоадаптивні властивості.

Встановлення реакцій-відповідей ґрунтових мікроміцетів, які зазнають впливу хронічного опромінення упродовж багатьох генерацій, дає можливість прогнозувати віддалені наслідки опромінення для мікроміцетів з подальшим моделюванням видового та функціонального складу ґрунтових біоценозів. Незважаючи на значний обсяг цих досліджень слід ще з'ясувати наступні питання: які адаптаційні процеси сформувались у пострадіаційних генерацій мікроміцетів та можливі механізми реалізації їх завдяки особливостям функціонування ферментативного складника їхньої антиоксидантної системи.

У зв'язку з накопиченням трансуранових елементів у ґрунті, зокрема, у складі паливних частинок чорнобильського походження, з високою радіотоксичністю і доволі тривалим періодом напіврозпаду багатьох радіонуклідів, актуальним є вивчення шляхів регуляції потоків плутонію, америцію та інших актиноїдів у трофічних ланцюгах. Великого значення набуває виявлення внеску мікобіоти, особливо опромінених генерацій мікроміцетів, у переведення радіонуклідів, що входять до складу паливних частинок, зокрема, такого високотоксичного елемента як ^{241}Am , який не має природних стабільних аналогів, у біологічно доступну форму здатну акумулюватися різними представниками біоти.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Роботу виконано на кафедрі екології та охорони навколишнього середовища ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка у рамках науково-дослідної теми «Моніторинг, охорона та корекція природних, трансформованих і модельних екосистем з метою збереження біорізноманіття та підвищення їх стійкості до змін довкілля» (Д/Р № 0114U003470, 2014–2015 рр.). Частина досліджень виконано в Інституті мікробіології та вірусології НАНУ у рамках науково-дослідної теми «Дослідження фізіолого-біохімічного і генетичного біорізноманіття та

біосинтетичної здатності мікроорганізмів різних систематичних груп» (Д/Р № 0115U004130, 2011–2015 рр.). Моделювання радіоактивного опромінення проводили на базі Інституту ядерних досліджень НАН України.

Мета і завдання дослідження. Метою роботи було охарактеризувати дію хронічного опромінення на пострадіаційні генерації ґрунтових мікроміцетів у модельних умовах, що імітують рівні забруднення ґрунту Зони відчуження та оцінити здатність *Cladosporium cladosporioides* переводити радіонукліди, які входять до складу паливних частинок з високою активністю ^{241}Am , у біологічно доступну форму та накопичувати їх у біомасі мікроміцета.

Для досягнення мети досліджень було поставлено наступні завдання:

1. Встановити вплив хронічного іонізуючого опромінення на виживаність ґрунтових мікроміцетів у модельних умовах для визначення діапазону малих доз для них.

2. Дослідити швидкість радіального росту штамів *Aspergillus versicolor*, *Hormoconis resinae*, *C. cladosporioides* та *Paecilomyces lilacinus* у трьох пострадіаційних генерацій за дії малих доз.

3. Оцінити активність ферментів антиоксидантного захисту (супероксиддисмутази, каталази та пероксидази) за дії малих доз у досліджуваних штамів мікроміцетів.

4. Визначити здатність *C. cladosporioides* переводити радіонукліди, які входять до складу паливних частинок з високою активністю ^{241}Am у біологічно доступну форму та накопичувати їх у біомасі мікроміцета.

Об'єкт дослідження: дія хронічного опромінення на ґрунтові мікроміцети.

Предмет дослідження: виживаність опромінених штамів мікроміцетів, ріст та активність ферментів антиоксидантного захисту за дії малих доз, здатність переводити у біологічно доступну форму радіонукліди з паливних «гарячих частинок» з високою активністю ^{241}Am .

Методи досліджень: радіобіологічні (створення адаптованої модельної установки для вивчення впливу хронічного опромінення та отримання пострадіаційних генерацій; характеристика паливних частинок та визначення здатності мікроміцетів переводити частину радіонуклідів, що входять до їх складу, у біологічно доступні форми); мікробіологічні (культивування мікроміцетів та дослідження їхніх властивостей); біохімічні (визначення активності ферментів антиоксидантного захисту мікроміцетів), математичної статистики (оброблення та аналізування отриманих результатів).

Наукова новизна одержаних результатів. Встановлено, що іонізуюче опромінення у діапазоні від 6 – 18 Гр обумовлює виникнення у досліджуваних мікроміцетів ефектів, що властиві малим дозам. Уперше отримано дані щодо характеру адаптації у трьох пострадіаційних генераціях чотирьох видів мікроміцетів різних екологічних груп, що дає змогу прогнозувати екологічні наслідки радіоактивного забруднення довкілля. Уперше виявлено різні тенденції у характері змін у пострадіаційних генерацій мікроміцетів на певних етапах онтогенезу. Показано, що збільшення швидкості радіального росту більш виражене у пострадіаційних генераціях контрольних штамів, в той час як більш виражені зміни у функціонуванні антиоксидантної системи виявлено у пострадіаційних генерацій штамів мікроміцетів з радіоадаптивними властивостями. Уперше встановлено, що особливості функціонування антиоксидантних ферментів пострадіаційних генерацій є видоспецифічними. Гормезисні ефекти проявлялись у підвищенні пероксидазної та супероксиддисмутазної (СОД) активності у *C. cladosporioides*, каталазної та пероксидазної – у *H. resinae*, каталазної та СОД активності в *A. versicolor* і *P. lilasinus*. Уперше виявлено часткове руйнування паливних «гарячих частинок» з високою активністю ²⁴¹Am штамом *C. cladosporioides* 4061, що супроводжувалось перетворенням частини радіонуклідів у біологічно доступні форми та накопиченням у біомасі мікроміцета. Швидкість накопичення мікроміцетом ²⁴¹Am

перевищувала швидкість накопичення ^{137}Cs не зважаючи на те, що активність останнього у складі «гарячих частинок» була у 7 – 10 разів вищою.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані дані, які у сукупності виявили гормезисний ефект у пострадіаційних генераціях чотирьох видів мікроміцетів є проявом віддалених наслідків дії хронічного опромінення на мікобіоту, і можуть бути використані при формуванні довгострокових прогнозів щодо трансформації ґрунтових мікробіоценозів Зони відчуження. Виявлену активізацію росту пострадіаційних генерацій *H. resinae* (у кілька разів) слід враховувати за оцінки ризиків, які можуть зростати, у зв'язку з тим, що цей вид спричиняє біодеструкцію авіаційного пального та є причинним агентом корозії. Встановлення умов, за яких виявлено активізацію росту та збільшення активності ферментів антиоксидантного захисту у досліджених мікроміцетів, що є продуцентами цілої низки біологічно активних сполук, може бути використано при розробленні способів підвищення їх синтезу.

Практичне значення отриманих даних щодо здатності *C. cladosporioides* акумулювати ^{241}Am полягає у перспективі використання їх у біотехнологіях, пов'язаних як з додатковою ремедіацією забруднених територій, так і для деструкції радіоактивних матеріалів (відходів) і перетворення їх на форму, що спрощує подальшу утилізацію. Отримані в роботі дані можуть бути використані у радіоекології, мікології, екології та впроваджено в навчальний процес у курсі лекцій з мікології, мікробіології та радіаційної мікробіології у Відкритому міжнародному університеті розвитку людини «Україна».

Особистий внесок здобувача. Дисертація є самостійною роботою автора. Здобувачем проведено експериментальні дослідження, проаналізовано наукову літературу з цієї проблеми, узагальнено отримані експериментальні дані, проведено порівняльний аналіз з опублікованими в літературі даними. Автором особисто проведено опромінення вихідних штамів мікроміцетів та отримано відповідні генерації, досліджено ростові та фізіолого-біохімічні властивості генерацій мікроміцетів та взаємодію мікроміцета з «гарячими частинками». Вибір теми дисертаційної роботи,

постановка мети, планування напрямків досліджень та узагальнення результатів проведено спільно з науковим керівником. Усі дослідження зі створення модельної установки для вивчення впливу хронічного опромінення на пострадіаційні генерації мікроміцетів, характеристики «гарячих частинок» виконано спільно з д.ф-м.н. В.О. Желтоножським та Л.В. Садовниковим (Інститут ядерних досліджень НАН України), за що автор висловлює щирю вдячність. Базою для проведення досліджень була раніше створена у відділі фізіології та систематики мікроміцетів Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К.Заболотного НАН України колекція мікроміцетів, виділених з екотопів Зони відчуження ЧАЕС з різним рівнем експозиційної дози та колекція штамів з вираженими радіоадаптивними властивостями. Автор висловлює щирю вдячність керівнику та співробітникам відділу за можливість проведення досліджень з використанням цих унікальних колекцій та всебічну підтримку роботи.

Апробація результатів дисертації. Результати роботи було представлено на: XII, XXIII з'їздах товариства мікробіологів України ім. С.М. Виноградського (Ужгород, 2009, Ялта, 2013); II, III междисциплинарных микологических форумах России (Москва, 2010, 2012); X Українському біохімічному з'їзді (Одеса, 2010); Міжнародній конференції «Радіобіологічні і радіоекологічні аспекти Чорнобильської катастрофи» (Славутич, 2011); Міжнародній конференції «Двадцять п'ять років Чорнобильської катастрофи. Безпека майбутнього» (Київ, 2011); XIII Українському ботанічному з'їзді (Львів, 2011); V Міжнародній науковій конференції «Молодь та поступ біології» (Львів, 2012); Междисциплинарной научной конференции «Адаптационные стратегии живых систем», (Новый Свет, Крым, 2012, 2013, 2014); Міжнародній науковій конференції «Мікробіологія та імунологія – перспективи розвитку в XXI столітті» (Київ, 2014); XX, XXII, XXIII щорічних конференціях Інституту ядерних досліджень (Київ, 2013, 2015, 2016).

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 21 наукову працю, у тому числі – 6 статей у фахових наукових виданнях (2 статі у наукових міжнародних виданнях та 4 статі у виданнях України, що включені до міжнародних наукометричних баз), 15 тез доповідей у матеріалах вітчизняних та міжнародних наукових конференцій та з’їздів.

Структура та обсяг дисертації Дисертаційна робота складається зі вступу, огляду літератури, матеріалів і методів досліджень, 3 розділів власних досліджень з обговоренням і узагальненням отриманих результатів, висновків та списку використаних джерел, що включає 346 найменувань. Дисертація викладена на 171 сторінках містить 45 рисунків і 4 таблиці.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.

ВІДДАЛЕНІ НАСЛІДКИ ВПЛИВУ ХРОНІЧНОГО ОПРОМІНЕННЯ НА МІКРОМІЦЕТИ

При дослідженні віддалених наслідків дії хронічного опромінення на біоту, зокрема штучних радіонуклідів, які потрапили у навколишнє середовище після Чорнобильської катастрофи, необхідно накопичити данні відносно їхньої поведінки у біогеоценозі. Особливої уваги потребує дослідження швидкості міграції довгоживучих радіонуклідів та вплив на цей процес мікобіоти ґрунту.

1.1. Накопичення штучних радіонуклідів грибами

У різні періоди після Чорнобильської катастрофи у ґрунті знаходились певні співвідношення радіонуклідів, що залежало, зокрема, від періодів їх напіврозпаду [242]. Найбільше даних у перші роки після аварії у літературі було щодо накопичення грибами ^{134}Cs , ^{137}Cs та ^{90}Sr [21; 270; 320; 332]. Було показано [162; 285; 173], що мікобіота ґрунту значною мірою сприяє іммобілізації ^{137}Cs в лісових ґрунтах. Крім того, було продемонстровано Briickmann і Wolters (1994), що радіоцезій може також активно транспортуватися вгору із шару підстилки до коріння дерев, а надалі у листя [2; 29; 162; 317]. Встановлено, що у різні роки після Чорнобильської катастрофи здатність до накопичення ^{137}Cs у різних мікосимбіотрофних видів, що були знайдені у Зоні відчуження, відрізнялася у кілька разів, при цьому вона була суттєво (від 7,5 до 10000 разів) вища ніж рівень накопичення ^{90}Sr [35; 39; 40].

Встановлено, що сапротрофні гриби здатні накопичувати ^{137}Cs , при цьому найвищі коефіцієнти переходу в модельній системі листяна підстилка – мікроміцет (*Trichoderma viride*) були у діапазоні від 2,36 до 0,23 і залежали

від віку підстилки, а найвищий був виявлений при рості на впалому дереві та дорівнював 4,31 [337].

Відомості щодо рівня забруднення довкілля америцієм до Чорнобильської катастрофи були малочисельні чи практичні відсутні. Після аварії на ЧАЕС кількість ^{241}Am у навколишньому середовищі постійно збільшується, зокрема, на територіях Зони відчуження [211; 212; 252; 287; 308; 315].

Так, за наявними прогнозами активність ^{241}Am в ґрунтах Брянської області, що зазнали радіаційного забруднення внаслідок аварії на ЧАЕС буде зростати до 2060 року і перевищить початкову активність у більш ніж у 6 разів за рахунок розпаду випадінь ^{241}Pu [62; 63]. Розрахункова активність ^{241}Am в ґрунтах Зони відчуження досягне свого максимуму у середині 21 сторіччя та буде перевищувати вихідний рівень випадінь під час аварії у 40 разів [84].

Прогнозні оцінки, що були зроблені одразу ж після аварії на ЧАЕС щодо поведження трансуранових нуклідів в оточуючому середовищі були оптимістичні: ізотопи плутонію малорухливі і представляють загрозу для тварин та людини тільки через інгаляційну компоненту. Однак, останнім часом отримано багато експериментальних даних про те, що на багатьох ділянках 5 км Зони відчуження ЧАЕС до 50% ізотопів плутонію та америцію перемістилися на глибину 2-5 см, а наявність ізотопу америцію надійно фіксується на всіх досліджених ділянках на глибині 60 см [53; 84]. Переміщення радіонуклідів у такі глибинні шари ґрунту неможливо пояснити за рахунок лише фізико-хімічних процесів.

В дослідженнях, проведених через 20 років після Чорнобильської катастрофи в умовах лісових екосистем Пензенської області з різним рівнем та генезисом радіаційного забруднення вивчено характер накопичення ^{137}Cs , ^{226}Ra , ^{232}Th , ^{241}Am плодовими тілами грибів, виявлені види грибів, що характеризуються підвищеною здатністю до акумуляції певних радіонуклідів [108]. Встановлено, що радіонукліди, що знаходяться у ґрунті досліджених

територій, накопичуються усіма видами грибів до певної концентрації. Показано, що ступінь накопичення радіонуклідів відрізняється у представників різних еколого-трофічних груп [108]. Були досліджені гриби різних трофічних груп: симбіотрофи (25 видів), ксилотрофи (17 видів), підстилочні сапротрофи (4 види) та встановлено, що в грибах частка природних радіонуклідів складала 34,8%, - сумарна активність 631 Бк/кг, а штучних – 63,2% – 1815.5 Бк/кг. ^{137}Cs та ^{241}Am підвищили в 3 рази середнє значення радіоактивності грибів. Максимальна активність ^{137}Cs зафіксована у свинушки – 34304 Бк/кг (коефіцієнт накопичення 390), польського гриба 6184 (коефіцієнт накопичення 60,4), сиріжки 2008 Бк/кг (коефіцієнт накопичення 18,6). До грибів, здатних накопичувати ^{241}Am відноситься польський гриб 648 Бк/кг (17,1), корбан 380 Бк/кг (9,5), зеленушка 302 Бк/кг (7,4), сиріжка 224 Бк/кг (6,9). Не виявлено америцій у ряду видів грибів, а саме: маслюків, підберезників, печериць. Серед найбільш активних накопичувачів ^{137}Cs та ^{241}Am біоіндикатором є зеленушка. Природні радіонукліди найбільш накопичують підстилочні сапротрофи. Ксилотрофи накопичують радіонукліди менше за інших. Симбіотрофи проявляють найбільшу здатність до акумуляції штучних радіонуклідів ^{137}Cs – 1997 Бк/кг та ^{241}Am – 103 Бк/кг.

В результаті катастрофи на АЕС «Фукусіма» у 2011 році у довкілля потрапило 35,8 (\pm 16,5) ПБк ($3,66 \times 10^{16}$ Бк) радіоіотопів: цезію 137 та цезію 134. За проведеними оцінками у період з 11 березня по 18 квітня 2011 року близько 19 % з радіоактивних частинок було рознесено з повітрям по території Японії, 79 % потрапило у Тихий океан, і 2 % радіонуклідів було віднесено на земельні ділянки за межами Японії [316].

Було проведено дослідження рівнів активності радіоіотопів цезію ^{134}Cs та ^{137}Cs в диких їстівних грибах, мінеральних ґрунтах, а також у поверхневому шарі ґрунту західного узбережжя Північної Америки від південної Каліфорнії до північного острова Ванкувер, після ядерної аварії на АЕС «Фукусіма» [324]. Встановлено, що активність ^{137}Cs зросла на півночі

країни в мінеральних ґрунтах та зразках грибів, в той час як активність ^{134}Cs зросла на півдні в поверхневому шарі підстилки. Лисички хоча і накопичували цей ізотоп, проте рівні його активності в лисичках корелювали з такими як з мінерального ґрунту. Слід зазначити, що активність радіонуклідів коливалась на різних територіях. У більшості випадків рівень активності ^{137}Cs був значно вище, ніж у ^{134}Cs , що можна пояснити тим, що ^{137}Cs був присутній у навколишньому середовищі до вибуху на «Фукусімі» [324].

1.2. Деструкція «гарячих частинок» мікроміцетами

Встановлено, що після аварії на Чорнобильській АЕС (так само як і після полігонних випробувань ядерної зброї) частина радіоактивних викидів припадала на долю радіоактивних частинок з високою питомою активністю – «гарячих частинок», поведінка яких у ґрунті суттєво відрізняється від випадіння радіонуклідів, які були у газоподібній або аерозольній формі [210].

Було досліджено різні типи радіоактивних частинок, які утворилися після Чорнобильської катастрофи та описані їхні характеристики [10; 11; 12; 65; 66; 163; 344] та встановлено, що розчинність цих частинок як правило, низька.

Дослідження швидкості розчинення паливних частинок різного типу та динаміки переміщення розчинних радіонуклідів у ґрунті має велике значення в першу чергу в зв'язку з їхньою здатністю включатися у трофічні ланцюги [65; 66; 85; 86]. Слід зазначити, що на геохімічні властивості паливних частинок, їх розчинність впливає багато факторів, зокрема, тип ґрунту, його кислотність, вологість та біологічна складова ґрунту, роль якої в теперішній час досліджена недостатньо [236; 237; 238; 296; 307].

Так, за даними літератури, при оцінці вертикального перенесення радіонуклідів на різних ділянках Зони відчуження показано, що переважна їхня частина перебуває у верхніх шарах ґрунту на глибині до 10 см, проте було виявлено присутність ^{241}Am у зразках на глибині як 30см так і 60см, що

пов'язано перш за все з тим, що ^{241}Am у значній мірі вилучений з паливних «гарячих частинок» [10; 12; 53; 76; 167]. В різних типах ґрунтів виявлені відмінності у розташування радіонуклідів відповідно до їхньої міграційної рухливості, зокрема, у автоморфних мінеральних ґрунтах розподіл є наступним: $^{90}\text{Sr} > ^{137}\text{Cs} > ^{241}\text{Am} > ^{154}\text{Eu} \sim ^{239,240}\text{Pu}$, на противагу гігоморфним органогенним ґрунтам, у яких виявлена близька міграційна рухливість ^{90}Sr та ^{137}Cs .

В літературі обмаль даних щодо швидкості накопичення трансуранових елементів різними представниками біоти в природних умовах та переміщення цих радіонуклідів по трофічним ланцюгам. Проте в лабораторних умовах була досліджена здатність урану та америцію включатися у гливу при штучному культивуванні у ланцюг ґрунт – рослина та накопичуватися в організмі тварин [41; 205]. При культивуванні у штучних умовах гливи у ґрунті з контамінацією розчинами ^{239}Pu та ^{241}Am з визначеною активністю встановлено, що коефіцієнт переходу між ґрунтом та плодовими тілами для ^{239}Pu складав 0,72, а для ^{241}Am – 3, 97 [205]. Здатність накопичувати трансуранові елементи виявлена і у багатьох сільськогосподарських рослин. У ґрунт пластикових ємностей вносили розчинні трансуранові радіонукліди у співвідношенні $^{234}\text{U}/^{238}\text{U}=0.45$ ^{241}Am , а через місяць було посіяно насіння гірчиці білої (*Sinapis alba*), конюшини рожевої (*Trifolium hybridum* L.), ріпаку ярового (*Brassica napus*). У ряду рослин спостерігали більш інтенсивний ріст порівняно з контрольною групою рослин за рівнів радіоактивного забруднення (100 Бк/кг). Виявлено міжвидові відмінності у накопиченні радіонуклідів: найбільший вміст урану зареєстровано у ріпаку ярому та люцерні посівній, а найменший у конюшині рожевій ($7,0 \pm 0,1$ Бк/кг сухої біомаси), максимальні відмінності у досліджених видів були у 4 рази. Найбільший вміст ^{241}Am виявлено у гірчиці білій та люцерні, а найменший у конюшині (6-8 Бк/кг сухої біомаси). Вміст америцію у різних рослин з одного ґрунту відрізнявся у 2 рази.

Показано, що деякі ґрунтові мікроорганізми зберігають високий рівень активності в місцях поховання ядерних відходів, що містять плутоній [200; 201; 233]. При цьому вони можуть змінювати розчинність і біологічно доступну форму цього елемента [87; 98; 101; 159; 200; 201; 280]. У ряді експериментів показано, що бактерії і гриби відіграють основну роль в переведенні оксиду й аморфного гідроксиду плутонію в інші форми. Деякі види ґрунтових мікроорганізмів виділяють низькомолекулярні органічні сполуки, що збільшують рухливість актиноїдів. Wildung [204; 335] довів, що під дією ґрунтових грибів плутоній переходить в чотирьохвалентний стан та утворює відносно рухомі нейтральні і негативно заряджені комплекси.

Ступінь окиснення і форми знаходження плутонію і америцію у ґрунті визначаються такими факторами, як окисно-відновний і кислотно-лужний баланс, зміст і якісний склад органічної речовини, мінералогічними особливостями та мікробіологічною активністю [337]. Перехід трансуранових елементів в ланці трофічного ланцюгу «ґрунт - рослини» є однією з ключових точок в біологічній міграції даних радіонуклідів і їх надходженні в організм людини.

Літературні дані свідчать про те, що рослини здатні накопичувати трансуранові елементи, якщо вони є у ґрунті у доступній (розчинній) формі. В зв'язку з цим, особливої уваги потребують дані щодо екологічних періодів напівочищення від ^{90}Sr , ^{137}Cs , ^{154}Eu , ^{241}Am і ізотопів Pu саме таких горизонтів ґрунтів, у яких розташоване коріння плодкових дерев [53]. За даними літератури екологічні періоди напівочищення 5 см горизонтів ґрунтів відрізняються в залежності від наявності вологи у автоморфних ґрунтах, і складають: ^{137}Cs – від 28 ± 14 років до 300 ± 110 років, ^{90}Sr – від 21 ± 15 років до 230 ± 130 років, ^{154}Eu – від 26 ± 11 років до 460 ± 270 років, ^{241}Am – від 25 ± 10 років до 460 ± 220 років, Pu – від 100 ± 45 років до 260 ± 120 років, відповідно, для заболочених і сильно зволжених ділянок [53].

Особливої уваги потребує дослідження віддалених наслідків перебування таких «гарячих частинок» у ґрунті, швидкості їх розчинення та

переходу радіонуклідів, які входять до їх складу у рухливі форми. Саме у такій формі радіонукліди, як встановлено у лабораторних дослідженнях з використанням лугових рослин, здатні акумулюватися рослинами і надалі переміщатися по трофічним ланцюгам.

В зв'язку з вищевикладеним значний інтерес викликає з'ясування потенційного впливу мікобіоти, як найбільш активної компоненти, на долю якої припадає 80% мікробної біомаси ґрунту, на швидкість деструкції «гарячих частинок» різного радіонуклідного складу [4].

Була проведена серія досліджень у лабораторних умовах в модельній системі «гаряча частинка» – мікроміцети, в яких були використані «гарячі частинки» як Чорнобильського так і полігонного походження [49; 50; 341 – 343]. Чорнобильські «гарячі частинки», які внесли істотний внесок в радіоактивне забруднення Зони відчуження Українського полісся, відрізнялися від таких Семіпалатинського полігону їх відносно малою масою і малими розмірами (~ 10-260 мкм) і порівняно низькою радіоактивністю (1000 Бк). На противагу цьому, більшість частинок з випробувальних полігонів ядерної зброї були набагато більше (до 1 г) а в кінці дев'яностих років їхня радіоактивність все ще знаходилась у діапазоні 10^4 Бк [10].

Мікроміцети, що входили до складу модельної системи, були виділені з Зони відчуження [49; 50]. За трофічними характеристикам, переважна більшість сапрофітних грибів належать до групи руйнівників, які активно руйнують різні як природні, так і техногенні субстрати [275].

Було встановлено, що деякі мікроскопічні гриби здатні обростати та «розпушувати» «гарячі частинки», що призводило до їх поступового розчинення [49; 50; 341]. Крім того, у деяких видів мікроміцетів було виявлено спрямований до частинок ріст гіф – радіотропізм. При дослідженні впливу п'яти видів мікроміцетів на цілісність інтактних «гарячих частинок» Чорнобильського походження та подрібнених полігонних було встановлено, що частина досліджуваних мікроміцетів показали тенденцію до росту у

напрямку гарячої частинки, здатності обростати такі частинки і розчиняти після тривалого контакту [342]. Накопичення радіонуклідів з цілісних «гарячих частинок» в цілому було більш інтенсивним для ^{152}Eu ніж для ^{137}Cs і складало в середньому для різних видів грибів $0,61 \pm 0,3$ та $0,32 \pm 0,25$ Бк/г, відповідно. Основними чинниками, які впливали на накопичення досліджуваними грибами ^{152}Eu та ^{137}Cs були: індивідуальна накопичувальна ємність кожного окремого виду мікроміцетів, хімічний склад досліджуваних частинок, співвідношення активності радіонуклідів, що входили до їх складу та поверхнева структура частинок, яка визначала площу контакту міцелію грибів з «гарячими частинками» [341].

Подальші дослідження щодо широти розповсюдження ефекту радіотропізму в модельній системі у мікроміцетів підтвердили той факт, що властивість позитивно реагувати на дію радіації направленим ростом до її джерела є проявом загальної екологічної здатності багатьох видів грибів адаптуватися до дії хронічного іонізуючого опромінення [135].

Встановлено, що частота прояву позитивного радіотропізму серед досліджуваних груп мікроміцетів ознака вкрай нерівномірна: вона обернено залежить від радіоактивності місць їх виділення — зі збільшенням радіоактивності місць виділення частота прояву позитивного радіотропізму у мікроміцетів знижувалась [127; 327; 343]. Максимально (до 80%) вона проявлялась у мікроміцетів, виділених на територіях з потужністю експозиційної дози до 100 мР/год через 10 і більше років після Чорнобильської катастрофи [135; 136].

Тривале опромінення у низьких дозах призводило до формування у мікроміцетів адаптації до великих доз опромінення, тобто адаптивної відповіді, яка відома для багатьох представників біоти [17; 71; 99; 106; 127; 139; 329]. Показано, що після тривалого знаходження в колекції культур досліджувані штами не втратили властивості направленого росту до джерела іонізуючого випромінювання, тобто ця властивість зберігалась у генераціях (при пересівах) цих мікроміцетів [126]. Така стала ознака робить ці штами

дуже перспективними для створення колекції культур з активною здатністю позитивно реагувати на дію опромінення та потенційно бути використаними в технологіях по біоремедіації радіоактивно забруднених субстратів. Встановлено, що позитивний радіотропізм у мікроміцетів проявляється за дії різних джерел як β так і γ випромінювання [190; 327; 343]. Реакції-відповіді мікроміцетів на дію дії різних типів опромінення на різних етапах онтогенезу суттєво відрізнялись за величиною, а у 30% грибів навіть за направленістю (активація/інгібування), що дозволяє стверджувати, що механізми, які задіяні в реалізації радіоадаптивних властивостей, у них суттєво відрізняються [127; 190; 327].

Дані щодо взаємодії мікроміцетів з трансурановими елементами дуже обмежені [341]. А дослідження здатності мікроміцетів до деструкції «гарячих частинок» з високою питомою активністю трансуранових елементів (214 – 308 Бк/г ^{152}Eu), переведення їх у іонообмінні форми має велике значення з різних точок зору.

По-перше, така інформація вкрай важлива при прогнозуванні віддалених наслідків дії хронічного опромінення на біогеоценоз. Велике значення має можливість реальної оцінки швидкості деструкції паливних «гарячих частинок», зокрема, мікроміцетами, яка призводить до пришвидшення надходження у ґрунт трансуранових радіонуклідів в розчинній формі, їх вертикальної міграції, що, в свою чергу, реалізується у зростанні радіоекологічної небезпеки для населення за рахунок включення цих радіонуклідів у трофічні ланцюги.

По-друге, в зв'язку з тим, що в теперішній час дуже гостро постає проблематика та перспективи щодо оцінки поточного стану, збору, збереження, захоронення та переробки радіоактивних відходів Зони відчуження, особливої уваги потребує найбільш шкочинні компоненти палива для людини та навколишнього середовища - плутоній та америцій, в зв'язку з їхньою високою радіотоксичністю, канцерогенністю та дуже великим періодом напіврозпаду (433 роки). Потребує вивчення питання щодо

можливого використання мікроміцетів для деструкції паливовмісних матеріалів (відходів) і переведення їх у таку форму, що спрощує їх подальшу утилізацію.

Таким чином, актуальним є вивчення потенційних можливостей мікроміцетів, які можуть мати вирішальну роль у процесах деструкції та міграції радіонуклідів у навколишньому середовищі.

1.3. Вплив грибів на перехід радіонуклідів у системі ґрунт – вищі рослини

Показано, що різні таксономічні групи грибів здатні акумулювати радіонукліди ^{137}Cs з різною швидкістю [331]. Цей процес залежить від того, до яких еколого-трофічних груп відносяться гриби [213]. Увага дослідників до вивчення ролі грибів у переході радіонуклідів у системі ґрунт - вищі рослини була сконцентрована на кількох функціонально різних групах грибів. Мікоризні гриби є ефективними при поглинанні і транспортуванні мінералів і поживних речовин із ґрунту до коренів [248]. Гіфи мікоризних грибів переважають у глибоких ґрунтових горизонтах [179; 181; 189; 2005; 256]. Деякі гриби містять пігменти, що за рахунок хелатних зв'язків акумулюють цезій [207]. Зміни швидкості переходу ^{90}Sr у рослин, зокрема, зв'язують з арбускулярними мікоризами [219]. Багато абіотичних чинників, склад ґрунту та його рН, кількість опадів, а також умови певних екотопів впливають на біоаккумуляцію [47; 168; 243; 291].

Сапротрофні гриби, які ферментативно розкладають органічний матеріал, здатні поглинати не тільки легко доступні вуглеводи, а й розкласти більш складні і важкодоступніші сполуки [153]. Гіфи сапротрофних грибів домінують у поверхневому шарі підстилки, відмінності метаболітів певних рослин впливають на характер взаємодії з міцелієм окремих видів грибів [256]. Дані вегетаційних дослідів, проведених на різних групах рослин, як лісових так і сільськогосподарських, виявили особливості вкладу грибів у зміну накопичення радіонуклідів рослинами [52; 64; 74; 81].

Суттєві відмінності у впливі різних мікроміцетів *C. cladosporioides* 4 та *P. lilacinus* 1941 були виявлені при дослідженні рослин, що принципово відрізнялися за типом кореневої системи, а саме: конюшини та цукрового буряку [81].

Вивчення впливу мікроміцетів на накопичення ^{137}Cs в системі «забруднена підстилка – ґрунт – вищі рослини» в умовах проведення вегетаційних дослідів, в яких використовували біомасу *Cladosporium cladosporioides* 4 та *Paecilomyces lilacinus* 1941, що були виділені з радіоактивно забрудненого ґрунту, дозволив авторам виявити ряд особливостей такого впливу [52]. Встановлено, що при вирощуванні сіянців сосни звичайної в нестерильному ґрунті з підстилкою, порівняно з нестерильним ґрунтом без підстилки, рівень накопичення ^{137}Cs фітомасою рослин був значно (у 2,4 раза) вищим, що свідчить про значну роль підстилки в стимуляції переходу радіонуклідів з ґрунту до вищої рослини [52]. Підтвердження важливої ролі підстилки в процесах утримання нею радіонуклідів наведені і в даних інших авторів [80].

Встановлено, що застосування стерилізації значно знижувало перехід радіоцезія у фітомасу сіянців сосни в ґрунті без підстилки й з підстилкою на 26 і 48 % відповідно, що свідчить про суттєву роль мікробної біомаси ґрунту в підвищенні переходу радіонуклідів з ґрунту в фітомасу рослин [52]. За внесення біомаси грибів у стерильний ґрунт (з підстилкою) для подальшого вирощування сіянців сосни показав, що внесений міцелій культур *C. cladosporioides* і *P. lilacinus* приживався в ризосфері сосни й не впливав на ріст надземної фітомаси рослин. Внесення грибного міцелію *C. cladosporioides* 4 до стерильного ґрунту з підстилкою та без неї призвело до підвищення рівня накопичення ^{137}Cs фітомасою сіянців сосни звичайної, у варіанті «ґрунт з підстилкою» на 20%, в той час як у варіанті «ґрунт без підстилки» в 2, 4 раза [52]. При внесенні *P. lilacinus* до стерильного ґрунту з підстилкою та без неї відмічали накопичення радіоцезію рослинами, а величина накопичення ^{137}Cs при рості сіянців на зразках ґрунту з підстилкою

підвищувалась не більш ніж на 10%, в той час, як при рості на зразках ґрунту без підстилки вона збільшувалась в 2,5 рази.

Деяко інша картина спостерігалася при оцінці впливу *C. cladosporioideum* та *P. roseopurpureum* на накопичення радіонуклідів рослинами вівса. Коефіцієнт накопичення в цьому випадку практично не змінювався. Разом з тим, судячи з коефіцієнта кореляції, як для сумарного забруднення, так і для радіонуклідів ^{137}Cs – ^{144}Ce розміри розчинної фракції зростали досить значно. Мала місце позитивна кореляція між радіоактивністю ґрунту й радіоактивністю біомаси рослин, що вирости на ній, при оцінці сумарного забруднення і по ^{144}Ce . Це свідчить про наявність досить великої відносної кількості радіонуклідів у рухливій формі [74].

В дослідженнях у системі ґрунт - рослина встановлено також вплив мікроорганізмів на швидкість переносу радіонуклідів, зокрема, ^{137}Cs . Так, при інокуляції насіння рижію *Azotobacter chroococcum* УКМ В-6003 у експериментах на штучних поживних середовищах встановлено пришвидшення переходу ^{137}Cs із субстрату у рослину у 1,5 рази, при інокуляції штамом *Burkholderia* sp. IMER-B1-53 - в 1,3 рази [37; 102; 288].

Узагальнюючі існуючі у літературі дані слід зазначити, щодо підвищення доступності радіонуклідів до переміщення у системі ґрунт - гриби - рослини залежать від багатьох факторів. Зокрема, слід враховувати тип ґрунту, співвідношення радіонуклідів в ньому, характер взаємодії метаболітів грибів та рослин, що потребує вивчення у кожного окремого випадку, перед можливим застосуванням їх у якості контрзаходів на додачу до існуючих, щодо зменшення чи збільшення переносу радіонуклідів.

1.4. Дія і діапазон малих доз опромінення для різних представників біоти

Через 30 років після Чорнобильської катастрофи особливої актуальності набуло дослідження ефектів хронічного опромінення за низьких потужностей дози. Багатомільйонне населення територій, які зазнали

радіоактивного забруднення з аварійного реактору, та всі представники біоти, які мешкають на цих територіях, перебувають під впливом хронічного опромінення викликаного аварією на ЧАЕС.

У такій ситуації особливої уваги потребує вивчення біологічної ефективності хронічного опромінення, особливо його стохастичних ефектів, яке може призводити до мікроеволюційних процесів в популяціях біоти. Необхідно окреслити поняття малих доз для різних представників біоти.

Коли розглядати поняття малих доз з точки зору безпорогової теорії, при стохастичних ефектах, від дози залежить не інтенсивність ефекту, а лише його вірогідна частота. Найбільш складним є дослідження гормезисних ефектів.

Для кожного конкретного виду, в залежності від його радіостійкості, є відповідний інтервал малих доз. Слід також враховувати, що у межах великих таксонів, радіостійкість окремих видів може відрізнятися дуже суттєво – на кілька порядків. Наприклад, на відміну від багатьох бактерій, представники виду *Deinococcus radiodurans* найбільш радіостійкі та здатні виживати при дозах 25000 Гр [34; 35; 38; 78].

Одним з визначень малих доз може бути таке: малими дозами можна вважати такі дози за яких молекулярні ушкодження, які утворились унаслідок дії опромінення, в повному обсязі усуваються системами репарації клітин. Але, слід зауважити, що повна репарація практично ніколи не відбувається і навіть при незначних дозах опромінення збільшується частота прояву радіаційних ефектів, що обмежує наведене визначення малих доз.

За допомогою статистичних методів можна визначити значення дози опромінення, за дії якої не виявлено достовірних відмінностей в індукованих опроміненням ефектах, які були визначені за певними параметрами для популяції клітин чи організмів. Саме ці значення доз опромінення для певних організмів можна вважати межею малих доз.

Експерименти, проведені в лабораторних умовах, дозволяють мати дуже великі вибірки, коли мова йде про рослинні об'єкти, бактеріальні,

дріжджові, грибні. При дослідженні частоти реверсії гена *Waxy* в пилкових зернах ячменю, справу мали з мільярдами вибітками.

Пріоритетом використання модельних систем є саме можливість взяти величезні вибітки, що дозволяє уникати невизначеності при оцінці малих доз.

У літературі досить часто малі дози пов'язують з величинами, які відповідають гігієнічним нормам радіаційної безпеки, що запропоновані певними міжнародними організаціями, ці норми стосуються переважно людини.

За дії хронічного опромінення поняття малих доз нероздільно пов'язане з необхідністю врахування потужностей цих доз, кумулятивності ефекту, відносної біологічної ефективності опромінення [112]. Одним з визначень малих доз є: мала доза то така, нижче якої неможливо визначити шкідливий ефект для здоров'я (200 мГр).

Слід зазначити, що на територіях з підвищеним радіаційним фоном переважно перебувають нащадки, опромінені в кожній наступній генерації, що може призвести до підвищення їхньої радіостійкості.

Одне з визначень малих доз базується на порівнянні з природним радіаційним фоном і кількісно визначається як інтервал доз, що на один-два порядки перевищує діапазон доз, зумовлених природним радіаційним фоном [34; 35; 38; 67; 143]. З іншого боку природний радіаційний фон істотно відрізняється у різних районах земної кулі, що обмежує його використання як кількісної межі малих доз.

Базуючись на експериментальних даних можна припустити, що нижньою межею малих доз опромінення є значення, за яких не було виявлено досліджуваного ефекту. Для всіх представників біоти чисельні значення інтервалу малих доз іонізуючого опромінення відрізняються.

Для різних представників біоти (тварин, рослин, ракоподібних, грибів, бактерій) значення малих доз варіюють у широких межах [79]. Так, суттєво відрізняються величини малих доз у рослинних об'єктів та більш

радіочутливих бактеріальних клітин та у культурі клітин [9; 17; 68; 79; 99; 106; 109; 121; 139; 140].

Діапазон цих меж визначається перш за все природною, еволюційно сформованою радіостійкістю певних видів та типом радіаційних ефектів, обраних для визначення дозової залежності. Виходячи з цих властивостей організму, малими дозами іонізуючого випромінювання вважають кількісно значення, які на два або більше порядків менші ніж летальні для досліджуваних організмів.

Деякі широкі узагальнення щодо впливу радіації можливо підкреслити з досліджень, котрі було проведено упродовж останніх 100 років. В першу чергу, є відносно велика різниця у дозах, які призводять до летальних серед різних таксономічних груп (рис. 1.1).

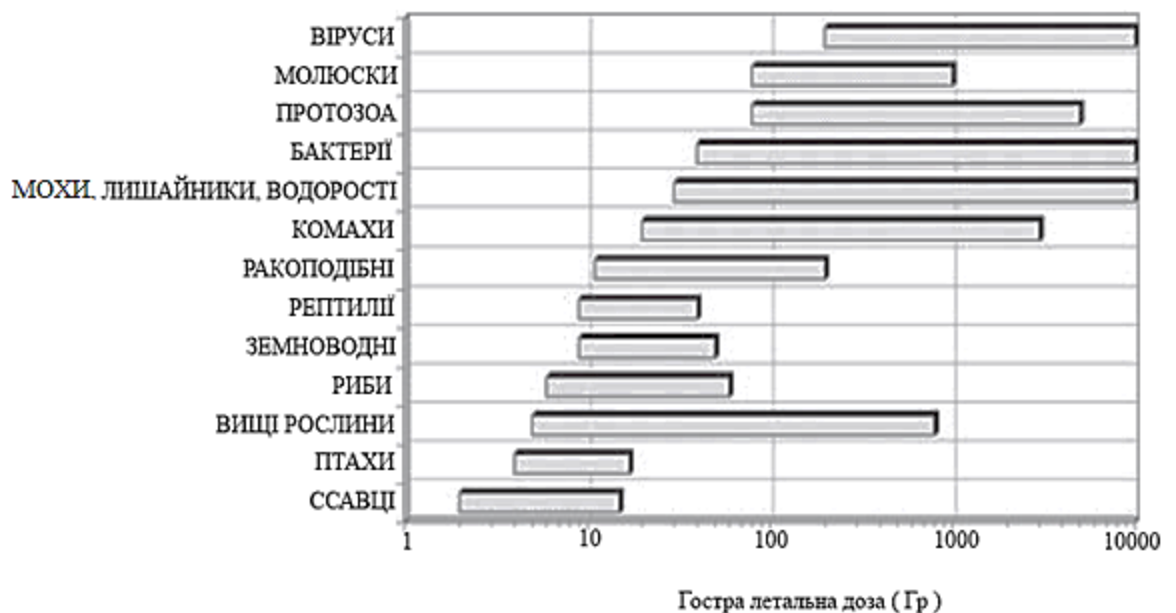


Рис. 1.1. Діапазон гострих доз опромінення, які призводять до 100% загибелі у різних систематичних груп [299].

Широкі діапазони летальних доз також спостерігаються у окремих груп чи таксонів (від незначних до суттєвих наслідків). Значні відмінності у кількісних показниках летальних доз відбуваються в межах певних таксонів

за рахунок підвищеної радіочутливості деяких індивідумів чи стадій їх життєвого циклу.

Потрібно враховувати той факт, що радіочутливість організму відрізняється на різних етапах онтогенезу та залежить від наявності джерел живлення. Дослідження проведені на необмежено великих вибірках особливо чутливих організмів свідчать про те, що радіобіологічні ефекти реєструються при дозах порядку 1 сГр.

Вважається, що верхня межа малих доз для людини в залежності від того розглядаються чи стохастичні чи детерміністичні ефекти і не перевищує 20 - 50 сЗв. Для організмів, яким притаманне швидке оновлення поколінь спостерігається формування радіаційно - індукованих мікроеволюційних процесів при цьому інтервал малих доз для них може бути достатньо низьким.

Після Чорнобильської катастрофи накопичується дані щодо гормезисних ефектів у мікроскопічних грибів за дії хронічного опромінення [23; 45; 120; 132; 133].

Дослідження гормезисних ефектів різної природи, накопичення даних про такі ефекти у різних представників біоти, зокрема, у пострадіаційних генерацій мікроміцетів, дозволить зробити припущення щодо віддалених наслідків хронічного опромінення на цю важливу компоненту біогеоценозу. Особливої уваги потребує вивчення здатності мікроміцетів до трансформації «гарячих частинок» з високою питомою активністю трансуранових елементів, здатністю переводити їх у біологічно доступну форму та накопичувати такий небезпечний штучний елемент як ^{241}Am , кількість якого постійно зростає в Зоні відчуження.

1.5. Вплив та значення активних форм кисню у метаболізмі грибів

У теперішній час накопичилось чимало даних, які свідчать про те, що активні форми кисню (АФК) необхідні для правильного росту і розвитку організму та відіграють значну роль у підтриманні окисно – відновлювального гомеостазу, незважаючи на те, що дуже високі рівні АФК є токсичними для клітин, АФК має вирішальне значення в проліферації, формуванні імунної відповіді, диференціюванні клітин грибів, рослин, тварин [146; 147; 193; 195; 255; 260; 286; 312; 317; 321; 326; 333].

АФК утворюються в клітинах як в результаті метаболічних процесів, так і впливу абіотичних факторів, зокрема хронічного опромінення, та представляють собою невеликі молекули, які містять непарний електрон з високою реакційною здатністю по відношенню до інших молекул, таких як ліпіди, білки, ДНК і вуглеводи [218; 305; 325]. Хоча існують різні шляхи утворення активних форми кисню, проте початковим компонентом серед інших АФК є переважно супероксид ($O_2^{\cdot -}$).

Після взаємодії з іоном водню, супероксид зазнає як спонтанної трансформації так і швидкої дисмутації за участю супероксиддисмутази (СОД) до пероксиду водню [116; 294]. Слід зазначити, що пероксид водню відносно стабільний продукт відновлення кисню, хоча він має властивості слабого окиснювача, проте бере активну участь у активації факторів транскрипції у грибів, проліферації, синтезі амінокислот, споруляції, регуляції диференціровки склероціїв [147; 160; 161; 171; 209; 221; 253; 298].

Гідроксильний радикал є одним з найнебезпечніших для клітини АФК. Він проявляє надзвичайно високу реакційну здатність і може окиснювати більшість біологічних молекул. Взаємодія OH^{\cdot} з біомолекулами зазвичай призводить до утворення іншого, менш реакційно здатного радикала, який здатний до дифузії та до продовження ланцюгової реакції за рахунок взаємодії з новими молекулами.

Для $\text{OH}\cdot$ - радикалів характерні три основні типи реакцій:

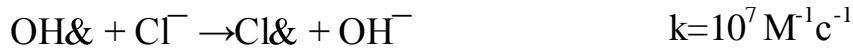
✓ Відрив атома водню від органічної молекули:



✓ Приєднання до молекули за подвійним зв'язком:

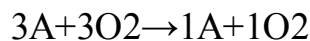
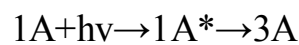


✓ Перенесення електрона:



Гасники $\text{OH}\cdot$, що утворюються при взаємодії перехідних металів та пероксиду водню, такі як диметилсульфоксид, тіосечовина, етанол, бензоат інгібують диференціювання склероцій у *Sclerotium rolfsii* [Georgiou, 2000].

У присутності відновлених іонів металів, таких як Fe^{2+} або Cu^{2+} , пероксид водню генерує утворення гідроксильного радикалу і гідроксидного іону за реакцією Фентона ($\text{H}_2\text{O}_2 + \text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{Fe}^{3+} + \text{OH}^- + \text{OH}\cdot$, $k=56,8 \text{ M}^{-1}\text{s}^{-1}$). За участі каталази з двох молекул пероксиду водню утворюються дві молекули води і молекула кисню. Синглетний кисень ($^1\text{O}_2$), одна з основних активних форм кисню, утворюється у наслідок збудження триплетного кисню ($^3\text{O}_2$). При фотохімічних реакціях утворення синглетного кисню відбувається в результаті взаємодії триплетного кисню з молекулою фотосенсибілізатора:



де ^1A і ^3A - молекули фотосенсибілізатора відповідно в синглетному і триплетному стані; $^1\text{A}^*$ - синглетно збуджений стан.

До фотосенсибілізаторів відносяться пігменти і барвники: гематопорфірін, флавін, хлорофіли, еозин, метиленовий синій, бенгальський рожевий [77]. До нефотохімічних реакціям утворення синглетного кисню відносяться дисмутації супероксидних радикалів ($\text{O}_2^- + \cdot\text{O}_2^- \xrightarrow{+2\text{H}^+} ^1\text{O}_2 +$

H₂O₂), а також взаємодія деяких сильних окиснювачів, наприклад гіпохлориду, з перекисом водню.

Супероксид утворюється в результаті від'єднання одного електрона від триплетного кисню. Незважаючи на те, що триплетний кисень є бірадикальним, це стійка молекула в природі. Властивості $\cdot\text{O}_2^-$ змінюються в залежності від рН середовища. При кислих рН він спонтанно перетворюється в $\text{OH}^{\&}_2$. При нейтральних і лужних рН $\cdot\text{O}_2^-$ вступає в реакцію дисмутації, що каталізується ферментом СОД. Швидкість дисмутації також залежить від співвідношення концентрацій $\cdot\text{O}_2^-$ і $\text{OH}^{\&}_2$:



У всіх аеробів повинен бути баланс між окисним обміном речовин і генеруванням небажаних активних форм кисню, зокрема, в мітохондріях, хлоропластах і пероксисомах [150]. Ряд окиснювальних ферментів також призводять до утворення невеликої кількості супероксиду [283]. Ці АФК можуть атакувати білки, ліпіди, ДНК, і вуглеводи в клітці, викликаючи серйозні проблеми, включаючи мутації ДНК, перекисне окиснення ліпідів, і окиснення білків [240]. Численні дослідження показали, що рівень АФК в клітині контролюється системою антиоксидантних ферментів, а саме, СОД, пероксидазою та каталазою [150]. Неферментативна трансформація АФК відбувається за участі різних антиоксидантів: циклу аскорбат – глутатіону, токоферолу, флавоноїдів, алкалоїдів, каротиноїдів та меланінів, які також захищають клітини від окисного ушкодження [150; 172; 330].

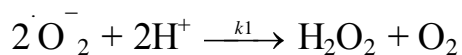
Є два основних напрями передачі АФК сигналів: білки, що містять залишки, які можуть бути чутливими та зворотно окислюються за участі АФК; молекули, такі як нуклеїнові кислоти і ліпіди також утворюють стабільні вторинні сигнальні молекули (наприклад, 8-нітро – цГМФ і нітрожирні кислоти) [282; 311].

1.6. Ферментативна антиоксидантна система грибів

Основними ферментами антиоксидантного захисту у грибів являються супероксиддисмутази (СОД) (КФ 1.11.1.6.), каталази (КФ 1.15.1.1.) і пероксидази (КФ 1.11.1.7.) [202; 278].

1.6.1. Види та роль супероксиддисмутаз грибів

Супероксиддисмутази (СОД, 1.15.1.1) відіграють центральну роль в захисті від окисного стресу у всіх аеробних організмів [310; 313]. Супероксиддисмутази присутні у всіх живих організмах, які ефективно перетворюють супероксид ($O_2^{\cdot-}$) до пероксиду водню (H_2O_2) та молекулярного кисню [202].



Фермент СОД відноситься до групи металоферментів. Різним типам супероксиддисмутаз необхідні різні кофактори, а саме: мідь, цинк, марганець, залізо або нікель [216]. На основі металевих кофакторів їх відносять до окремих родин [232; 318.]. Ці ферменти також розділяють за розташуванням у компартментах клітини. У *A. fumigatus* були визначені чотири гени у геномі, що кодують СОД: цитоплазматичну Cu / Zn СОД (AfSod1p), мітохондріальну Mn СОД (AfSod2p), цитоплазматичну Mn СОД (AfSod3p) і AfSod4 представляє Mn СОД С-кінцевого домену [245].

У грибів, АФК відіграють ключову роль у просторовій регуляції полярного проростання у період утворення гіф та початку їх галуження [147; 225; 312].

Активність СОД залежить від середовища культивування, джерела вуглецю та фази росту (тобто стадії онтогенезу), зокрема, у *Candida albicans* при переході до стаціонарної фази росту виявлена нестандартна цитоплазматична Mn-СОД [31; 90; 91; 152; 175; 244; 254]. Під час росту, AfSOD1 і AfSOD2 переважно виявлялися у конідіях, в той час як AfSOD3 - у міцелії [245]. AfSOD4 слабо експресувалась в порівнянні з іншими СОД,

проте її видалення призводило до повної відсутності росту *A. fumigatus*. Проте, показано що експресія Cu-Zn-СОД і Fe-СОД суттєво не змінилася в процесі розвитку мікоризи рослин [246; 258].

Показано, що в *A. fumigatus*, СОД впливає на метаболічні функції управління станом спокою та проростання конідій, що узгоджується з високими рівнями СОД у стані спокою конідії [245]. Більш глибоке вивчення регуляції синтезу СОД може також допомогти у розумінні їх функції під час грибного росту, тому що їх величина корелює з певними етапами онтогенезу грибів, а саме: були виявлені протилежні профілі експресії AfSOD1 і AfSOD3. Експресія AfSOD1 (кодує цитоплазматичну Cu / ZnСОД) пригнічується одночасно з індукцією AfSOD3 (кодує цитоплазматичну MnСОД) в рідкій культурі. Цікаво, що є дані щодо аналогічних спостережень у *C. albicans* з цитоплазматичною Cu / ZnСОД CaSOD 1 і цитоплазматичною MnСОД CaSOD3 [244], що передбачає подібність регулювання експресії СОД у *A. fumigatus* і *C. albicans*.

Чотири типи генів Cu / Zn-СОД тобто SOD1, SOD4, SOD5 і SOD6 і два типи Mn-СОД тобто SOD2, SOD3 були виявлені у *C. albicans* [266]. Гени супероксиддисмутази також були виявлені у патогенних грибів людини як *Colletotrichum graminicola* [199]. Встановлено, що СОД1 та СОД 4 бере участь у захисті *C. albicans* від оксидативного стресу [203; 224].

Для мікроміцетів видів роду *Aspergillus*: *A. flavus*, *A. niger*, *A. nidulans*, *A. terreus* характерна наявність позаклітинної активності СОД [223].

Еукаріотична Cu / Zn-СОД є ціанід чутливим ферментом і являє собою димер, в той час як дві інші Mn-СОД і Fe-СОД є ціанід нечутливим і можуть бути як димером або тетрамером [217; 310].

У *S. cerevisiae*, *C. glabrata*, *S. pombe* і *C. albicans* вплив теплового, осмотичного, окиснювального стресу або рН активує кілька сотень генів, які регулюють адаптацію до стресу, основний метаболізм та утворення енергії [2009, , 2001. 164; 169; 209; 241; 281; 306].

Ця основна реакція на стрес багато в чому залежить від функціонально надлишкової транскрипції активаторів MSN2 і Msn4, які у відповідь на стрес зв'язуються з промоторами їх генів - мішеней які опосередковують їх активацію [169; 209; 214; 228; 229; 264].

У Dsod1 і Dsod2 мутантів *A. fumigatus* виявлено пригнічення росту при високій температурі і підвищена чутливість до дії менадіону, що свідчить про роль цих СОД у стійкості до температурного та оксидативного стресу, тоді як Dsod 3 мутант мав лише незначну затримку росту при високих температурах [245]. При цьому потрібні SOD1 / SOD2 / СОД 3 мутанти характеризувалися затримкою конідиального проростання, зменшенням виживання конідій при зберіганні, та мали найвищу чутливість до менадіону. У *A. niger*, при дослідженні впливу високої температури на стійкість конідій встановлено значне збільшення у останніх активності Cu / ZnСОД і каталази, що свідчить про суттєву роль Cu / ZnSOD і каталази у відповіді на температурний стрес [144]. Не останню роль у захисті від високої температури було також пов'язано з SOD2 *Cryptococcus neoformans*, оскільки ріст мутанту Dsod2 повністю інгібувалося при 37 °С [278].

Виявлено взаємозв'язок між стійкістю до токсичних металів та активністю СОД у *A. nidulans* [216]. Так, за дії CdCl₂ у концентрації 5 мкМ спостерігали стимуляцію загальної активності СОД у *A. nidulans*, проте у відносному профілі ізоферментів Mn-СОД не було виявлено змін, при цьому саме для останньої характерна стійкість до пероксиду водню, а іонізуюче опромінення виступала у ролі індуктора її активності [59; 249]. Пероксид водню також є індуктором активності СОД в *Inonotus obliquus*, *S. cerevisiae*, *Yarrowia lipolatica* [7; 198; 251; 345].

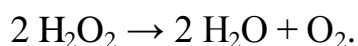
За дії низьких доз іонізуючого опромінення було встановлено збільшення стійкості *A. terreus* до дії Zn та встановлено, що за формування підвищеної толерантності до Zn відповідає ферментативна складова антиоксидантної системи (СОД, каталази, пероксидази) *A. terreus* [177].

За дії іонізуючого випромінювання виявлена як індукція так і інактивація антиоксидантних ферментів, таких як каталаза, глюкозо-6-фосфатдегідрогенази і глутатионредуктази у дріжджів як дикого типу так і мутантних штамів, у яких були відсутні у клітинах цитозольна CuZnСОД (sod1Δ), мітохондріальна MnСОД (sod2Δ) або обидві СОД (sod1Δsod2Δ) [249]. Показано, що у клітини дикого типу за дії опромінення були значно вищі активності антиоксидантних ферментів, ніж у мутантних клітин, що свідчить про центральну роль обох CuZnSOD і MnSOD в захисті інших антиоксидантних ферментів та клітин дріжджів від іонізуючого випромінювання.

У різних видів мікроміцетів, виділених з Зони відчуження, активність СОД відрізнялась та була суттєво вищою у світлопігментованих видів *A. versicolor* та *P. lilacinus*, у яких рівень активності цього ферменту більше ніж у два рази перевищував такий у фітопатогенних та токсичних штамів видів *Fusarium equesiti*, *F. decemcellulare*, *A. flavus*, *A. niger*, сапрофітних видів *A. nidullans*, *A. terreus* та у меланінвмісних штамів *Cladosporium cladosporioides* та *Hormoconis resinae*, що проявляли радіоадаптивні властивості, що свідчить про відсутність кореляції між активністю СОД та наявністю фітопатогенних та радіоадаптивних властивостей у мікроміцетів [90; 91; 127; 129; 152; 223; 328].

1.6.2. Види та особливості дії каталаз та пероксидаз грибів

Більшість грибів мають декілька монофункціональних гем каталаз, які перетворюють пероксид водню на воду і молекулярний кисень:



Каталази аскоміцетів мають два типи субодиниць великого розміру - (L1 і L2). L2-типу каталази зазвичай індукується різними стресорами і здебільшого характерні для позаклітинних ферментів [222;314]. Каталази L1-типу не індукібельні і накопичуються у конідіях. Каталази L2 мають важливе значення для росту і початкової диференціації клітин, в той час як L1,

необхідні переважно для проростання конідій. Крім того, каталази аскоміцетів мають від однієї до чотирьох субодиниць малих розмірів. У *N. crassa* виявлено три монофункціональні каталази, дві CAT1 та CAT3 - з великими субодиницями та одна з малими субодиницями – CAT4, які кодуються трьома різними генами *cat-1*, *cat-2*, *cat-3*, вони стійкі до нагрівання та дії пероксиду водню, розмір великих субодиниць складає 80 – 85 кДа [170; 180; 188; 268; 269; 320].

Показано, що найвища активність CAT1 проявляється у *N. crassa* під час формування та проростання конідій, а у міцелії її величина нижча у 60 разів [31; 269]. На противагу цьому, активність CAT3 пов'язують зі швидкістю росту повітряних гіф та їх агрегацією [268]. Каталази відносяться до високо глікозильованих ферментів, вони доступні тільки протеолітичним ферментам, важко надходить до клітин [59].

У *A. fumigatus* також виявлено три типи каталаз, дві – переважно виявлені у міцелію, а CatAp – переважає у конідіях та характеризується стійкістю до багатьох чинників, зокрема, важких металів, температури та ін. [223; 329]. У мікроміцета *A. nidulans* проявляються дві каталазні активності – конідіальна каталаза A (Cat A) та каталаза A (Cat B), яку визначають в міцелії але вона відсутня в конідіях [183; 329].

При дії пероксиду водню у цих грибів включається ще не вивчений альтернативний шлях детоксикації, що не пов'язаний з активністю каталаз, та підтверджується здатністю подвійних мутантів *A. nidulans* (*catA⁻/catB⁻*) рости на субстраті з пероксидом водню [184; 329].

У багатьох видів міцеліальних та вищих грибів, зокрема, *S. cerevisiae*, *Yarrowia lipolatica*, *Inonotus obliquus* пероксид водню є індукторами каталазної активності та проявляється на різних етапах онтогенезу [7; 149; 156; 174; 178; 228; 230; 231; 294; 345].

Встановлено, що у *S. cerevisiae* активність цитозольної каталази T (Ctt1) збільшується за дії пероксиду водню у 15 разів при рості на

синтетичних комплексних середовищах, а при рості на голодних середовищах стає гіперчутливою до його дії [191; 306].

Хронічне опромінення слугувало індуктором позаклітинної каталазної активності у *Hormoconis resiniae* та підвищувало рівень внутрішньоклітинної каталазної активності у *C. cladosporioides* [127; 328].

Пероксидази (EC1.11.1.X) представляють собою ферменти, які опосередковують перенесення електрона від H_2O_2 і органічних пероксидів до різних акцепторів електронів, де X визначається природою біологічного відновника. Вони є еволюційно консервативними і приймають участь в різноманітних біологічних процесах: імунних реакцій, гормональній регуляції, захисті від оксидативного стресу [192; 197; 265; 302]. До пероксидаз відноситься велика група ферментів, які включають пероксидази NAD (P) H - оксидази, глутатіон пероксидази, каталази/пероксидази, аскорбатпероксидази, лігнін пероксидази та пероксиредоксини [26; 279; 334; 338; 339].

Певний тип пероксидаз має відповідну субстратну специфічність в залежності від обраного донору електронів [59; 155; 180; 192; 263].

Пероксидаза була виявлена у ряду видів роду *Alternaria*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Botrytis*, *Geotrichum*, але дані щодо типів пероксидаз малочисельні [14 – 16]. Встановлено, що серед мікроміцетів листового опаду кількість штамів продукуючих пероксидазу у багато разів більше, ніж у штамів, виділених з інших субстратів, що може бути пов'язане з індукцією пероксидазної активності фенольними сполуками ґрунтів [13 – 16; 154].

Було проведено аналіз грибних пероксидаз у 6 типових видів грибів, які включали три види фітопатогенних грибів (*Magnaporthe oryzae*, *Fusarium graminearum*, *Ustilago maydis*), один патогенний вид (*Aspergillus fumigatus*), і два сапрофітні види (*Neurospora crassa* і *Saccharomyces cerevisiae*) [272].

Встановлено, що хронічне опромінення призводить до суттєвих змін активності ферментів антиоксидантного захисту у мікроміцетів виділених з Зони відчуження на різних етапах онтогенезу [127; 132]. Проте дуже мало відомостей, щодо віддалених наслідків дії опромінення у пострадіаційних генераціях мікроміцетів та формування адаптації у них до цього вже постійного чинника довкілля.

Актуальним є дослідження ефектів хронічного опромінення на пострадіаційні генерації мікроміцетів, що проявляли радіоадаптаційні властивості та мали здатність до трансформації «гарячих частинок». В теперішній час найбільш актуальним є дослідження здатності таких мікроміцетів до трансформування «гарячих частинок» з високою питомою активністю ^{241}Am , високотоксичного трансуранового елемента з великим періодом напіврозпаду, активність якого у ґрунті постійно зростає.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Об'єкти дослідження

Для порівняльних досліджень нами були відібрані штами, що були виділені з територій з фоновим рівнем радіоактивності (потужність експозиційної дози 15 ± 2 мкР/год) та ті, що були виділені в результаті багаторічного моніторингу мікобіоти Зони відчуження Чорнобильської АЕС, які зберігались у колекції культур відділу фізіології та систематики мікроміцетів Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України.

У роботі було використано мікроміцети, які відносяться до 3 родин відділу *Ascomycota* у відповідності до прийнятої в теперішній час системи класифікації, що підтримується міжнародними інформаційними ресурсами: Index Fungorum (www.indexfungorum.org), MycoBank (www.mycobank.org), GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/). Родина *Trichocomaceae* представлена видами родів: *Aspergillus* (*A. versicolor*) та *Paecilomyces* (*Paec. lilacinus* (син. *Purpureocillium lilacinus*)), родина *Amorphothecaceae* представлена видом *Hormoconis resinae*, родина *Davidiellaceae* видом *Cladosporium cladosporioides*. Характеристика досліджених штамів за часом та радіоактивністю субстрату на момент виділення наведена у табл. 2.1.

Дослідження впливу хронічного опромінення на пострадіаційні генерації мікроміцетів були проведені на чотирьох видах мікроміцетів, а саме: *C. cladosporioides* (Fr.) de Vries, *H. resinae* (Lindau) von Arx et de Vries f. *resinae*, *A. versicolor* (Vuill.) Tiraboschi, *P. lilacinus* (Thom) Samson. Свій вибір ми зупинили на цих видах, в зв'язку з тим, що вони часто зустрічались у Чорнобильській зоні, проявляли найбільш виражений адаптаційний

потенціал по відношенню до великих доз опромінення та відрізнялись за пігментацією і були виділені з двох принципово різних біотопів – з ґрунту Зони відчуження та внутрішніх приміщень об’єкту «Укриття». Порівняння проводили між штамми, у яких, як було встановлено раніше, виявлена сформована стійкість до великих доз опромінення - радіоадаптивні властивості (позитивний радіотропізм та гормезисні ефекти за дії великих (150 Гр, 500 Гр) доз іонізуючого опромінення) та контрольними штамми цих же видів, які таких властивостей не мали [126; 189; 343].

Таблиця 2.1

Характеристика досліджених мікроміцетів

Вид	Штам №	Місце та час виділення	Потужність експозиційної дози		Наявність радіоадаптивних властивостей
			А/кг	мР/год	
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tiraboschi	99	приміщення 4-го блоку ЧАЕС, 2003	50,2 10^{-7}	70000	присутні
	432	Варязькі печери, 1997	$8,6 \cdot 10^{-13}$	$17 \cdot 10^{-3}$	відсутні
<i>P. lilacinus</i> (Thom) Samson	1941	ґрунт “Рудого” лісу біля ЧАЕС, 1994	7,17 10^{-11}	1	присутні
	4099	ґрунт, Феофанія, 2002	$8,6 \cdot 10^{-13}$	$14 \cdot 10^{-3}$	відсутні
<i>C. cladosporioides</i> (Fr.) de Vries	4	ґрунт території ЧАЕС, 1986	3,58 10^{-10}	5	присутні
	4061	приміщення будинку Київ, 2003	$8,6 \cdot 10^{-13}$	$12 \cdot 10^{-3}$	відсутні
<i>H. resinae</i> (Lindau) von Arx et de Vries f. <i>resinae</i>	61	приміщення 4-го блоку ЧАЕС, 2001	71,7 10^{-10}	100	присутні
	801	чорноземний ґрунт, біля с.	$8,6 \cdot 10^{-13}$	$16 \cdot 10^{-3}$	відсутні

		Костянтинівка, 2004			
--	--	------------------------	--	--	--

Темнопігментовані види мікроміцетів з найбільш вираженими радіоадаптивними властивостями – *C. cladosporioides*, що часто траплявся в ґрунті Зони відчуження та *H. resinae*, який часто виділявся у внутрішніх приміщеннях об'єкту «Укриття». Були досліджені в порівняльному аспекті і штами двох світлопігментованих видів, а саме, *P. lilacinus*, вид - індикатор високого рівня радіоактивного забруднення ґрунту та *A. versicolor*, який часто зустрічався у приміщеннях об'єкту «Укриття» з різним рівнем радіоактивного забруднення [52].

2.2. Методи культивування мікроміцетів.

2.2.1. Культивування посівного матеріалу

Посівним матеріалом у всіх дослідженнях слугувала культура відповідного штаму мікроміцету, вирощена на агаризованому середовищі упродовж 14 діб.

Культивування мікроміцетів проводили при $25\pm 2^\circ\text{C}$ в термостаті.

Швидкість радіального росту кожного штаму контролювали при вирощуванні на двох агаризованих живильних середовищах різного складу: оптимальному - найбільш універсальному середовищі, прийнятому в мікологічних дослідженнях, сусло-агарі (СА), та на голодному агарі (ГА). Вибір середовищ базувався на тому, що вони містили різну кількість поживних речовин (джерел вуглецю та азоту). Використання саме цих середовищ дозволить визначити ступінь адаптації у досліджених штамів не тільки до хронічного опромінення, а і до обмеженого вмісту джерел живлення.

Вісів культур здійснювали за стандартною процедурою, уколом в центр чашки Петрі. Через кожні 12 годин вимірювали приріст діаметру колоній. Тривалість досліду складала 14-16 діб.

Для проведення довготривалих (один - три місяці) досліджень при вивченні виживаності мікроміцетів та отриманні нових генерацій у даній роботі були використані чашки Петрі великого об'єму, що визначило необхідність використання більшої кількості поживного середовища (100 г сусло-агара), яке було враховано при визначенні дози опромінення, яку зазнали досліджувані мікроміцети. Кількісні параметри при дослідженні виживаності мікроміцетів отримували з використанням методу серійних розведень. При дослідженні особливостей функціонування антиоксидантної системи культивування мікроміцетів проводили на модифікованому рідкому середовищі Чапека, яке містило 20 г/л глюкози. Термін культивування визначався задачами експерименту. Інокуляцію проводили суспензією конідій з концентрацією 1×10^6 кон/мл середовища у кількості 10% (об'ємна частка).

При вивченні взаємодії у системі «гаряча частинка» – мікроміцет культивування проводили на рідкому середовищі Чапека в оліготрофних умовах (1 г/л глюкози) [322].

2.2.2. Адаптована модельна система для отримання опромінених генерацій мікроміцетів

Для проведення досліджень, щодо вивчення впливу іонізуючого хронічного опромінення на мікроміцети та отримання трьох опромінених генерацій, була розроблена модельна система, яка максимально адаптована до теперішнього рівня експозиційної дози у ґрунті Зони відчуження.

Нами у співпраці з співробітниками Інституту ядерних досліджень НАН України у групі, що очолює д.ф-м.н. В.О. Желтоножський, була проведена заміна джерела випромінювання у модельній установці - ґрунту. Для максимального наближення умов опромінення до сьогодення було здійснено поточний відбір ґрунту (біля с. Янів). Проби ґрунту відбирались методом конверта при допомозі пробозабірника довжиною 30 см і діаметром 4,5 см, з подальшим розділенням проби по шарам 0-2 см, 2-4 см і 4-7 см

починаючи з нижнього шару. Характеристика ґрунту за активністю радіонуклідів наведена на рис. 2.1. та рис. 2.2.

Основні γ -спектроскопічні вимірювання виконувались на антикомptonівському спектрометрі з Ge-детектором, що має вхідне берилієве вікно і енергетичну роздільну здатність 1,9 кеВ на γ -лініях 661 кеВ і 350 еВ на γ -лінії 59 кеВ ^{241}Am . Ефективність спектрометра становить 15% порівняно з NaI (Tl)-детектором розмірами 3'×3".

Пригнічення комптонівського фону в низькоенергетичній області було не менш ніж у 2 рази [138]. Питому активність ^{90}Sr в пробах визначали на β -спектрометрі "СЄБ-50". Змінені спектри обробляли з використанням модифікованої програми 5Бета+ шляхом порівняння зі спектрами стандартних джерел ($^{90}\text{Sr} + ^{90}\text{Y}$, ^{137}Cs , ^{40}K і суми $^{90}\text{Sr} + ^{90}\text{Y}$, ^{137}Cs).

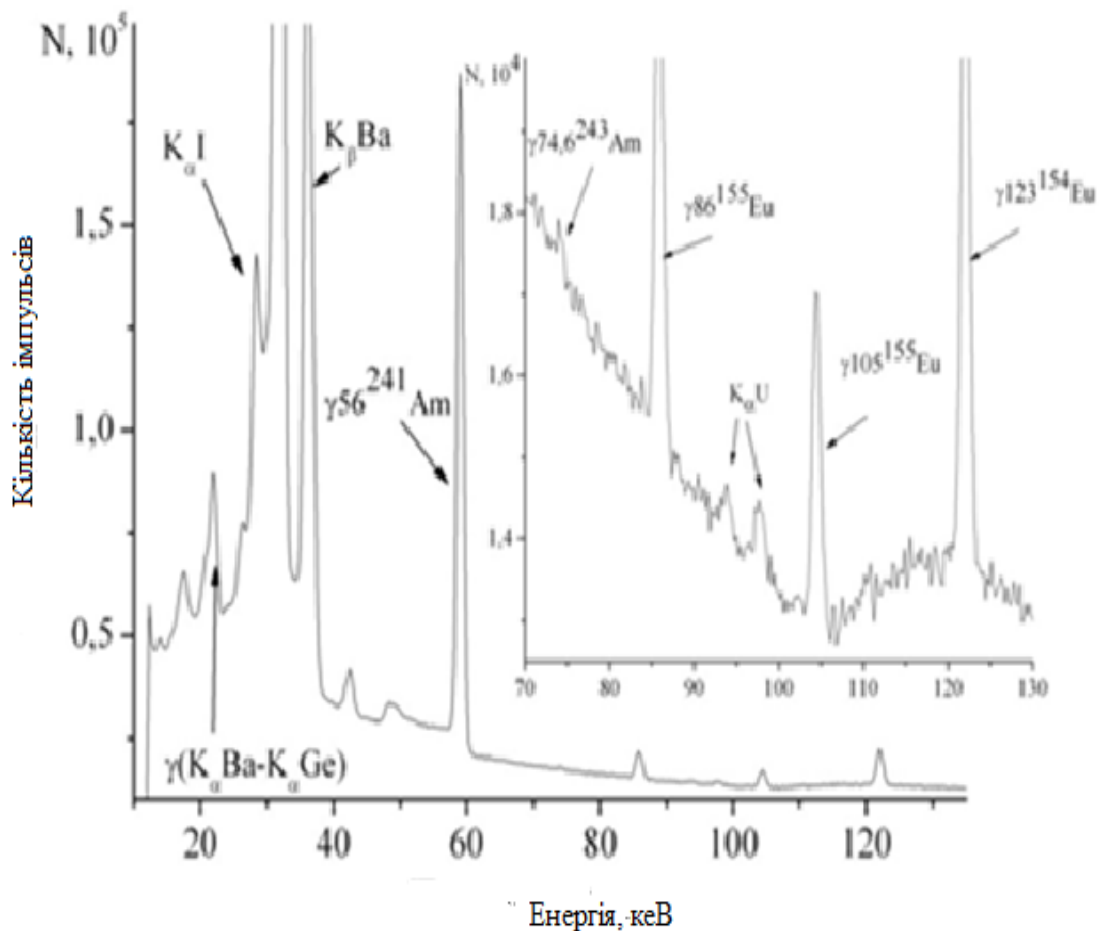


Рис. 2.1. Фрагмент γ -спектру верхнього шару ґрунту, що був використаний у модельній установці

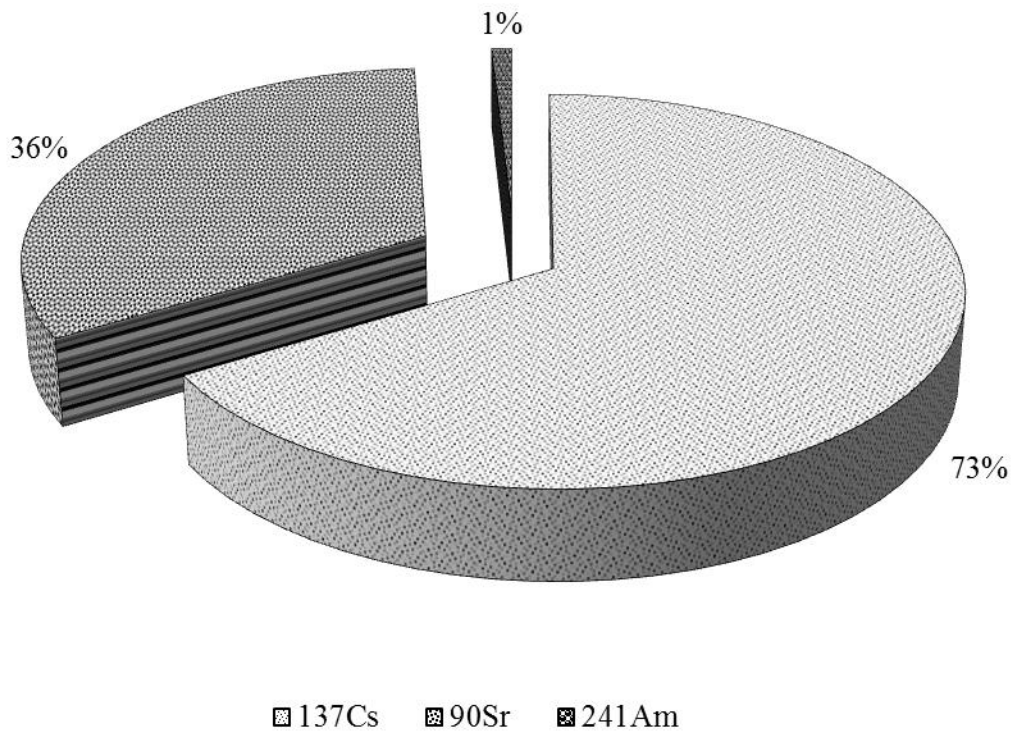


Рис. 2.2. Концентрація основних радіонуклідів ґрунту, що використовувався у модифікованій установці

Вибірково проводили порівняння результатів вимірювань проведених різними методами (метод важких проб, радіохімія), встановлена кореляція в діапазоні 15-20 %.

Завдячуючи адаптованій модельній установці була створена можливість впровадження комбінованого (лабораторно - польового) підходу для дослідження впливу іонізуючого хронічного опромінення, саме якого зазнавали популяції мікроміцетів, що тривалий час знаходились в ґрунті зони

відчуження, схема якої наведена на рис.2.3. Потужність експозиційної дози на висоті 10 см від поверхні площадки складала 3 мР/год.

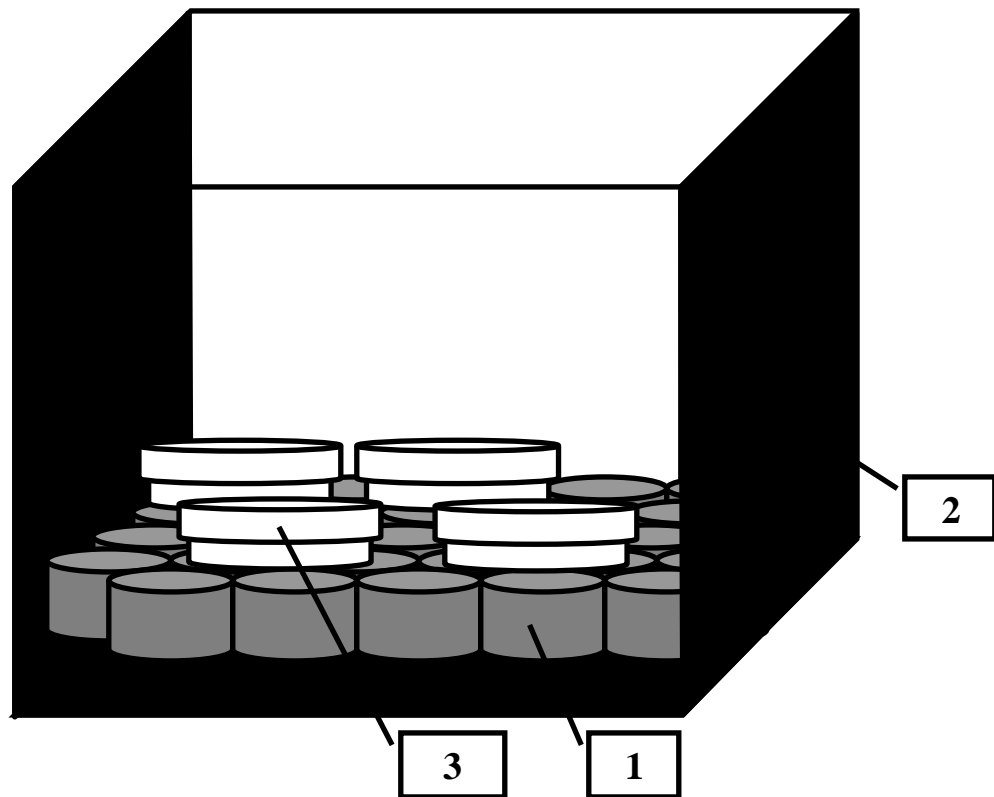
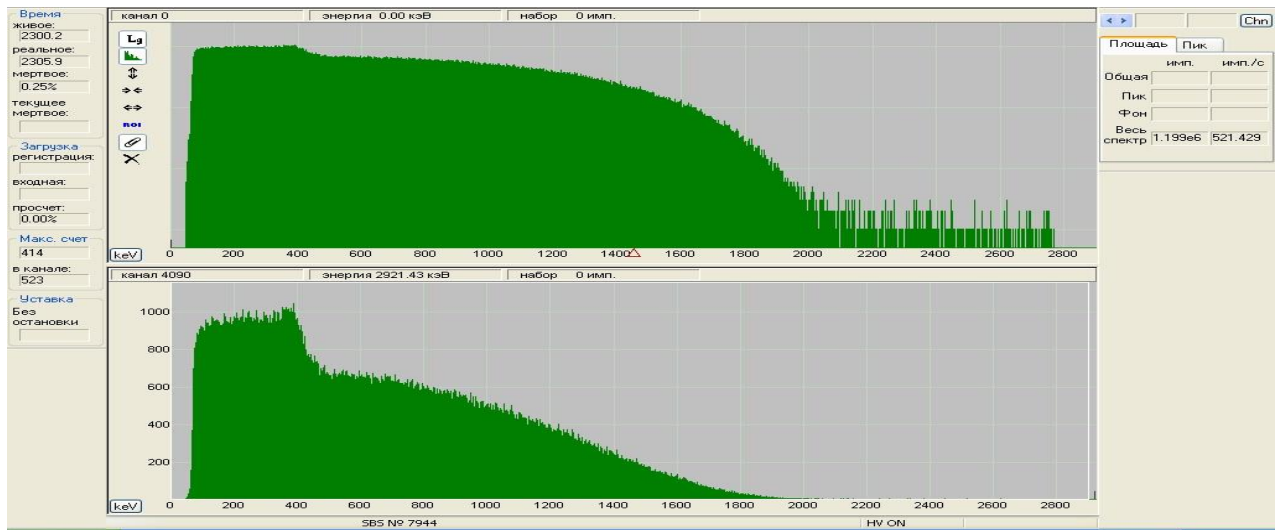


Рис. 2.3. Адаптована модельна установка для хронічного опромінення мікроміцетів іонізуючою радіацією в контрольованих умовах

1. – пластикова коробка з ґрунтом з зони відчуження;
2. – захисний шар, Рb товщиною 100 мм;
3. – чашки Петрі з поживним середовищем, засіяні культурами.

До початку експерименту була теоретично розрахована поглинута доза зовнішнього γ -опромінення мікроміцетів в перерахунку на масу грибів, яку створювало опромінення цієї установки [94]. Крім того, було проведено додаткове практичне дослідження β -спектрів іонізуючого опромінення, при проходженні крізь досліджувані зразки (колба, чашка Петрі з агаризованим середовищем) (рис. 2.4.).

а



б

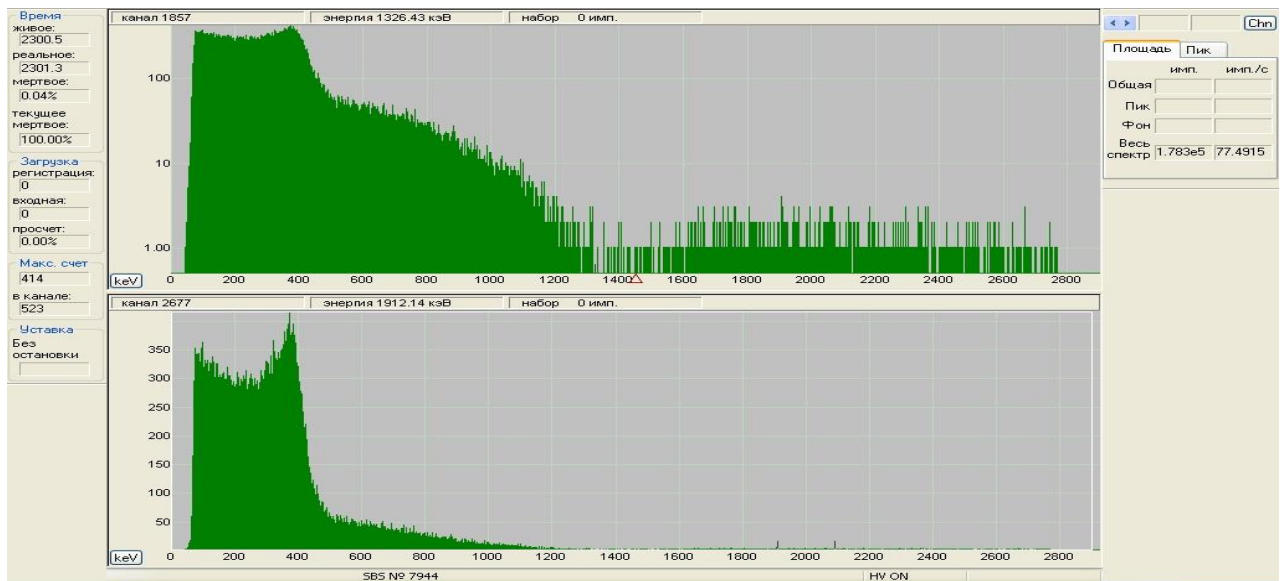


Рис. 2.4. Бета-спектри випромінювання модельної площадки: вихідний (а) та після проходження через чашку Петрі з культурою мікроміцетів (б). Примітка: по осі ординат: кількість відліків (імп/с) у каналі спектрометра у лінійному (верх) та логарифмічному (низ) масштабі.

При детальному дослідженні β -спектрів іонізуючого опромінення, яке проходило крізь агаризоване середовище з культурами мікроміцетів, було показано, що в отриману мікроміцетами дозу значний вклад вносять вторинні

електрони, які виникали при взаємодії опромінення з середовищем культивування мікроміцетів (рис. 2.4.). В результаті Комптонівського розсіювання γ -квантів ^{137}Cs з енергією 662 кеВ на стінці чашки Петрі та агаризованому середовищі чи на поверхні рідкого середовища у колбі (в залежності від умов експерименту), утворювався потік електронів з неперервним спектром та граничною енергією біля 500 кеВ (рис. 2.4.), та незначна домішка від потоку електронів ^{90}Y з граничною енергією 2,3 МеВ, яку добре видно на частині спектру, наведеному у логарифмічних координатах.

Таким чином, грибна біомаса опромінюється як γ -квантами з енергією 662 кеВ і КхВа так і комптонівськими електронами та електронами при розпаді ^{90}Y . У даному випадку не можливо використати загальні формули для розрахунку доз, так як основна доза утворюється саме за рахунок вторинних електронів. Тому необхідно розраховувати дозу з використанням формул, які використовують переріз поглинання.

Для даного випадку були проведені вимірювання потоку електронів та γ -квантів, котрі опромінюють грибну масу, знаючи ці дані можливо оцінити вклад електронної та гама-компоненти. Для даного випадку поглинання електронів дає приблизно в 300 разів більшу дозу ніж гама-кванти. Використовуючи ці дані та припускаючи рівномірне накопичення у зразку грибної маси за весь період експозиції, було оцінено, що потужність експозиційної дози складає 5-6 Гр на генерацію при опроміненні упродовж місяця. Зазвичай маса агару приймалась рівною 110 г, а маса пророслого міцелію за час дослідження склала приблизно (3,5 – 4,0) г.

Крім того, практично було встановлено, що величина поглинутої дози опромінення для мікроскопічних грибів не суттєво залежала від матеріалу посуду (скло, пластик), в якому проводились дослідження, її зміни не перевищували 10 – 15%.

У роботі використані джерела з низьким значенням ЛПЕ випромінювання, (не перевищує 0,3 кеВ/мкм), що не призводять до порушень

клітин на рівні ДНК, як відомо, найбільші порушення у структурі ДНК викликає випромінювання в діапазоні 100 – 200 кеВ/мкм [34; 143; 300].

2.2.3. Отримання опромінених генерацій досліджених вихідних штамів

Отримання опромінених та неопромінених генерацій від вихідних штамів досліджуваних видів *Cladosporium cladosporioides*, *Hormoconis resinae*, *Aspergillus versicolor*, *Paecilomyces lilacinus* проводили проведені синхронно (тобто за у той самий час, з використанням тих саме середовищ та ін.) за дії хронічного опромінення в контрольованих модельних умовах та за його відсутності.

За допомогою адаптованої модельної системи, були проведені довгострокові дослідження у контрольованих умовах, у результаті яких було отримано три генерації опромінених мікроміцетів: перша була отримана після опромінення вихідних штамів (з радіоадаптивними властивостями, виділеного з Зони відчуження та виділеного з територій з фоновим рівнем радіоактивності, що таких властивостей не мав) упродовж 30 діб (поглинута доза 6 Гр); другу – після опромінення штамів першої генерації протягом 30 діб (поглинута доза 6 Гр); третя – після такого ж опромінення другої генерації (поглинута доза 6 Гр).

2.3. Вимірювання параметрів росту мікроміцетів

Для визначення швидкості радіального росту (K_r) на агаризованих середовищах колоній досліджуваних мікроміцетів кожні 12 годин проводили вимірювання їх діаметру. Розрахунок радіальної швидкості росту проводили за формулою [73]:

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

де: R_0 - радіус колоній в початковий момент часу t_0 ;

R_t - радіус колоній в момент часу t .

2.4. Визначення активності ферментів антиоксидантного захисту

2.4.1. Отримання дезінтеграту для визначення активності внутрішньоклітинних ферментів мікроміцетів

Для отримання дезінтеграту внутрішньоклітинних ферментів відділену біомасу мікроміцетів багаторазово промивали від залишків культуральної рідини дистильованою водою, а клітини руйнували за допомогою розтирання у рідкому азоті та суспендували в 0,15 М калій-фосфатному буфері (рН 7,0).

Залишки клітин видаляли шляхом центрифугування отриманого дезінтеграту при 8000 об/хв. та в супернатані визначали активність внутрішньоклітинних ферментів пероксидази, каталази та СОД.

2.4.2. Визначення каталазної активності мікроміцетів

Величину каталазної активності визначали спектрометричним методом, суть якого полягає у здатності пероксиду водню утворювати з солями молібдену стійкий забарвлений комплекс при довжині хвилі 410 нм [70]. За умовну одиницю активності приймали зниження оптичної густини у 1мл реакційної суміші, перерахованої на 1мг внесеного білку.

Каталазну активність виражали в ммольях розкладеного H_2O_2 хв⁻¹ мг⁻¹ білку.

Розрахунок величини активності ферментів пероксидази та каталази в досліджуваних зразках проводили за формулою:

$$A = \frac{\Delta D * P}{\varepsilon_{\lambda}} * 10^3,$$

де: А – активність ферменту, в МЕ [моль/хв.*мл];

ΔD – зміна оптичної густини за 1 хв (характеризується тангенсом кута нахилу кінетичної кривої);

Р – фактор розведення;

ε_λ - молярний коефіцієнт екстинції субстрату при довжині хвилі реєстрації див. табл. 2.2.

Таблиця 2.2

Величина молярного коефіцієнту екстинції для використаних субстратів

Субстрат	Молярний коефіцієнт екстинції, ε_λ
АБТС	29500 М ⁻¹ см ⁻¹
Пероксид водню	22,2 М ⁻¹ см ⁻¹

2.4.3. Визначення пероксидазної активності мікроміцетів

Величину пероксидазної активності визначали спектрофотометрично [322] при довжині хвилі 436 нм, як субстрат використовували АБТС (2,2'-азино-біс(3-етилбензотіазолін-6-сульфонова кислота) у ацетатному буфері, рН 5,5. Реакцію запускали 5 мкл 3% пероксиду водню. За умовну одиницю активності приймали приріст оптичної густини у 1мл реакційної суміші, перерахованої на 1мг внесеного білку.

АБТС (ABTS 2,2'-azino-bis(3-ethylbenzothiazoline-6-sulphonic acid) виробництва фірми "Sigma".

2.4.4. Визначення супероксиддисмутазної активності мікроміцетів

Величину активності супероксиддисмутази (СОД) визначали спектрофотометричним методом при довжині хвилі 406 нм за ступенем гальмування реакції окислення кверцетину [72]. За одиницю активності СОД приймали таку кількість білка, яка інгібувала швидкість реакції окислення кверцетину на 50% від максимальної активності ферменту і перехували на 1 мг білка супернатану.

$$\% \text{ інгібування} = \frac{\Delta D_{406}^I - \Delta D_{406}^{II}}{\Delta D_{406}^I} \cdot 100\% ,$$

де: ΔD_{406}^I - зміна оптичної густини при 406 нм за 20 хв. в контрольній пробі, без СОД;

ΔD_{406}^{II} - зміна оптичної густини при 406 нм за 20 хв. в дослідній пробі, що містить СОД.

Концентрацію білка у пробах визначали за методом Bredford, використовуючи як стандарт альбумін сироватки бика [160].

2.5. Дослідження взаємодії у системі мікроміцет - «гаряча частинка»

Дослідження взаємодії у системі мікроміцет - «гаряча частинка» проводили при культивуванні опроміненої генерації *C. cladosporioides* 4061 в рідкому середовищі в оліготрофних умовах (з використанням рідкого поживного середовища Чапека з 1 г/л глюкози) [290].

Дослідження були проведені у двох варіантах досліду, які відрізнялись розташуванням «гарячої частинки» у середовищі культивування.

«Гаряча частинка» SL-4 була розміщена у на спеціальній підложці, яка дозволила їй упродовж всього експерименту знаходитись на поверхні середовища. «Гаряча частинка» SL-15 відразу при внесенні у колбу занурилась на дно, де вона знаходилась упродовж всього експерименту. Проводили засів культури *C. cladosporioides* 4061 (суспензія 1×10^6 конідій/мл в середовищі Чапека з 1г/л глюкози) і колби поміщали у термостат з температурою $25 \pm 2^\circ\text{C}$. Експеримент було проведено упродовж 60 днів.

Надалі окремо відділяли усі компоненти досліджуваної системи: залишки «гарячих частинок», культуральну рідину, міцелій. Після спеціальної підготовки визначали питому активність кожного компонента цієї системи. Основні γ -спектроскопічні вимірювання виконувались на антикомptonівському спектрометрі [138]. Питому активність ^{90}Sr в пробах визначали на β -спектрометрі "СЄБ-50".

2.6. Статистична обробка результатів

Статистичну обробку отриманих результатів проводили на комп'ютері з використанням програм Excel. Для підтвердження статистичної достовірності всі експерименти проводили у 3-5 повторностях.

Статистичну обробку результатів здійснювали з використанням програми Statistica 6.0. Результати досліджень відповідно t- критерію Стьюдента виявились статистично достовірними при рівні значимості $p = 0,05$ [20].

РОЗДІЛ 3

ВПЛИВ ХРОНІЧНОГО ОПРОМІНЕННЯ НА ВИЖИВАНІСТЬ ТА ШВИДКІСТЬ РАДІАЛЬНОГО РОСТУ У ОПРОМІНЕНИХ ГЕНЕРАЦІЯХ МІКРОМІЦЕТІВ

При оцінці екологічних ризиків, які отримує біогеоценоз на величезних територіях у наслідок дії хронічного опромінення, найбільш актуальним у теперішній час є впровадження комбінованого (лабораторно - польового) підходу для дослідження [208].

Такий підхід, зокрема, для дослідження впливу хронічного опромінення на мікобіоту ґрунтів Зони відчуження, потребує створення експериментальних модельних систем, які максимально імітують стан радіоактивного забруднення в реальних природних умовах. Такі штучні модельні системи дозволяють в лабораторних умовах контролювати кількісні параметри хронічного опромінення в форматі доза – ефект з урахуванням потужності дози.

Хронічне іонізуюче опромінення спричиняє як безпосередній вплив на живі організми, зокрема мікроміцети, так і віддалений у часі, який може охоплювати декілька генерацій. Відповідь мікроміцетів на дію опромінення складається з різних за природою процесів, які у сукупності визначають системну відповідь.

На сьогодні для багатьох організмів відомо, що адаптація проявляється на двох рівнях: на онтогенетичному, що реалізуються у сукупності радіоадаптаційних процесів, та на філогенетичному, яка реалізується за рахунок зростання гетерогенності популяції, про що свідчить збільшення варіабельності реакцій-відповідей на дію опромінення у нових генерацій, що

в свою чергу, призводить до формування більш стійких до радіації популяцій.

3.1. Виживаність мікроміцетів за дії хронічного опромінення

Метою даного етапу роботи було оцінити вплив хронічного опромінення на виживаність досліджуваних мікроміцетів за умов, в яких проводиться отримання нових опромінених генерацій.

В теперішній час у ґрунті відбуваються зміни у співвідношенні активності радіонуклідів, які визначаються їх перетвореннями у часі, періодом напіврозпаду та ін., що призводить до якісних змін його радіонуклідного складу. Для проведення цих досліджень була створена адаптована до теперішніх умов модельна установка, в якій як основне джерело випромінювання був використаний ґрунт, що був відібраний у 2013 році у Зоні відчуження, поблизу с. Янів. Детальна характеристика щодо його радіонуклідного складу наведена у розділі 2.

Було проведено вивчення впливу хронічного опромінення на виживаність трьох генерацій досліджуваних мікроміцетів, з урахуванням змін умов опромінення і, відповідно, величини отриманої мікроміцетами поглинутої дози (див. розділ 2).

В попередніх дослідженнях з використанням раніше створеної модельної установки нами було показано, що у діапазоні доз від 0,01 Гр до 2 Гр у досліджуваних мікроміцетів спостерігали гормезисні ефекти. Слід зазначити, що хронічне опромінення у зазначеному діапазоні доз не впливало достовірно на виживаність досліджуваних грибів, тобто було зроблено висновок, що такі дози є малими для досліджуваних мікроміцетів [134].

В зв'язку з тим, що нашою поточною задачею було отримання трьох опромінених генерацій мікроміцетів, кожна з яких зазнавала опромінення упродовж місяця, постала необхідність з'ясувати, як впливає хронічне

опромінення упродовж трьох місяців при потужності експозиційної дози 3 мР/год на виживаність мікроміцетів в порівнянні з неопроміненими штамми за кількістю колоніє-утворюючих одиниць (КУО).

Для проведення цих досліджень вихідними були штами кожного з чотирьох видів з радіоадаптивними властивостями, що виділені з Зони відчуження ЧАЕС та ті, що виділені з територій з фоновим рівнем радіоактивності (15 мР/год) та не проявляли радіоадаптивних властивостей, які були піддані впливу опромінення низької інтенсивності в адаптованій модельній системі. Відповідно для кожної опроміненої генерації (упродовж одного місяця) поглинута доза складала 6 Гр, але слід враховувати, що друга та третя генерації зазнали попереднього впливу опромінення, що може позначитись на їх виживаності. Нами було проведено дослідження виживаності мікроміцетів через один, два та три місяці після опромінення, що би мати дані відносно впливу загальної дози хронічного опромінення у 18 Гр на досліджувані гриби (рис. 3.1 – 3.4).

Показано, що при поглинутих дозах опромінення від 6 Гр до 18 Гр у всіх досліджених штамів виявлено коливання у відсотку пророслих конідій (по відношенню до пророслих конідій у неопроміненому контролі), тобто у виживаності.

Проте слід зазначити, що виявлені зміни у виживаності порівняно з контролем не є достовірними, тобто дози опромінення низької інтенсивності (3,0 мР/год) не проявляли пригнічуючої дії на проростання конідій мікроміцетів. Такі умові опромінення не впливали на виживаність опромінених генерацій як вихідних штамів з радіоадаптивними властивостями, що були виділені з зони відчуження, так і вихідних штамів виділених з територій з фоновим рівнем радіоактивності, що зазнали опромінення вперше.

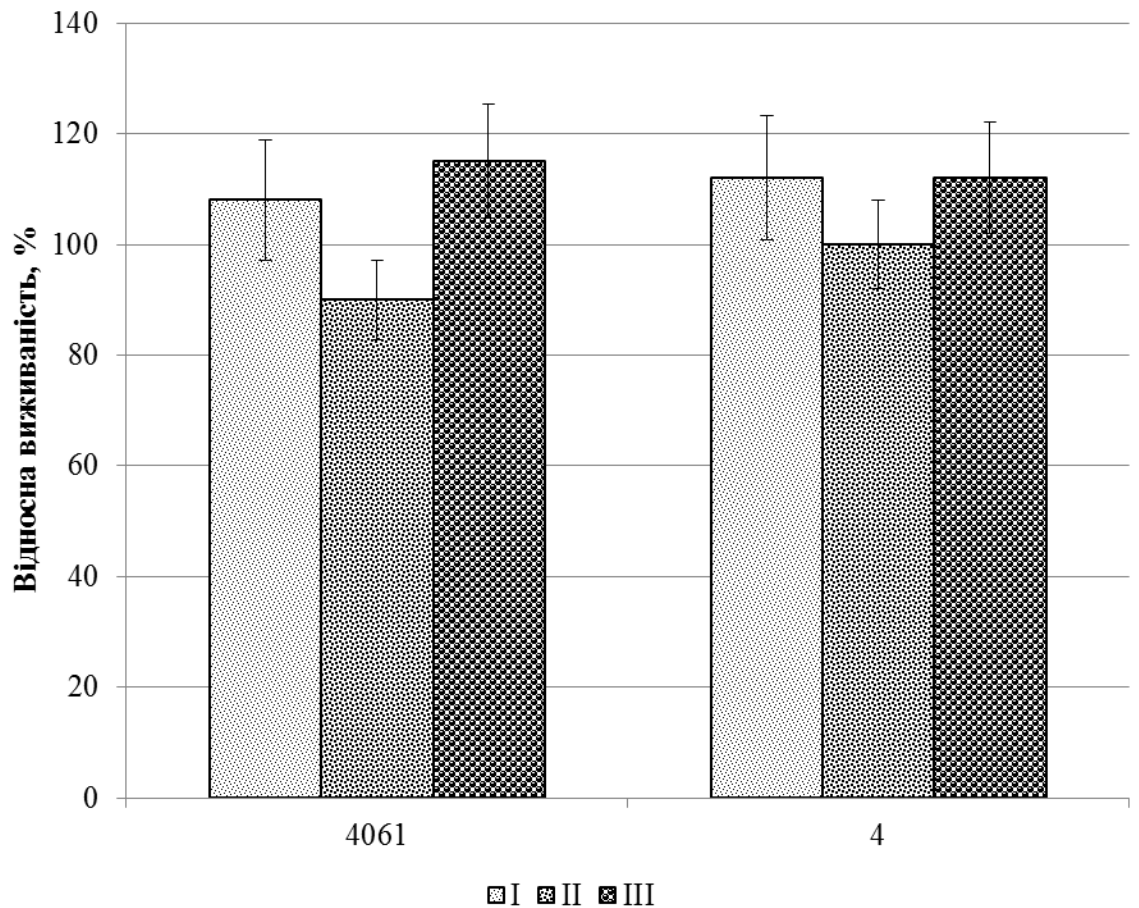


Рис. 3.1. Відносна виживаність трьох генерацій *Cladosporium cladosporioides* за дії хронічного опромінення, $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Примітка: 4061 – вихідний штам з фонових територій, 4 – вихідний штам з Зони відчуження, I – один місяць (6 Гр); II – два місяці (12 Гр); III – три місяці (18 Гр).

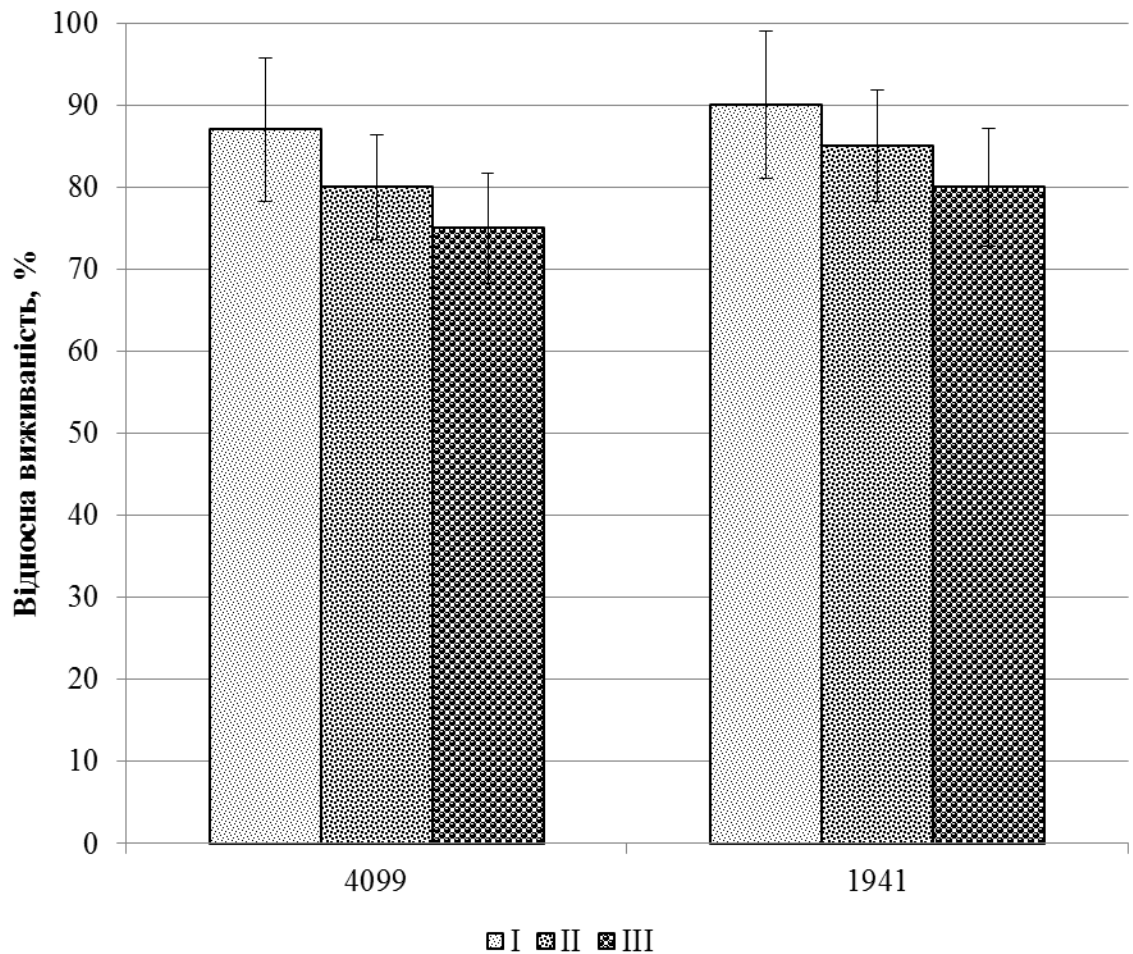


Рис. 3.2. Відносна виживаність трьох генерацій *Paecilomyces lilacinus* за дії хронічного опромінення, $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Примітка: 4099 – вихідний штам з фонових територій, 1941 – вихідний штам з Зони відчуження, I – один місяць (6 Гр); II – два місяці (12 Гр); III – три місяці (18 Гр).

Таким чином, встановлено, що за даних умов хронічного опромінення, отримані поглинуті дози в діапазоні від 6 Гр до 18 Гр для досліджуваних мікроміцетів є малими. Отримані дані доповнюють попередньо отримані результати та розширюють встановлений кількісний діапазон малих доз для

мікроміцетів за дії хронічного опромінення з потужністю експозиційної дози 3 мР/год.

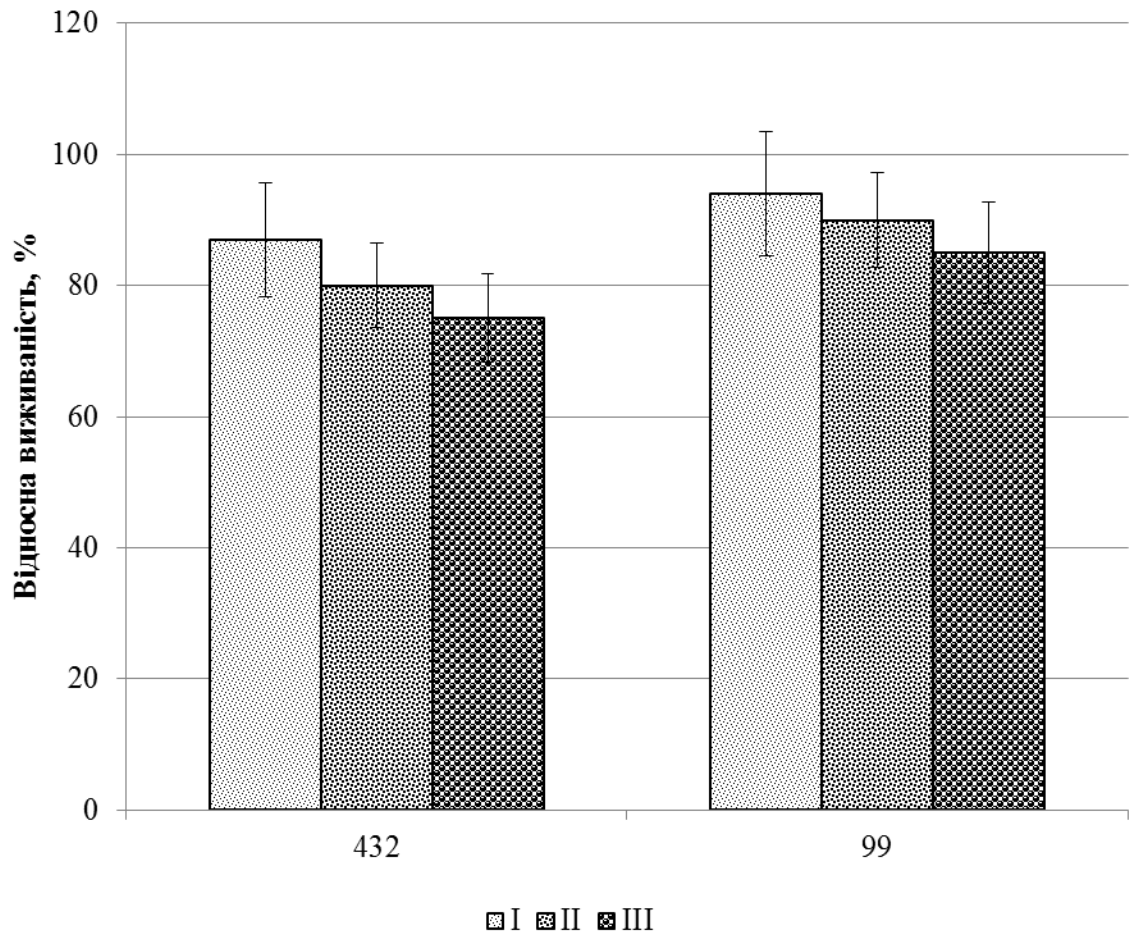


Рис. 3.3. Відносна виживаність трьох генерацій *Aspergillus versicolor* за дії хронічного опромінення, $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Примітка: 432 – вихідний штам з фонових територій, 99 – вихідний штам з Зони відчуження, I – один місяць (6 Гр); II – два місяці (12 Гр); III – три місяці (18 Гр).

Якщо порівнювати величину малих доз для мікроміцетів з відомими величинами малих доз для більш високо диференційованих організмів, то

вона на два порядки вище ніж наведено у документах щодо безпечного впливу на організм людини та на три порядки вище ніж для культури клітин.

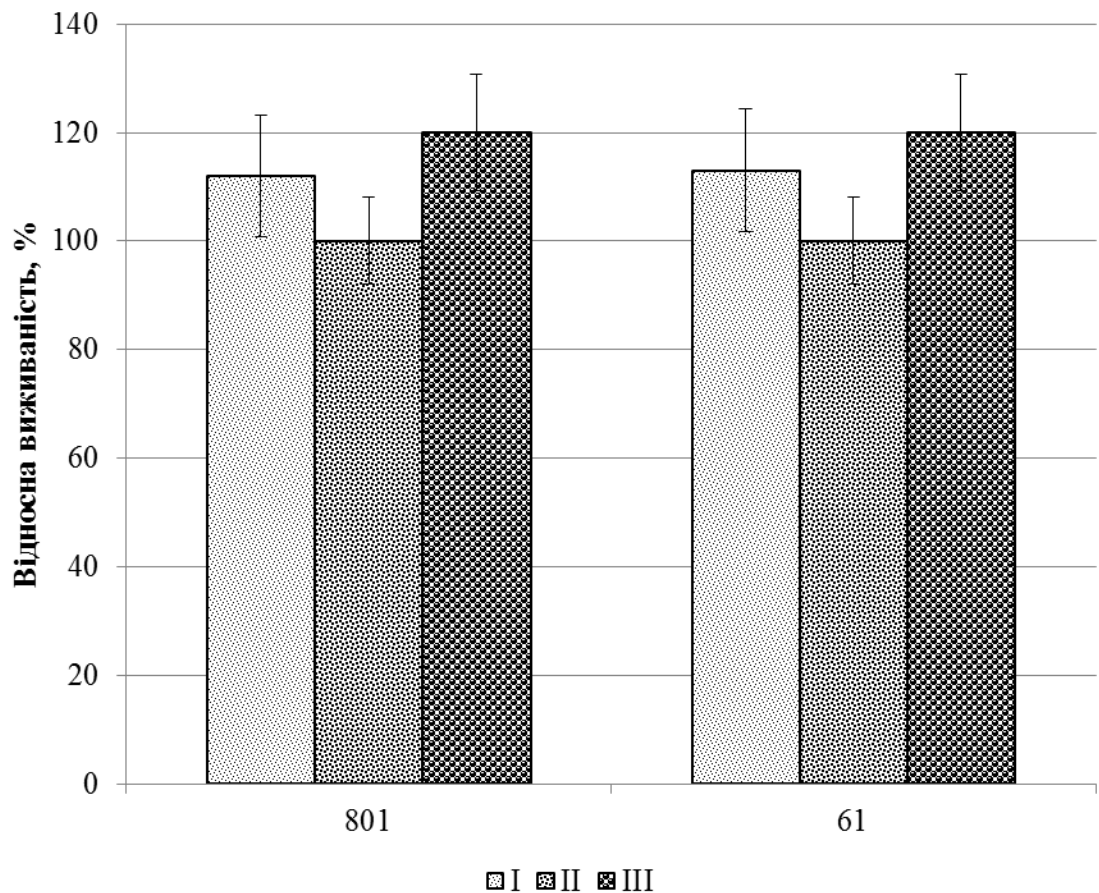


Рис. 3.4. Відносна виживаність трьох генерацій *Hormoconis resinae* за дії хронічного опромінення, $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Примітка: 801 – вихідний штам з фонових територій, 61 – вихідний штам з Зони відчуження, I – один місяць (6 Гр); II – два місяці (12 Гр); III – три місяці (18 Гр).

Отримані дані щодо розширеного діапазону малих доз опромінення для мікромішетів добре узгоджується з результатами, виявленими в попередніх дослідженнях [127; 128; 190; 206; 211], які свідчать про те, що формування

адаптивних властивостей у мікроміцетів з найвищою частотою (до 80%), відбувається у генерації мікроміцетів, місцем існування яких упродовж тривалого часу (роками) був ґрунт Зони відчуження з рівнем потужності експозиційної дози від 5 до 100 мР/год. Також вони доповнюють багаточисельні дані літератури щодо здатності формувати адаптивну відповідь у багатьох представників біоти за дії хронічного опромінення у малих дозах, а саме: бактерій [93; 96; 107], комах [97], рослин [33; 37; 54;], культури тканини [106], тварин і людини [3; 27; 46; 69; 92; 106; 141].

В літературі переважають дані відносно змін фізіолого-біохімічних властивостей грибів за дії оксидативного стресу в модельних умовах [6; 7; 262].

Таким чином, результати проведених досліджень з використанням адаптованої до поточних умов радіоактивного складу ґрунту Зони відчуження модельної системи, розширюють кількісний діапазон малих доз, відомий для мікроміцетів.

В теперішній час особливо актуальним є дослідження віддалених наслідків впливу хронічного опромінення на різних представників біоти і більшість публікацій пов'язана з вивченням впливу хронічного опромінення на ряд генерацій дрозофіл, ракоподібних, рослинних та тваринних об'єктів [27; 30; 36; 44; 257]. В літературі обмежені дані щодо віддалених наслідків впливу хронічного опромінення на пострадіаційні генерації ґрунтових мікроорганізмів, а така інформація може бути корисною при вивченні їх адаптаційної здатності щодо як первинного мінералізуючого агенту ґрунту, що може взаємодіяти з «гарячими частинками» та впливати на розчинність і рухливість радіонуклідів.

3.2. Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях мікроміцетів

Відомо, що мікроміцети, які є компонентом біогеоценозу ґрунту і постійно включаються у перенос поживних речовин та інших компонентів, за

своєю масою становлять основну частину його мікробного ценозу [4]. На сьогоднішній день питання про наслідування цих властивостей у генераціях мікроміцетів є відкритим і потребує детального вивчення.

Було проаналізовано характер змін у отриманих нами у трьох генераціях опромінених мікроміцетів чотирьох видів: *Cladosporium cladosporioides*, *Hormoconis resinae*, *Paecilomyces lilacinus*, *Aspergillus versicolor*. Дослідження було проведено у порівняльному аспекті у опромінених генерацій батьківських штамів з радіоадаптивними властивостями та контрольних штамів цих видів, що таких властивостей не проявляли з неопроміненими генераціями цих же штамів.

3.2.1. Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях *Cladosporium cladosporioides*

C. cladosporioides є одним з видів, який часто виділявся упродовж багаторічного моніторингу території Зони відчуження [52]. Було встановлено, що штам *C. cladosporioides* 4 проявляв радіоадаптивні властивості, активно накопичував радіонукліди, мав здатність обростати «гарячі частинки» чорнобильського походження, внесення міцелію цього штаму у ґрунт сприяло посиленому накопиченню ^{137}Cs та ^{144}Ce рослинами [74; 341; 342].

При рості на сусло-агарі (СА) виявлено різний характер зміни середньої швидкості радіального росту (K_r) у генераціях у *C. cladosporioides* 4061 (виділений у приміщенні будинку у м. Київ в 2003 р., з потужністю експозиційної дози 12мкР/год) та *C. cladosporioides* 4 (виділений з ґрунту території ЧАЕС у 1986, з потужністю експозиційної дози 5мР/год) (рис.3.5). У *C. cladosporioides* 4061 було виявлено, що у першій та другій генерації K_r була близькою до неопроміненого контролю та у 3 рази збільшувалась у третій генерації. У генерації *C. cladosporioides* 4 спостерігали інший характер змін K_r – стимуляцію у першій та третій генераціях, яка не перевищувала 140% та 125%, відповідно, та відсутність змін у другій.

При рості на голодному агарі (ГА) зміни K_r у генераціях *C. cladosporioides* 4061 різноспрямовані – від збільшення на 40% у першій до зменшення на 40% у другій та третій (рис. 3.6).

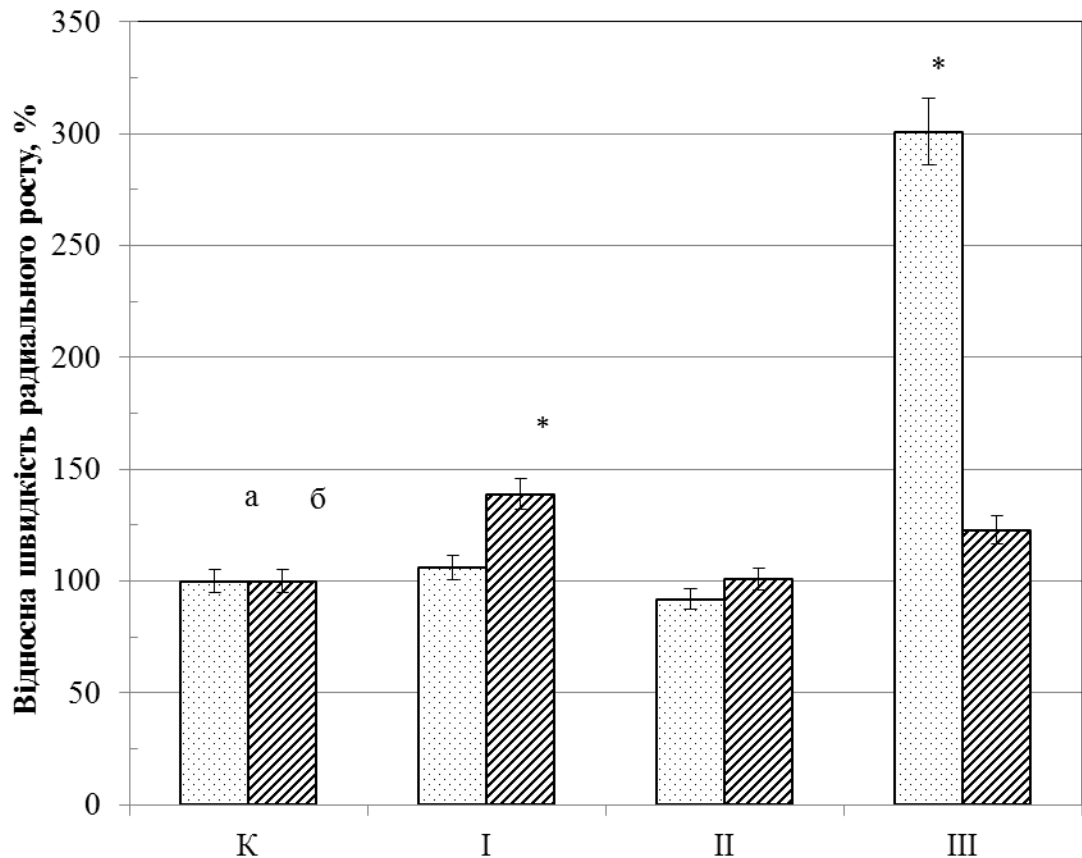


Рис. 3.5. Відносна середня швидкість радіального росту трьох опромінених генерацій штамів *C. cladosporioides* 4061 (а) та *C. cladosporioides* 4 (б) при рості на сусло агарі (СА), $M \pm m$; $n = 15$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Примітка: Тут та для рис. 3.6-3.16: К – контроль (100%); I – перша генерація; II – друга генерація; III – третя генерація

У генерацій *C. cladosporioides* 4 при рості на ГА менш виражені зміни - виявлено зростання K_r у першій генерації до 150% та відсутність змін у другій та третій генерації.

Таким чином, у опромінених генерацій штаму з радіоадаптивними властивостями *C. cladosporioides* 4 та генерацій контрольного штаму *C. cladosporioides* 4061, що таких властивостей не мав, виявлені різні зміни K_r у генераціях, які залежали від середовища культивування.

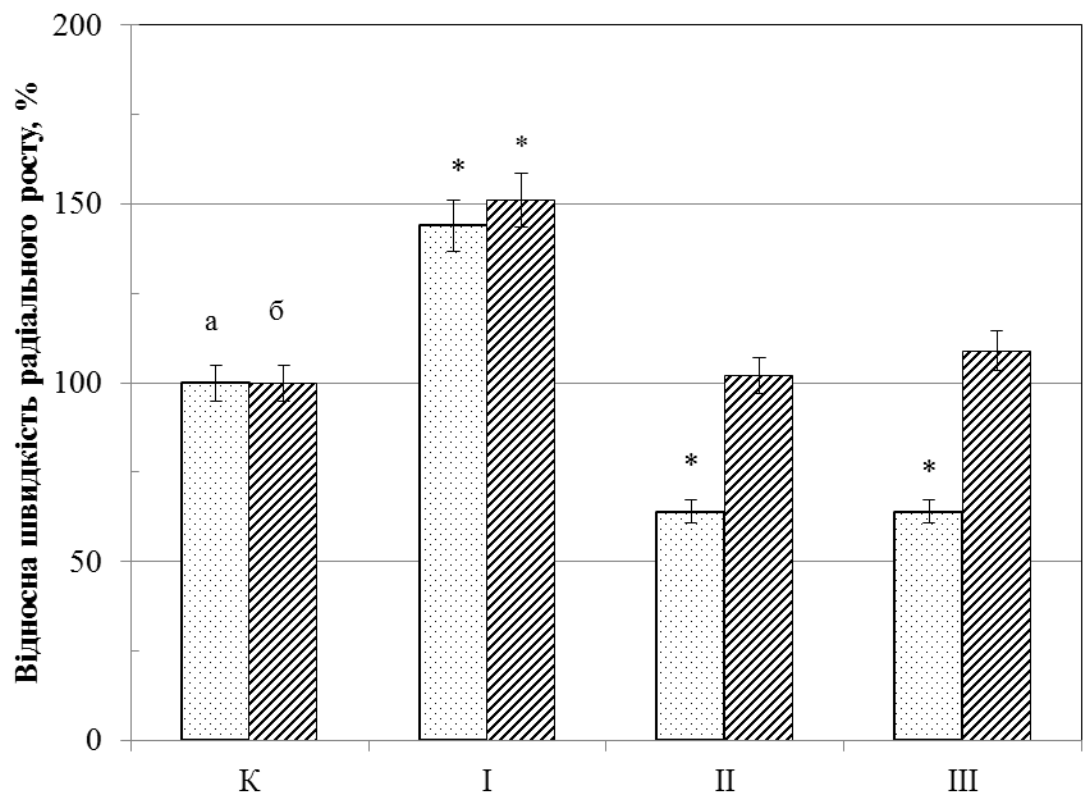


Рис. 3.6. Відносна швидкість радіального росту трьох опромінених генерацій штамів *C. cladosporioides* 4061 (а) та *C. cladosporioides* 4 (б) при рості на голодному агарі (ГА), $M \pm m$; $n = 15$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Так, при рості на СА максимальну K_r виявлено у третій генерації контрольного штаму, яка більш ніж у 3 рази вища у порівнянні з третьою генерацією штаму з радіоадаптивними властивостями. На противагу цьому,

при рості на ГА менш виражене збільшення K_r (до 150%) виявлено у першій генерації обох штамів. Підсумовуючи отримані дані, слід зазначити, що більш виражені зміни у K_r виявлені у генерації контрольного штаму порівняно з генераціями штаму з радіоадаптивними властивостями, що може бути пов'язане з тим, що у батьківського штаму сформувалась адаптація до такого опромінення, яка може певним чином унаслідуватись.

3.2.2. Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях *Paecilomyces lilacinus*

P. lilacinus є одним з видів, який часто виділявся упродовж багаторічного моніторингу Зони відчуження, крім того, проявляв стійкість до значного рівня радіоактивного забруднення ґрунту та до важких металів, такі властивості цього виду дали підставу авторам вважати його видом-індикатором високих рівнів радіаційного забруднення, крім того проявляв здатність до трансформації паливних «гарячих частинок» чорнобильського походження [51; 52; 284].

Нами було встановлено (рис. 3.7.), що у генерації штаму *P. lilacinus* 1941 (виділеного з ґрунту “Рудого” лісу біля ЧАЕС у 1994 р., з потужністю експозиційної дози 1 мР/год) з радіоадаптивними властивостями при рості на СА відбувалось поступове зменшення K_r у другої та третьої генерації, максимальна величина якого складала 40%.

У першій генерації контрольного штаму *P. lilacinus* 4099 (виділеного з ґрунту, Феофанія у 2002 р., з потужністю експозиційної дози 12 мкР/год) незначне зростання а у другої та третьої – більш виражене пригнічення K_r - до 60%.

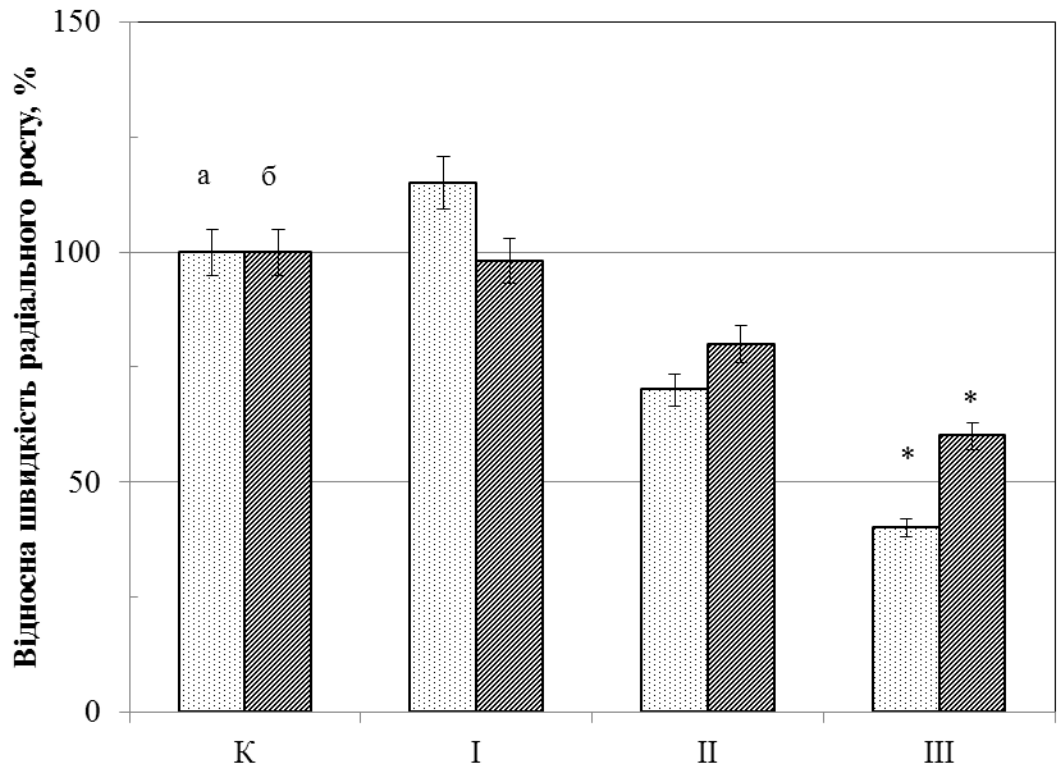


Рис. 3.7. Відносна швидкість радіального росту трьох генерацій штамів *P. lilacinus* 4099 (а) та *P. lilacinus* 1941 (б) при рості на сусло агарі (СА), $M \pm m$; $n = 15$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

При пості на ГА (рис. 3.8) виявлено дещо інший характер змін у генераціях штамів *P. lilacinus*: лінійне зменшення K_r у генераціях контрольного штаму *P. lilacinus* 4099 на 20%, 40% та 60% відповідно, на противагу цьому у першій генерації штаму з радіоадаптивними властивостями *P. lilacinus* 1941 спостерігали збільшення K_r на 25% та зниження її величини у другій та третій генерації, менш виражене ніж у генерації контрольного штаму

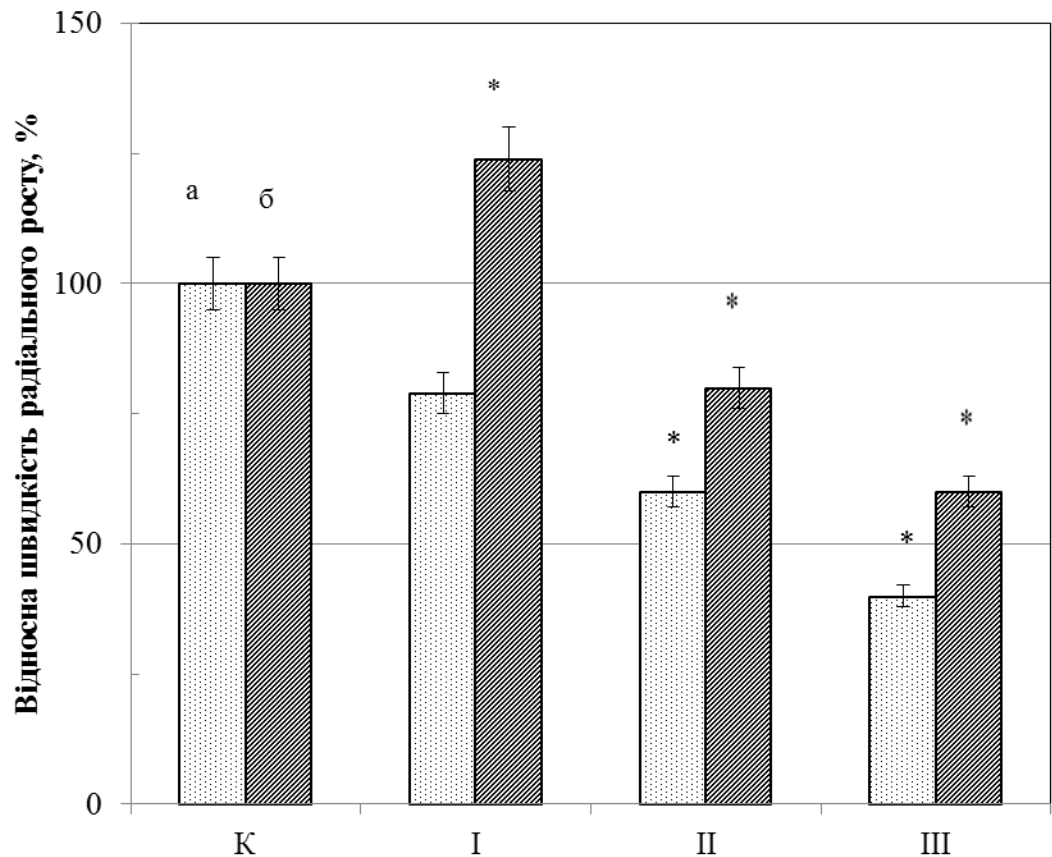


Рис. 3.8. Відносна швидкість радіального росту трьох генерацій штамів *P. lilacinus* 4099 (а) та *P. lilacinus* 1941 (б) при рості на голодному агарі (ГА), $M \pm m$; $n = 15$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$).

Підсумовуючи отримані дані, слід зауважити, що зміни у K_r генерацій досліджуваних штамів *P. lilacinus* залежали від властивостей батьківських штамів. Відмінності у K_r у генерацій контрольного штаму більш виражені, як при рості на СА так і на ГА, ніж у генерацій штаму з радіоадаптивними властивостями – переважно у генераціях спостерігали зменшення K_r . У попередніх дослідженнях, при вивченні в онтогенезі особливостей росту штамів *P. lilacinus* (зокрема, і батьківських штамів) було встановлено, що, на відміну від ряду інших видів мікроміцетів, їм притаманна однакова K_r при рості на СА та ГА, яка знижувалася за безпосереднього впливу опромінення,

тобто за дію опромінення на лімітації джерела живлення штами цього виду реалізовували класичну К-стратегію [27; 135].

3.2.3 Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях *Aspergillus versicolor*.

A. versicolor один з видів, який часто виділявся упродовж багаторічного моніторингу Зони відчуження [52]. Цей вид є убіквістом, але найчастіше зустрічається у приміщеннях і є причинним агентом багатьох захворювань [235].

При рості на СА спостерігали майже однаковий характер змін K_r у генераціях у контрольного *A. versicolor* 432 (виділеного у Варяжських печерах в 1997 р., з потужністю експозиційної дози 12мкР/год) та штаму з радіоадаптивними властивостями *A. versicolor* 99 (виділеного у приміщенні 4-го блоку ЧАЕС в 2003 р., з потужністю експозиційної дози 70000 мР/год) (рис. 3.9.).

У *A. versicolor* 432 спостерігається збільшення K_r у першій генерації та його зниження у другій та третій генерацій, а у *A. versicolor* 99 – майже однакова K_r (в порівнянні з відповідними неопроміненими генераціями) у першій генерації та зниження у другій та третій генераціях, тобто виявлені аналогічні зміни у другій та третій опромінених генераціях контрольного штаму *A.versicolor* 432 та штаму *A. versicolor* 99 з радіоадаптивними властивостями.

При рості на ГА спостерігались різноспрямовані зміни швидкості росту досліджуваних штамів. У *A. versicolor* 432 було виявлено зниження K_r у порівнянні з контролем у першій та другій генерації, та збільшення до 230% у третьої генерації (рис. 3.10.).

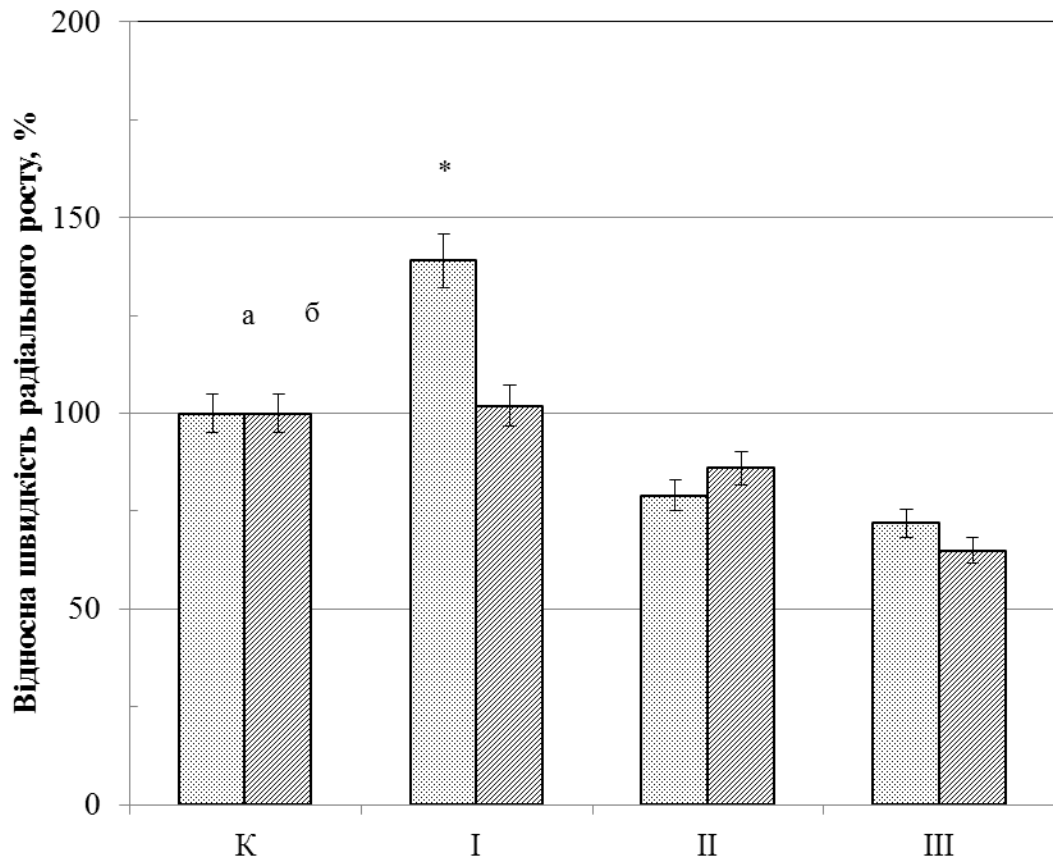


Рис. 3.9 Швидкість радіального росту трьох опромінених генерацій штамів *A. versicolor* 432 (а) та *A. versicolor* 99 (б) при рості на суцільному агарі (СА), $M \pm m$; $n = 15$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Для *A. versicolor* 99 було виявлено незначне збільшення (до 130%) K_r у першої генерації та відсутність достовірних змін у другій та третій генерації. Слід зазначити, що зміни K_r у генераціях залежить від середовища культивування.

Таким чином, встановлено, що у генерації штаму з радіоадаптивними властивостями зміни K_r менш виражені, переважає відсутність впливу чи зменшення K_r , що може свідчити про те, що у батьківського штаму сформувалась адаптація по типу к-стратегії і вона унаслідкується. У генерації контрольного штаму *A. versicolor* 432, відбувається зміна пригнічення та

пришвидщення K_r , у різних генерацій в залежності від середовища культивування.

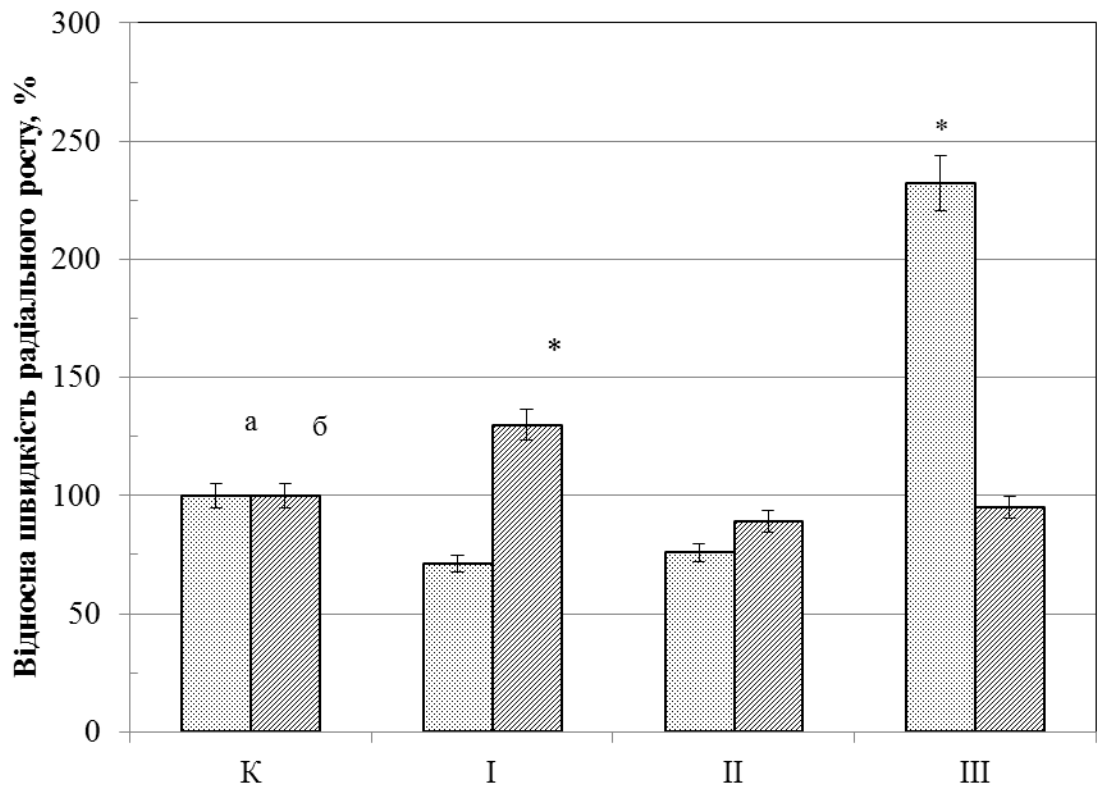


Рис. 3.10. Відносна швидкість радіального росту трьох опромінених генерацій штамів *A.versicolor* 432 (а) та *A.versicolor* 99 (б) при рості на голодному агарі (ГА), $M \pm m$; $n = 15$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

3.2.4. Швидкість радіального росту у пострадіаційних генераціях *Hormosconis resinae*

Одним з видів, який часто виділявся упродовж багаторічного моніторингу Зони відчуження був *H. resinae*. Цей вид відомий як «керосиновий гриб», що викликає біопшкодження авіаційного палива та паливних матеріалів [4], продуцент меланіну та ряду інших біологічно активних сполук [48; 247; 309]. Було встановлено, що штам *H. resinae* 61 мав радіоадаптивні властивості [127; 327; 328].

Встановлено, що для поколінь опроміненого контрольного штаму *H. resinae* 801 (виділений з чорноземного ґрунту, біля с. Костянтинівка в 2004 р. з потужністю експозиційної дози 12 мкР/год) (рис. 3.11. – 3.12.) характерна фазність у зміні K_r - незначне зниження у другій та істотне у 3,5 раза підвищення у третій, зміни K_r мають однотипний характер при культивуванні на обох середовищах як СА так і ГА.

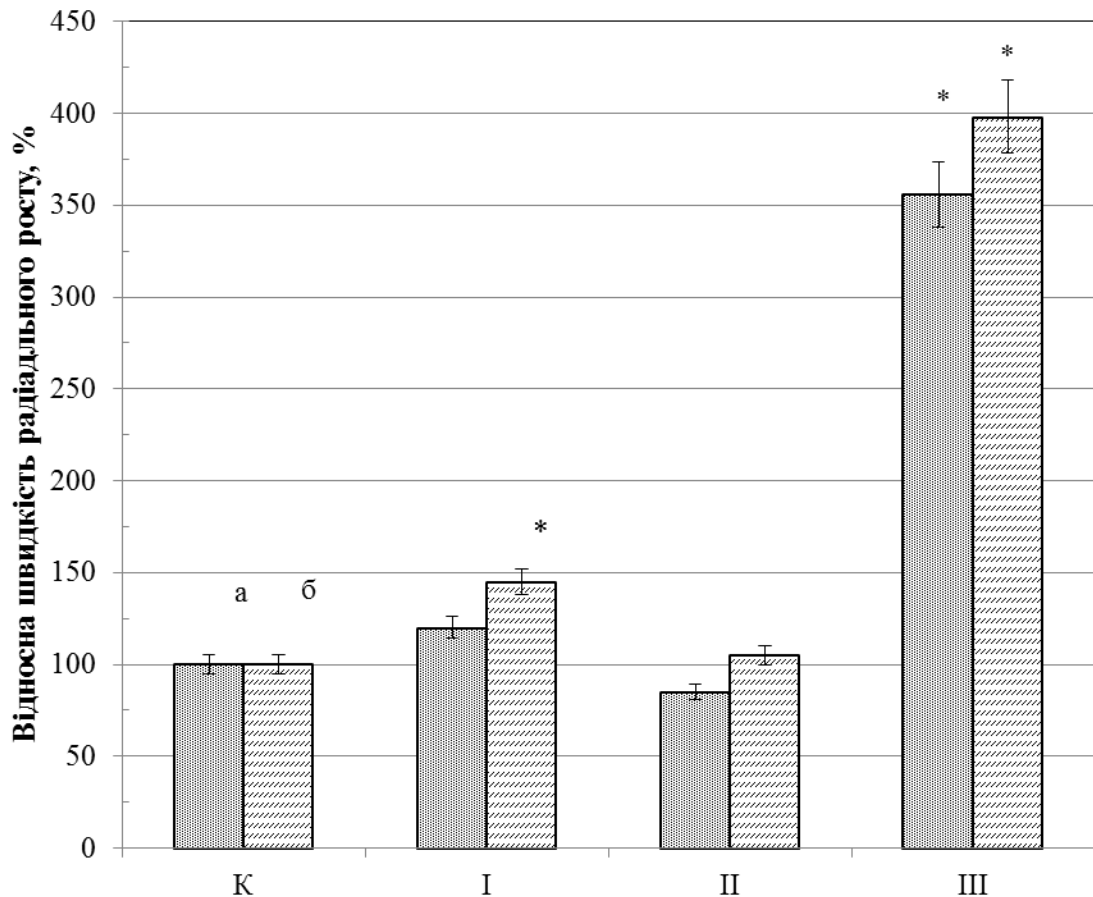


Рис. 3.11. Відносна швидкість радіального росту трьох генерацій штамів *H. resinae* 801 (а) та *H. resinae* 61 (б) при рості на сусло агарі (СА), $M \pm m$; $n = 15$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У генерацій батьківського штаму *H. resinae* 61, який має радіоадаптивні властивості, спостерігали виражене підвищення K_r у третій генерації, котре залежало від середовища культивування і перевищувало контрольний рівень (без опромінення) при рості на СА у 4 рази та у 6 разів при рості на ГА.

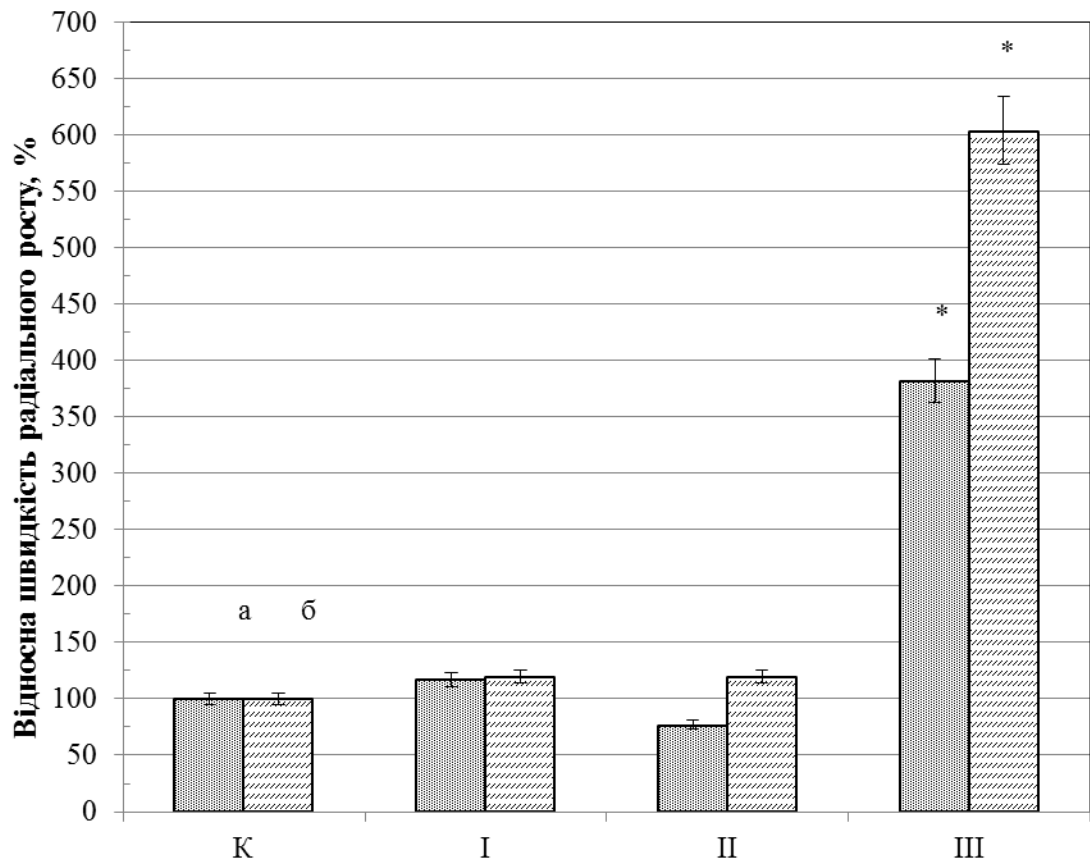


Рис. 3.12. Відносна швидкість радіального росту трьох генерацій штамів *H. resinae* 801 (а) та *H. resinae* 61 (б) при рості на голодному агарі (ГА), $M \pm m$; $n = 15$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Таким чином, при вивченні характеру змін на рівні організму у генерацій чотирьох опромінених видів мікроміцетів *Cladosporium cladosporioides*, *Hormoconis resinae*, *Paecilomyces lilacinus*, *Aspergillus versicolor*, виділених з різних екоотопів Зони відчуження, встановлено ряд нових фактів та виявлено певні закономірності [9; 28; 124; 125].

Показано, що у 75% досліджених видів (у трьох з чотирьох) виявлена більша варіабельність змін K_r у генерацій контрольних штамів. Тільки у штамів виду *H. resinae* збільшення K_r у генерацій штамів з радіоадаптивними властивостями дещо більш виражене, ніж у генерацій контрольного штаму.

Більшу амплітуду змін у K_r виявлено при рості досліджених мікроміцетів на бідному за джерелом вуглецю середовищі у генерацій трьох видів: *P. lilacinus*, *A. versicolor*, *H. resinae*.

Встановлено, що характер змін K_r у опромінених генерацій штамів з радіоадаптивними властивостями досліджених видів мікроміцетів має три типи реакцій-відповідей:

- а) незначне збільшення (30-45%) K_r (*C. cladosporioides* та *A. versicolor*);
- б) значну (до 600%) активацію K_r (*H. resinae*);
- в) незначне зменшення (на 40%) K_r (*P. lilacinus*).

Отримані дані свідчать про те, що зміни K_r перш за все визначаються видовими ознаками. Найбільша варіабельність у K_r виявлена переважно у першої та третьої генерацій у різних видів.

У попередніх дослідженнях було встановлено, що у 80% мікроміцетів, що були виділені з території Зони відчуження, тобто тривалий час знаходились в умовах хронічного опромінення, сформувались нові радіоадаптивні властивості, які полягали в позитивній реакції на дію великих доз опромінення – позитивний радіотропізм, стимуляція гіфального росту [50; 126; 327; 343]. Можливим поясненням формування нових радіоадаптивних властивостей за дії хронічного опромінення є відбір природно стійких до опромінення форм, виходячи з того, що мікроміцети - це організми з досить швидким ростом, які здатні утворювати протягом одного року десятки генерацій, у яких сформувалась транс-генераційні зміни, які збільшують адаптацію до опромінення.

В літературі практично відсутні дані щодо ефектів хронічного опромінення у генераціях грибів, є лише поодинокі повідомлення щодо впливу хронічного опромінення на транс-генераційну передачу адаптивних властивостей у рослин за дії фітопатогенних грибів [44; 45].

В умовах вегетаційних дослідів, було встановлено, що враженість борошнистою росою (*Erysiphe graminis* DC. f. sp. tritici Em. Marchal) та бурною іржею (*Puccinia triticana* Erikss. & Henn.) рослин трьох сортів пшениці

Triticum aestivum L. (Миронівська 808, Полісська 70, Киянка), що були вирощені з насіння, яке було зібране у Зоні ЧАЕС, у 1,5–2,0 раза вище, ніж у рослин, що були вирощені з контрольного насіння [44; 45].

При штучному інфікуванні бурою іржею авторами було відмічено посилення розвитку хвороби у рослин, які виростили на ділянках з підвищеним радіаційним фоном.

На думку П. А. Дмитрієва та співавторів, отримані дані свідчать про активні формо - та расоутворюючі процеси, що відбуваються з фітопатогенами у Зоні ЧАЕС, наслідком яких є зміни структури популяцій збудника стеблової іржі злаків *Puccinia graminis* Pers. [45]. У Зоні ЧАЕС була знайдена "нова" популяція *Puccinia graminis* Pers з високою частотою трапляння більш вірулентних клонів порівняно з іншими регіонами України. Отримані незалежні порівняльні результати в умовах вегетаційних дослідів та польових стаціонарів дозволили авторам зробити висновок про вплив хронічного опромінення на взаємодію системи патоген-рослина, що визначає необхідність та актуальність моніторингових досліджень з метою контролю за формуванням мікроеволюційних процесів як у рослин, так і у фітопатогенів [45].

Переважає більшість даних щодо вивчення ефектів хронічного опромінення у кількох генераціях представлена для рослинних об'єктів, дрозофіл, ракоподібних, мишоподібних гризунів, культури клітин та ін. [42; 60; 75; 119; 137; 148; 267].

Відомі дані багаторічних досліджень наслідків низько інтенсивної дії іонізуючої радіації і радіоактивного опромінення на популяції мишоподібних гризунів, які мешкають в зоні аварії на Чорнобильській АЕС і на території Північного радіоекологічного стаціонару [119]. Авторами встановлено, що хронічна дія радіації призводить до достовірної зміни величини генетичних змін, які визначаються на рівні цитогенетичних порушень, інтенсивності розмноження та плодовитості.

При вивченні багаторазового опромінення рослин *Arabidopsis thaliana* малими дозами УФ-В до початку генеративної фази, встановлено наявність гормезисних ефектів і формування адаптивної відповіді в залежності від дози та генотипу рослин [42]. Показано, що адаптує опромінення рослин F0 всіх генотипів викликає стимуляцію росту коренів у проростків наступного (F1) неопроміненого покоління. Було встановлено, що вираженість такого транс-генеративного ефекту залежала від дози опромінення, віку і генотипу опромінених рослин.

Одержані дані свідчать, що УФ-В опромінення рослин *A. thaliana* у малих дозах упродовж вегетації призводить до формування і транс-генераційної передачі гормезису і адаптивної відповіді. Опромінення малими дозами рослин в F0 призводить до формування адаптивної відповіді у рослин F1 дикого типу і дефектних за саліцилатною сигнальною системою. У рослин дефектних за жасмонатною сигнальною системою адаптивна відповідь не формується [42].

При дослідженні другого покоління опромінених сосен виявлено підвищення частоти морфозів, які пов'язані з порушенням апікального домінування у 5 – 10 разів порівняно до контролю [137]. Суттєвих змін виживаності та швидкості росту у нащадків опромінених сосен не було виявлено. Висока частота морфологічних аномалій у другому поколінні була основною відмінністю у наслідок впливу іонізуючого опромінення на популяції сосни у результаті аварії на ЧАЕС.

Хронічне опромінення в малих дозах (10 сГр за покоління) призводить до зміни рівня адаптації експериментальних популяцій дрозофіли, які знижують чисельність, виживаність і поступовий ріст плодовитості дрозофіл [55 – 58].

В літературі у ракоподібних описані радіаційно-індуковані ефекти хронічного опромінення в декількох поколіннях [289]. Alonzo із співавторами (2008) і Massarin (2010) виявили негативний ефект, а у *Daphnia magna* при хронічному α -опроміненні виявили зміну життєдіяльності і плодовитості

покоління *F2*. Parisot et al. (2015) виявив відновлення чисельності дафній і спад плодовитості в поколіннях *F1* в порівнянні з початковим поколінням. У інфузорій *Spirostomum ambiguum*, що вегетативно розмножуються, виявлено пролонговане у 10-15 поколіннях зниження виживаності при гострому γ -випромінюванні вихідних вибірок у дозах від 50 Гр [114]

При дослідженні виживання потомства ракоподібних *D. magna* із поколінь *F2* і *F3*, отриманих від вихідної вибірки покоління (*F0*) опроміненої дозою 100 і 1000 мГр, авторами був виявлений ефект зниження виживаності у опромінених дафній першого після радіаційного покоління, який не зберігався в більш віддалених поколіннях дафній *F2* і *F3* [114]. Отримані на ракоподібних дані свідчать про можливість трансмісії в соматичні клітини потомственої геномної нестабільності, яка виникла у них під час опромінення і поступовому зменшенню цих змін в наступних генераціях.

Ці дані збігаються з результатами інших дослідників щодо віддалених наслідків хронічного опромінення дафній в декількох поколіннях по показниках життєдіяльності та розмноження [148], і з результатами недавніх дослідів зміни темпів розмноження нематоди *Caenorhabditis elegans* в трьох поколіннях після опромінення ^{137}Cs вихідної вибірки [166]. Автори пов'язують отримані дані з проявом складних генетичних мутацій і епігенетичних подій, які проходили в попередніх поколіннях.

Отримані нами дані доповнюють літературні відомості відносно характеристики віддалених ефектів дії хронічного опромінення на пострадіаційні генерації мікроміцетів, як одну з складових біогеоценозу, яка, як показано, постійно зазнає змін у часі. Виявлені відмінності у K_r опромінених генерацій видів мікроміцетів, які суттєво відрізняються у штамів, в залежності від їх екологічної спеціалізації та здатності трансформувати ряд важкодоступних субстратів.

Найбільш виражені зміни K_r були виявлені у опромінених генерацій штамів виду *H. resinae*, які, як відомо, є потенційними біодеструкторами авіаційного палива та паливних баків, причинними агентами корозії

алюмінієвих конструкцій, продуцентами біологічно активних сполук, зокрема, ферментів та меланінів [226; 243; 309].

Найбільша стимуляція K_r виявлена у штамів *H. resinae*: у третій генерації контрольного штаму при рості на СА та ГА вона збільшувалась у 3,50 та 3,70 рази, а у третій генерації штаму з радіоадаптивними властивостями – у 4 та 6 разів, відповідно, також було виявлено збільшення у 1,4 рази K_r у першій генерації цього штаму.

Така інформація щодо змін їхньої біологічної активності може мати практичне значення виходячи з властивостей цього виду - біодеструктору палива, агенту корозії, продуценту ряду біологічно активних сполук.

Суттєві зміни виявлені і у опромінених генераціях *C. cladosporioides* виду, штами якого, як було встановлено раніше, проявляють здатність до направленого росту та трансформації «гарячих частинок» чорнобильського походження, переводу радіонуклідів, що знаходяться в них у біологічно доступні форми [50; 190; 343]. Крім того, цей вид відомий як продуцент біологічно активних сполук, зокрема, меланінів [103 – 105; 117; 176; 295]

Показано, що у третьої опроміненої генерації контрольного штаму *C. cladosporioides* 4061 при рості на СА та у першій генерації при рості на ГА K_r зростає у 3 та 1,45 рази, відповідно. У штаму з радіоадаптивними властивостями збільшення K_r виявлено у першій генерації як при рості на СА, так і ГА у 1,45 та 1,5 рази, відповідно.

Отримані дані щодо активації росту у певних умовах опромінення можуть мати практичне значення при потенційному використанні цих штамів у технологіях біоремедіації забруднених об'єктів та при збільшенні активності продуцентів меланінових пігментів.

A. versicolor є звичайним еврибіонтним видом у наземних та водних екосистемах, часто трапляється у вологих закритих приміщеннях, може викликати руйнування конструкційних матеріалів та призводити до алергічних захворювань людини, продукувати мікотоксини, крім того цей вид є

продуцентом білку, біологічно активних сполук, зокрема, ферменту гліцеролоксидази [19; 43; 157; 196; 235].

Встановлено, що активація K_r більш виражена у опромінених генераціях контрольного штаму *A. versicolor* 432 у 1,4 раза у першій генерації при рості на СА та у 2, 4 раза у третьої – при рості на ГА. У штаму *A. versicolor* 99 з радіоадаптивними властивостями збільшення K_r у 1,3 раза виявлено лише у першій генерації при рості на ГА. Отримані дані мають важливе значення як з точки зору запобігання умов, при яких може збільшуватися ушкоджуюча дія цих грибів, так і підбору умов для підвищення синтезу ними біологічно активних сполук.

Найбільш виражені відмінності у зміни K_r від інших видів були виявлені у *P. lilacinus* – виду - індикатору високих рівнів радіоактивного забруднення ґрунту [51; 52; 284]. Лише у першій опроміненій генерації K_r була близька до контрольних значень, а друга і третя зменшувалась на 20 – 60%, що свідчить про інший механізм адаптації до хронічного опромінення у цього виду порівняно з трьома іншими дослідженими нами видами.

Таким чином, вперше отримані дані щодо характеру адаптації у трьох опромінених генераціях чотирьох видів мікроміцетів з різною екологічною спеціалізацією, що доповнює існуючу інформацію щодо комплексного аналізу біологічних наслідків радіоактивного забруднення довкілля. Слід зазначити, що у опромінених генераціях досліджених видів мікроміцетів виявлені більш виражені зміни K_r , ніж у батьківських штамів за безпосередньої дії опромінення.

Накопичення даних щодо радіаційного та пострадіаційного впливу хронічного опромінення на мікроміцети на індивідуальному рівні окремих видів дозволить узагальнюючи накопичені дані, вивести певні закономірності отриманих ефектів та екстраполювати їх для більш складних біологічних екологічних систем.

РОЗДІЛ 4

АКТИВНІСТЬ АНТИОКСИДАНТНИХ ФЕРМЕНТІВ У ГЕНЕРАЦІЯХ ҐРУНТОВИХ МІКРОМІЦЕТІВ

Реакція організму на опромінення визначається появою радіобіологічних реакцій, яку можна віднести до пасивної відповіді, що реалізується у комплексі метаболічних змін: швидкості ростових процесів, морфогенезу та ін. Водночас у організму може проявляється і активна відповідь, яка запускається «сигналом тривоги» та реалізується у активації процесів репарації, підвищенні активності системи антиоксидантного захисту і інших компонентів, яка забезпечує радіорезистентність, що призводить до підвищеної специфічної та неспецифічної адаптації організму. Всі ці реакції відповіді організму можна розглядати як пристосування до нового антропогенного чинника.

Одним з шляхів, завдячуючи якому організм пристосовується до оксидативного стресу, який формується у наслідок утворення підвищеної кількості активних форм кисню за дії іонізуючого опромінення, є зміни у функціонуванні ферментативної складової системи антиоксидантного захисту [5; 91; 149; 154; 171; 215; 229; 298]. Ферменти антиоксидантного захисту здатні різними шляхами трансформувати надлишок пероксиду водню в клітині: каталаза безпосередньо розщеплює пероксид водню, в той час як пероксидаза каталізує окиснення органічних субстратів пероксидом водню, що приводить до розкладу останнього.

В літературі з'являються окремі дані щодо особливостей функціонування ферментів антиоксидантного захисту у пострадіаційних генерацій різних представників біоти, зокрема, рослин [24]. Проте обмежені відомості щодо віддаленої дії хронічного іонізуючого опромінення на функціонування каталази, пероксидази та СОД у опромінених генерацій мікроміцетів. Такі дані матимуть незаперечну цінність для виявлення можливих механізмів адаптації наступних генерацій мікроміцетів, які є суттєвою і активною компонентою

біогеоценозу в природних умовах, що впливає на міграцію радіонуклідів та транслокацію поживних речовин.

Дослідження впливу хронічного опромінення на функціонування антиоксидантної системи у трьох пострадіаційних генерацій мікроміцетів були проведені з використанням адаптованої модельної системи, як і у дослідженнях швидкості радіального росту у цих же генерацій.

4.1 Активність антиоксидантних ферментів у пострадіаційних генераціях *Cladosporium cladosporioides*.

Було проведено дослідження змін активності комплексу антиоксидантних ферментів у *C. cladosporioides* (рис.4.1-4.5). При вивченні змін супероксиддисмутази (СОД) активності у трьох генерацій контрольного штаму *C. cladosporioides* 4061 (виділений у приміщенні будинку Києва в 2003 р. з потужністю експозиційної дози 12 мкР/год), що не проявляв радіотропізму, було виявлено незначні коливання (пригнічення та збільшення) активності цього ферменту (рис. 4.1). Зміни активності СОД були достовірними лише у другій генерації та склали 125%. На противагу цьому, у трьох генерацій *C. cladosporioides* 4 (виділений з ґрунту території ЧАЕС у 1986 р. з потужністю експозиційної дози 5мР/год), що проявляв радіоадаптивні властивості спостерігали лінійне збільшення активності СОД від першої до третьої генерації, яке досягало 200 % у третій генерації. Отримані дані свідчать що є відмінності наслідування щодо СОД активності і генерацій батьківських штамів контрольного та з радіоадаптивними властивостями, у якого значно більш виражений адаптаційний потенціал, який реалізується у гормезисному ефекті, а також визначає підвищену здатність цього ферменту дисмутації надлишку супероксидних аніонів у пострадіаційних генерацій цього штаму.

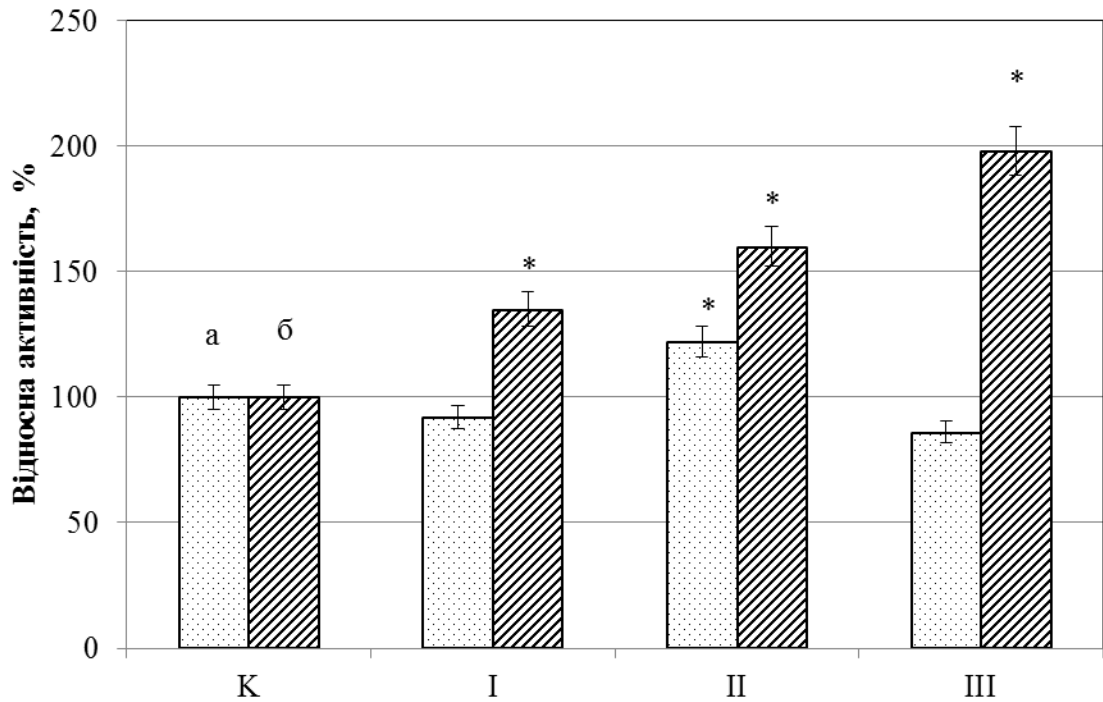


Рис. 4.1. Супероксиддисмутазна активність трьох генерацій штамів *C. cladosporioides* 4061 (а) та *C. cladosporioides* 4 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Примітка: тут та на рис. 4.2-4.20: К – контроль (100%); I – перша генерація; II – друга генерація; III – третя генерація

Продуктом реакції супероксиддисмутази є пероксид водню, який є субстратом для каталази, тому наступним кроком було дослідження каталазної активності трьох генерацій штамів двох батьківських штамів *C. cladosporioides* (рис. 4.2).

У генерації контрольного штаму *C. cladosporioides* 4061 зміни величини каталазної активності мали хвилеподібний характер, зміни були достовірними у всіх досліджених генерацій на відміну від СОД активності. Найбільші зміни каталазної активності виявлені у другій генерації *C. cladosporioides* 4061 - величина збільшення активності цього ферменту складала 260%, в той час як зміни активності СОД у другій генерації були удвічі нижчі - 125%.

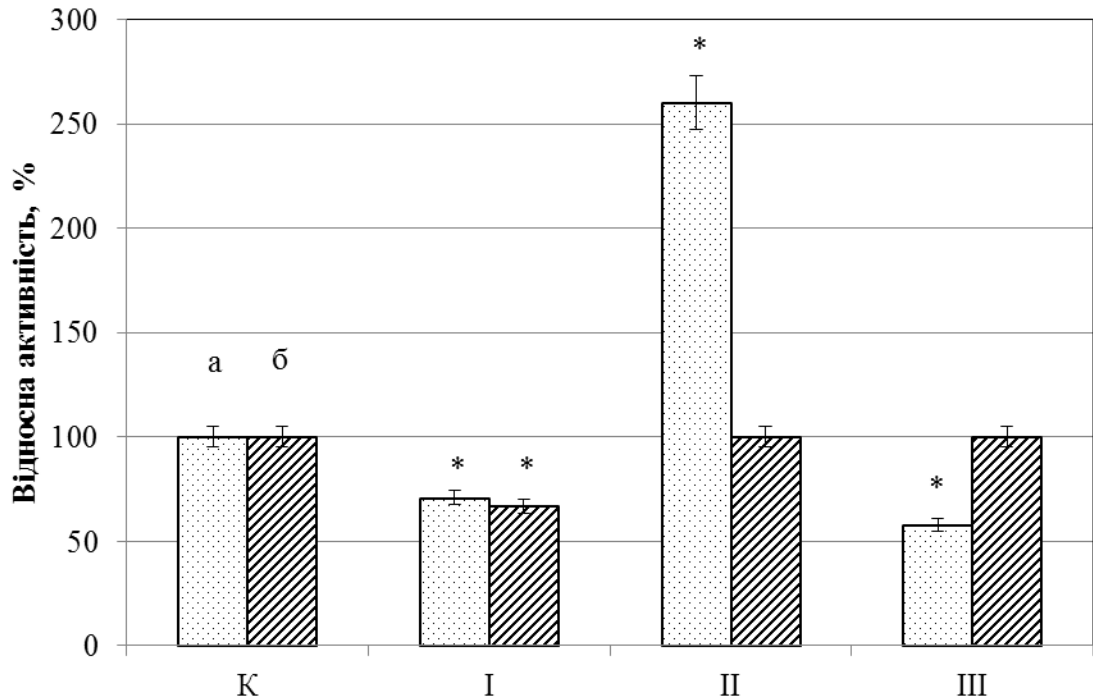


Рис. 4.2. Каталазна активність трьох генерацій штамів *C. cladosporioides* 4061 (а) та *C. cladosporioides* 4 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Нами виявлені менш виражені зміни в активності каталази у генераціях штаму з радіоадаптивними властивостями *C. cladosporioides* 4 на відміну від значних змін СОД у нього. Активність каталази достовірно зменшувалась на 30% лише у першій генерації та залишалась без змін у другій та третій генерації, по відношенню до неопроміненого контролю. Слід зазначити, що характер змін активності СОД и каталази у генераціях цього штаму суттєво відрізнявся.

Пероксид водню, який є субстратом для каталази, також є компонентом, що активує реакційний процес пероксидази. Тому нами було проведено вивчення впливу іонізуючого опромінення на зміну активності цього ферменту у генераціях батьківських штамів *C. cladosporioides* (рис. 4.3).

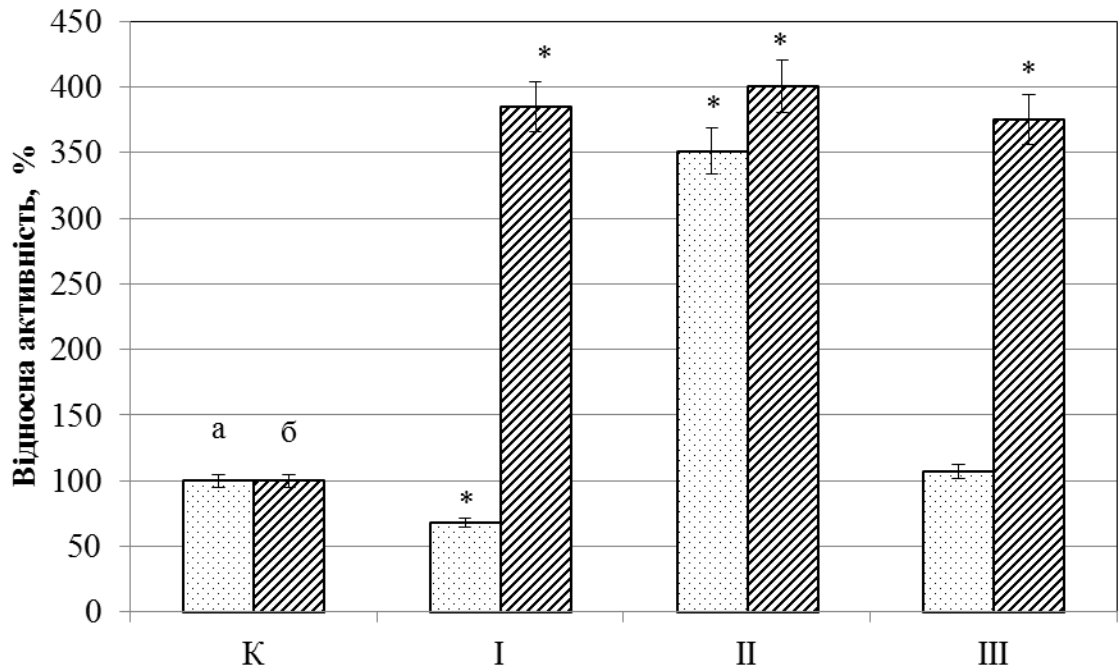


Рис. 4.3. Peroксидазна активність трьох генерацій штамів *C. cladosporioides* 4061 (а) та *C. cladosporioides* 4 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У генерацій контрольного штаму *C. cladosporioides* 4061 характер змін пероксидазної активності мав нелінійний хвилеподібний характер з зменшенням на 30% у першій генерації, збільшенням до 270% у другій генерації і поверненням до контрольного рівня у третій.

На противагу цьому, характер змін пероксидазної активності у генерацій штаму з радіоадаптивними властивостями *C. cladosporioides* 4 суттєво відрізнявся від змін у них каталазної активності. У всіх трьох генераціях цього штаму виявлено збільшення майже до 400% пероксидазної активності. Тобто у генерацій цього штаму на фоні збільшення активності СОД спостерігається збільшення (гормезисний ефект) саме пероксидазної, а не каталазної активності.

Виходячи з того, що супероксиддисмутаза, каталаза та пероксидаза пов'язані між собою ферменти, викликало цікавість визначення характеру

змін співвідношення цих ферментів у генераціях як контрольного штаму, так і штаму з радіоадаптивними властивостями.

Виявлено, контрольний *C. cladosporioides* 4061 і *C. cladosporioides* 4 з радіоадаптивними властивостями, мають однаковий нелінійний характер змін у генераціях співвідношення каталаза/супероксиддисмутаза. Проте слід зазначити, що у генерацій контрольного штаму, який не прояв радіоадаптивних властивостей, цей характер змін є більш вираженим, ніж у штаму з радіоадаптивними властивостями, що тривалий час знаходився під впливом опромінення в Зоні відчуження (рис. 4.4).

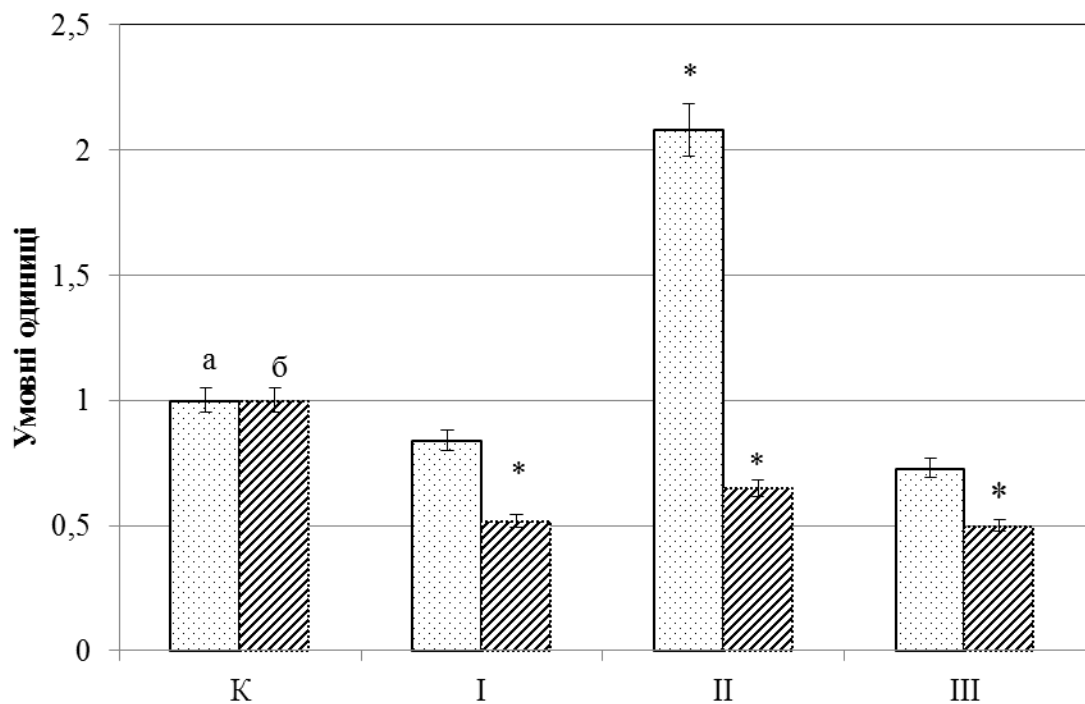


Рис. 4.4. Співвідношення активності каталаза/супероксиддисмутаза трьох генерацій штамів *C. cladosporioides* 4061 (а) та *C. cladosporioides* 4 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Слід зазначити, що величина співвідношення каталаза/супероксиддисмутаза у другій генерації контрольного штаму та

штаму з радіоадаптивними властивостями найбільше відрізнялась від співвідношення цих ферментів їх неопромінених генерацій (рис. 4.4).

На противагу змінам співвідношення каталаза/СОД, зміни співвідношення пероксидаза/СОД (рис. 4.5) більш виражені у генерацій штаму з радіоадаптивними властивостями порівняно з генераціями контрольного штаму, що може свідчити про різний характер зміни метаболічних реакцій, у яких задіяні ці ферменти, і які успадковуються від батьківських штамів.

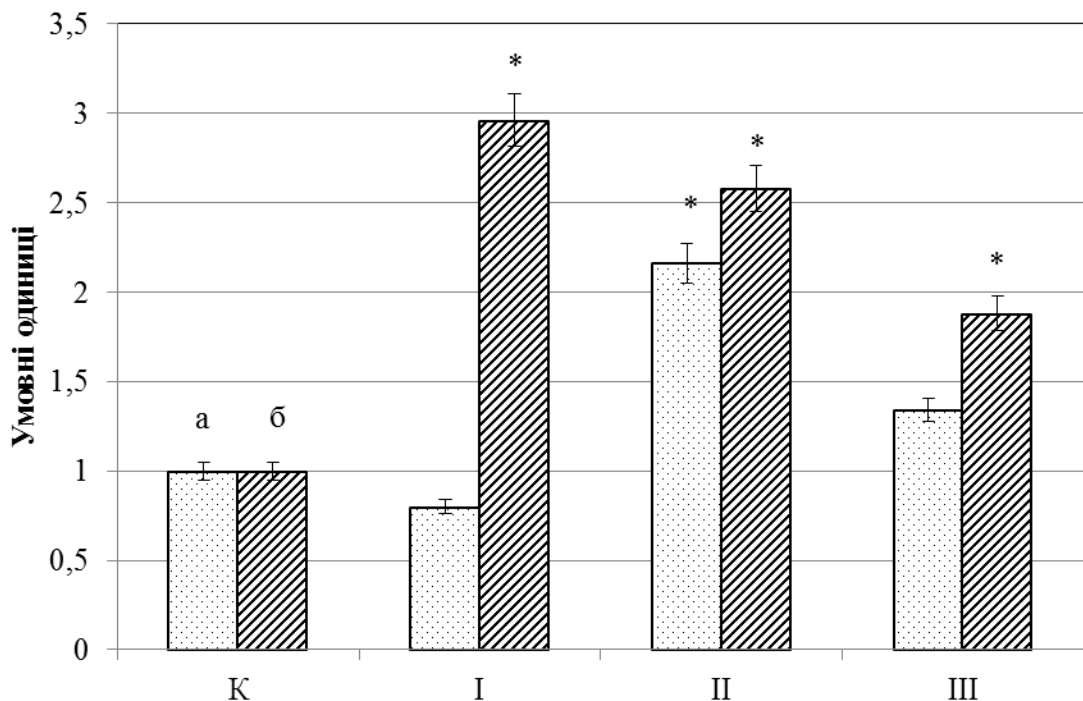


Рис. 4.5. Співвідношення активності пероксидаза/супероксиддисмутаза трьох генерацій штамів *C. cladosporioides* 4061 (а) та *C. cladosporioides* 4 (б), $M \pm m$; $n = 4$

Таким чином, у досліджених генерацій *C. cladosporioides* виявлені зміни в активності антиоксидантних ферментів. Встановлено, що у генерацій контрольного штаму максимальні амплітуди змін у другій генерації, збільшення активності СОД та каталазної та пероксидазної активності. У генерацій штаму з радіоадаптивними властивостями виявлено інший

алгоритм змін – збільшення каталазної активності супроводжується збільшенням пероксидазної активності у трьох генераціях, при цьому практично не виявлено суттєвих змін у каталазній активності. Показано, що крім змін в активності досліджуваних ферментів, виявлені суттєві зміни і в їх співвідношенні. Більша варіабельність у активності досліджуваних ферментів виявлена у генераціях штаму *C. cladosporioides* 4 з радіоадаптивними властивостями.

4.2 Активність антиоксидантних ферментів у пострадіаційних генераціях *Paecilomyces lilacinus*

Було проведено дослідження змін активності комплексу антиоксидантних ферментів у *P. lilacinus* (рис. 4.6 – 4.10).

У генераціях штамів *P. lilacinus* – виду - індикатору високих рівнів радіоактивного забруднення, виявлені відмінності у величині активності СОД (рис. 4.6).

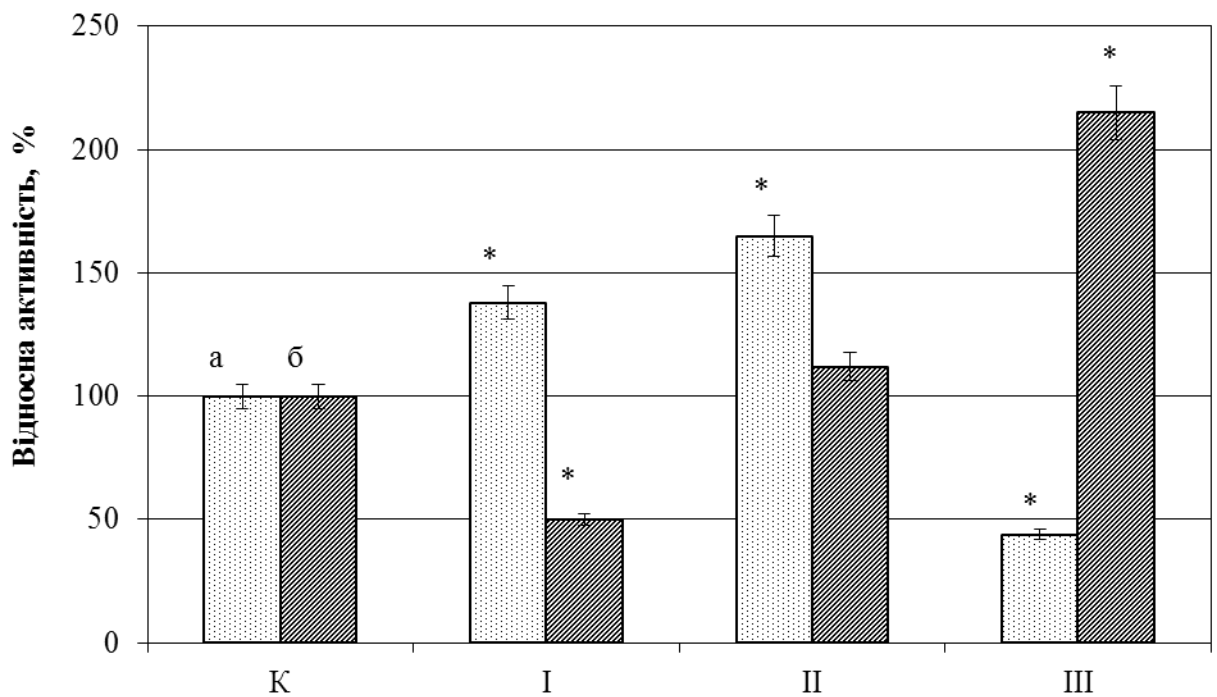


Рис. 4.6. Супероксиддисмутазна активність трьох генерацій штамів *P. lilacinus* 4099 (а) та *P. lilacinus* 1941 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У генерацій контрольного штаму *P. lilacinus* 4099 (виділеного з ґрунту, Феофанія у 2002 р., з потужністю експозиційної дози 12 мкР/год) спостерігали збільшення активності СОД у першій та другій генерації на 40% та 65%, відповідно, та зменшення у третій до 50%. А у генерацій штаму *Raecilomyces lilacinus* 1941 (виділеного з ґрунту «Рудого» лісу» біля ЧАЕС у 1994 р., з потужністю експозиційної дози 1 мР/год) з радіоадаптивними властивостями, навпаки, зменшення активності СОД на 50% у першій генерації, відсутність змін у другій та підвищення до 215% у третій.

Слід зазначити, що виявлено протилежні за направленістю (активація/пригнічення) зміни у активності СОД у генерацій штаму з радіоадаптивними властивостями *P. lilacinus* 1941 та генерацій контрольного штаму *P. lilacinus* 4099.

Виявлені суттєві відмінності каталазної активності у генерацій *P. lilacinus* (рис. 4.7).

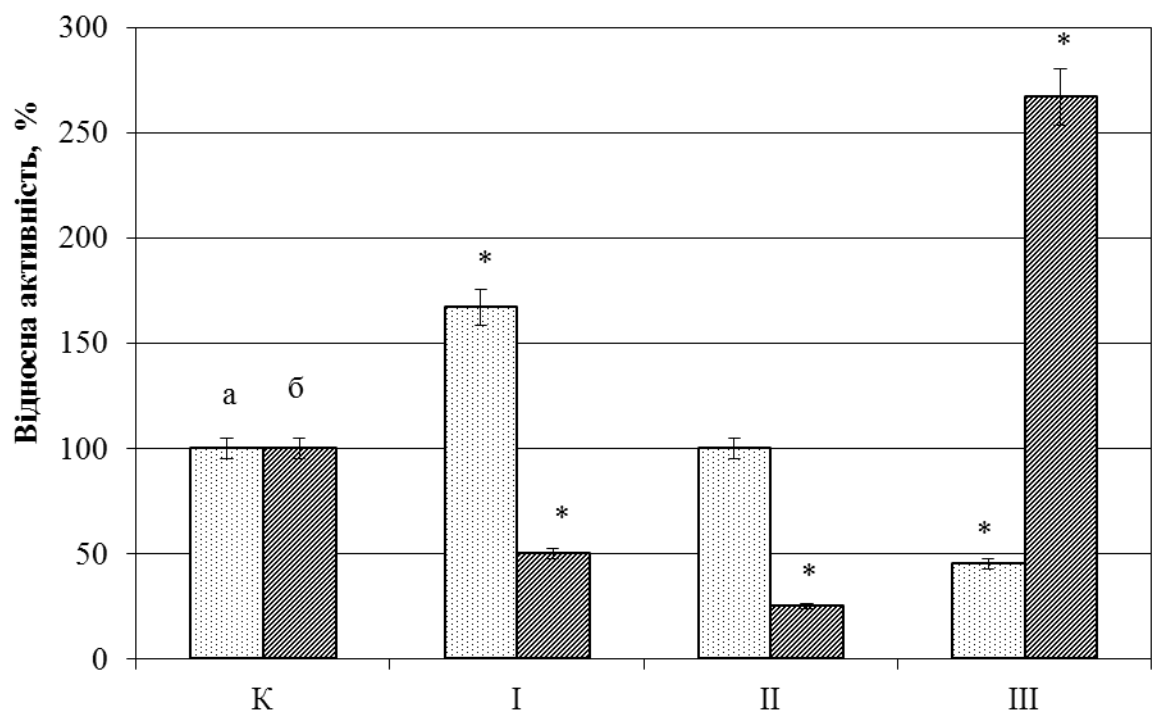


Рис. 4.7. Каталазна активність трьох генерацій штамів *P. lilacinus* 4099 (а) та *P. lilacinus* 1941 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Було встановлено, що у *P. lilacinus* 4099 виявлено збільшення каталазної активності у першій генерації, аналогічно першій генерації у СОД, однакове значення порівняно до неопроміненого контролю у другій генерації, що було протилежним до зростання у другій генерації СОД та зменшення у третьої до 50%, яке було подібним до такого ж 50% зниження у СОД.

На противагу цьому у генераціях *P. lilacinus* 1941, що мав радіоадаптивні властивості, було відмічено зниження каталазної активності у першій та другій генераціях на 50% та 75%, відповідно, яке співпадало із зниженням у першій генерації та відрізнялось у другій генерації із СОД з наступним різким зростанням до 250% у третій, що співпадало із зростаючим характером СОД у третій генерації.

Встановлено, що зміни у каталазній активності, як і в активності СОД, мали протилежну направленість у генерації контрольного штаму *P. lilacinus* 4099 та штаму з радіоадаптивними властивостями. Максимальне зростання активності виявлено у першій генерації контрольного штаму та в третій генерації штаму з радіоадаптивними властивостями *P. lilacinus* 1941.

Що стосується пероксидазної активності, то характер виявлених змін активності у генераціях контрольного штаму і штаму з радіоадаптивними властивостями відрізнявся від змін у генераціях каталазної активності (рис. 4.8).

У контрольного штаму *P. lilacinus* 4099 була виявлена значно більш виражена амплітуда змін активності цього ферменту - збільшення активності у першій генерації до 200% з наступним зниженням у другій генерації до 140% та однаковою порівняно до неопроміненого контролю активністю у третій генерації. Проте у генерації штаму з радіоадаптивними властивостями *P. lilacinus* 1941 було виявлено менш виражені зміни в пероксидазній

активності ніж у генерацій контрольного штаму – які склали 35% (зменшення активності) у першій генерації, були незначними у другій генерації, та були відсутні у третій. Для штамів цього виду, як було встановлено раніше, рівень супероксиддисмутази активності вищий за відомий в літературі для багатьох мікроміцетів [91; 131 – 133; 223].

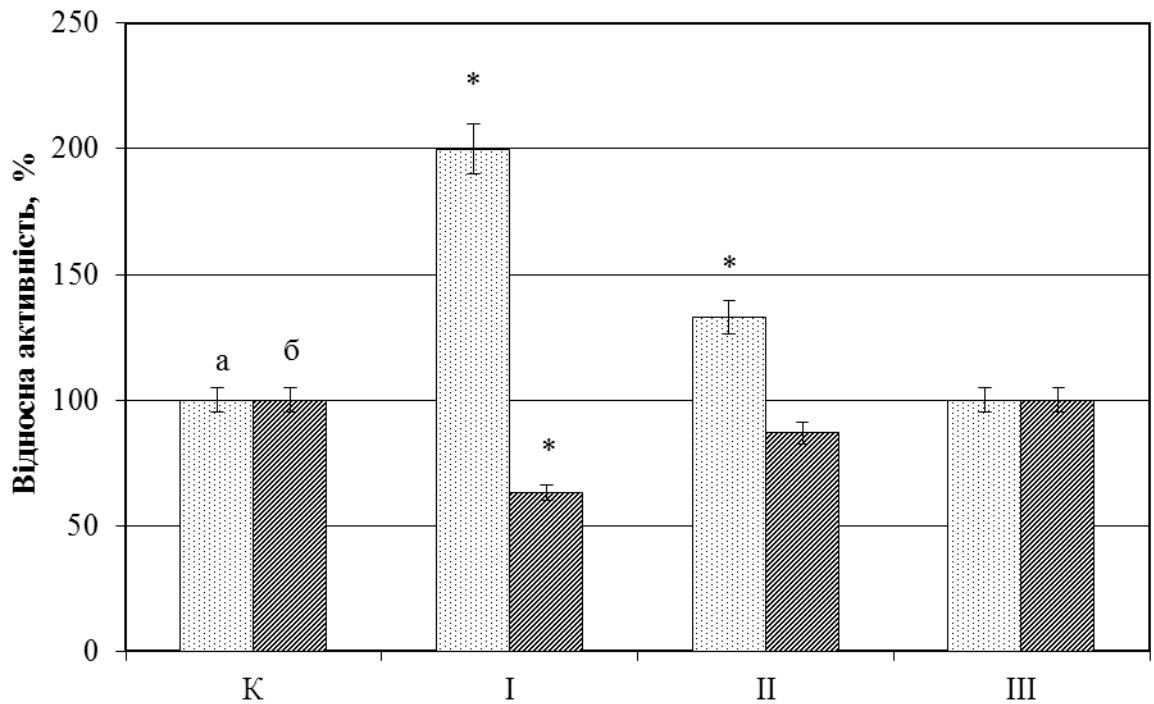


Рис. 4.8. Пероксидазна активність трьох генерацій штамів *P. lilacinus* 4099 (а) та *P. lilacinus* 1941 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Аналіз змін співвідношення активностей пов'язаних між собою ферментів супероксиддисмутази, каталази та пероксидази у досліджених генерацій *P. lilacinus*, свідчив про досить помірні зміни їхньої амплітуди порівняно з такими у генерацій виду *C. cladosporioides* (рис. 4.9).

У співвідношенні активностей каталаза/супероксиддисмутаза було виявлено практично подібний характер у контрольного штаму *P. lilacinus* виділеного на територіях з фоновим рівнем опромінення та штаму з радіоадаптивними властивостями, що був виділений з ґрунту «Рудого лісу»

біля ЧАЕС у 1994 році (рис. 4.9). Близькі порівняно до контрольного значення співвідношення активностей для *P. lilacinus* 4099 та *P. lilacinus* 1941 відповідно у першій генерації, зниження у другій та майже однакова порівняно до контрольного значення співвідношення у третій генерації.

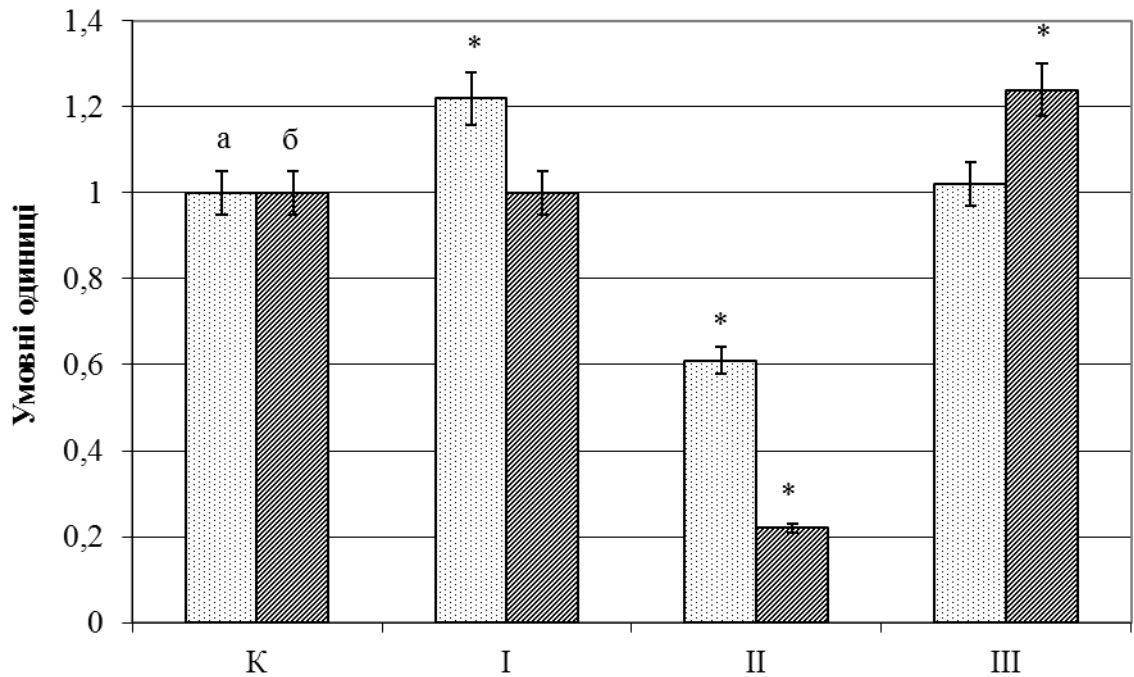


Рис. 4.9. Співвідношення активності каталаза/супероксиддисмутаза трьох генерацій штамів *P. lilacinus* 4099 (а) та *P. lilacinus* 1941 (б), $M \pm m$; $n = 4$, * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Співвідношення активностей пероксидаза/СОД у досліджених першій та другій генераціях обох штамів суттєво не відрізнялись від таких неопромінених штамів (рис. 4.10). Величина його збільшення у другій та зменшення у третій генерації *P. lilacinus* 4099 та *P. lilacinus* 1941 була в діапазоні від 1,45 до 0,8. У третій генерації обох штамів виявлено значне збільшення співвідношення цих активностей до 2,25 та до 4 рази для *P. lilacinus* 4099 та *P. lilacinus* 1941 в порівнянні з їх співвідношенням у контролі.

Звертає на себе увагу той факт, що величина змін у співвідношенні пероксидаза/супероксиддисмутаза значно більш виражена у генераціях контрольного штаму ніж у генераціях штаму з радіоадаптивними властивостями. Зміни співвідношення активностей каталаза/СОД найбільш виражені у другій генерації, а зміни в співвідношенні активностей пероксидаза/СОД - у третій.

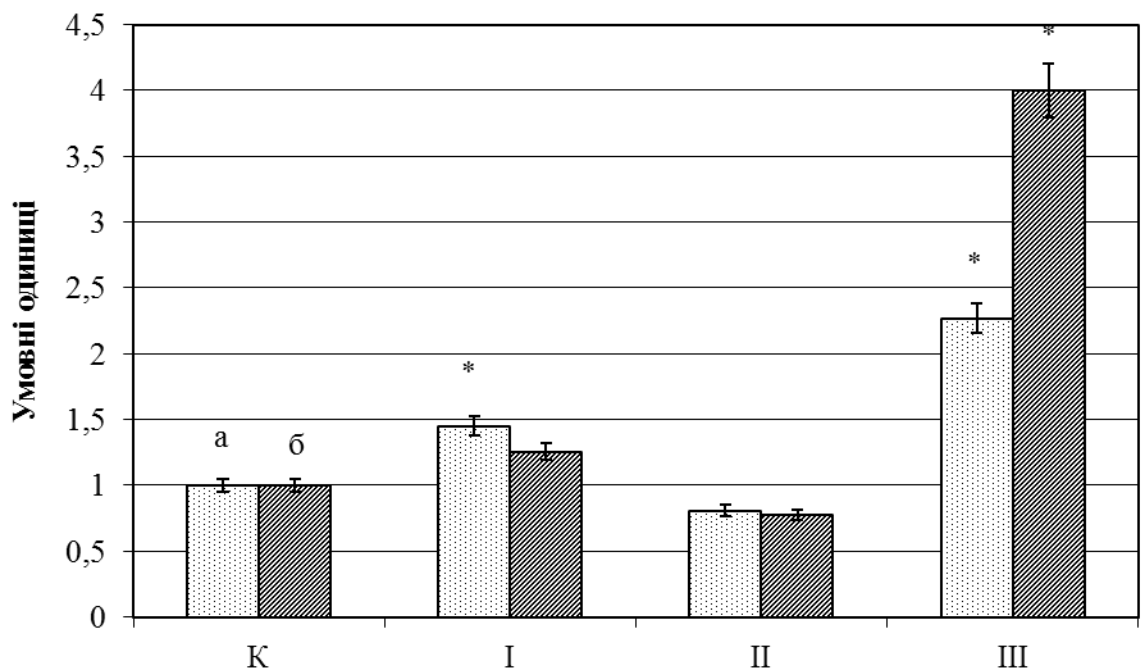


Рис. 4.10. Співвідношення активності пероксидаза/супероксиддисмутаза трьох генерацій штамів *P. lilacinus* 4099 (а) та *P. lilacinus* 1941 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Таким чином, встановлено, що найбільші зміни в активності СОД у *P. lilacinus* виявлені у першій та третій генераціях штаму з радіоадаптивними властивостями та контрольного, при цьому вони мають обернену направленість. Виявлено також різноспрямовані зміни каталазної активності у всіх трьох генераціях обох штамів, найбільш виражені у першій та третій.

Найменші зміни пероксидазної активності, достовірні відмінності виявлені тільки у першій генерації штаму з радіоадаптивними властивостями та контрольного, при цьому вони мають різноспрямований характер. Слід зазначити, що більш виражені зміни у співвідношенні пероксидаза/СОД ніж каталаза/СОД.

4.3 Активність антиоксидантних ферментів у пострадіаційних генераціях *Aspergillus versicolor*

Було проведено дослідження змін активності комплексу антиоксидантних ферментів у *A. versicolor* (рис. 4.11 – 4.15).

Було виявлено значну амплітуду змін у активності СОД у всіх досліджених генераціях штамів *A. versicolor* (рис. 4.11)

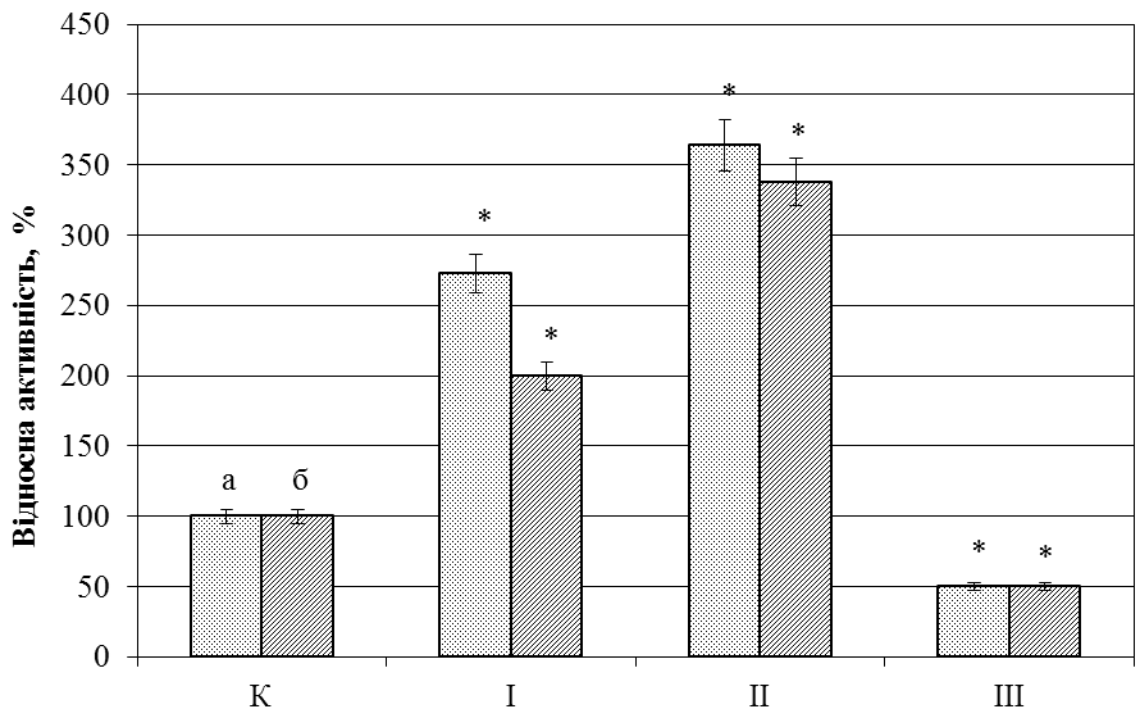


Рис. 4.11. Активність супероксиддисмутази трьох генерацій штамів *A. versicolor* 432 (а) та *A. versicolor* 99 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У першій генерації ферментативна активність зростала до 200% та 270% у *A.versicolor* 99 (виділеного у приміщенні 4-го блоку ЧАЕС у 2003 р., з

потужністю експозиційної дози 70000 мР/год) і *A. versicolor* 432 (виділеного у Варяжських печерах у 1997 р., з потужністю експозиційної дози 12мкР/год), відповідно, а у другій генерації обох штамів зростала до 360 та 340%. При цьому у третій генерації активність даного ферменту різко знижувалася і складала 50%. Тобто спостерігали нелінійну зміну цієї ферментативної активності у генераціях обох батьківських штамів з радіоадаптивними властивостями та контрольного.

Було виявлено різноспрямовані зміни каталазної активності у генераціях контрольного штаму та штаму з радіоадаптивними властивостями (рис. 4.12).

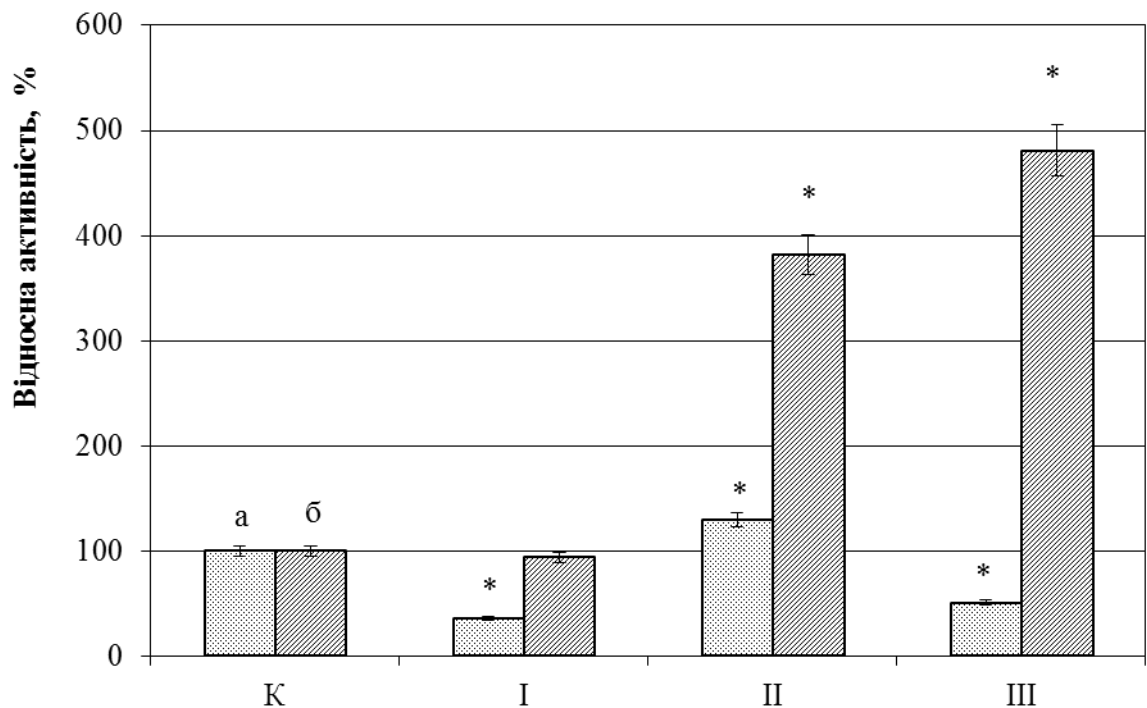


Рис. 4.12. Каталазна активність трьох генерацій штамів *A. versicolor* 432 (а) та *A. versicolor* 99 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У контрольного штаму виявили зниження ферментативної активності у першій та третій генераціях та підвищення у другій. На противагу цьому, у першій генерації штаму з радіоадаптивними властивостями були відсутні зміни у каталазній активності в порівнянні з контролем та виявлено

збільшення ферментативної активності у 3,8 та 4,8 раза у другій та третій генераціях.

Слід зауважити, що зміни в активності СОД та каталази у досліджених генераціях *A. versicolor* здебільшого не співпадають за направленістю. Більша варіабельність змін каталазної активності виявлена у генерації штаму з радіоадаптивними властивостями ніж у генерації контрольного штаму *A. versicolor*.

У досліджених генераціях *A. versicolor* 432 та *A. versicolor* 99 спостерігали однаково спрямовані зміни у пероксидазній активності у генераціях. Суттєве (на 50%) зменшення у першій та третій генерації та значне збільшення у другій генерації контрольного штаму до 240% та до 900% у другій генерації штаму з радіоадаптивними властивостями (рис. 4.13). Слід зазначити, що найбільш відрізняються зміни пероксидазної і каталазної активності у генераціях штаму з радіоадаптивними властивостями.

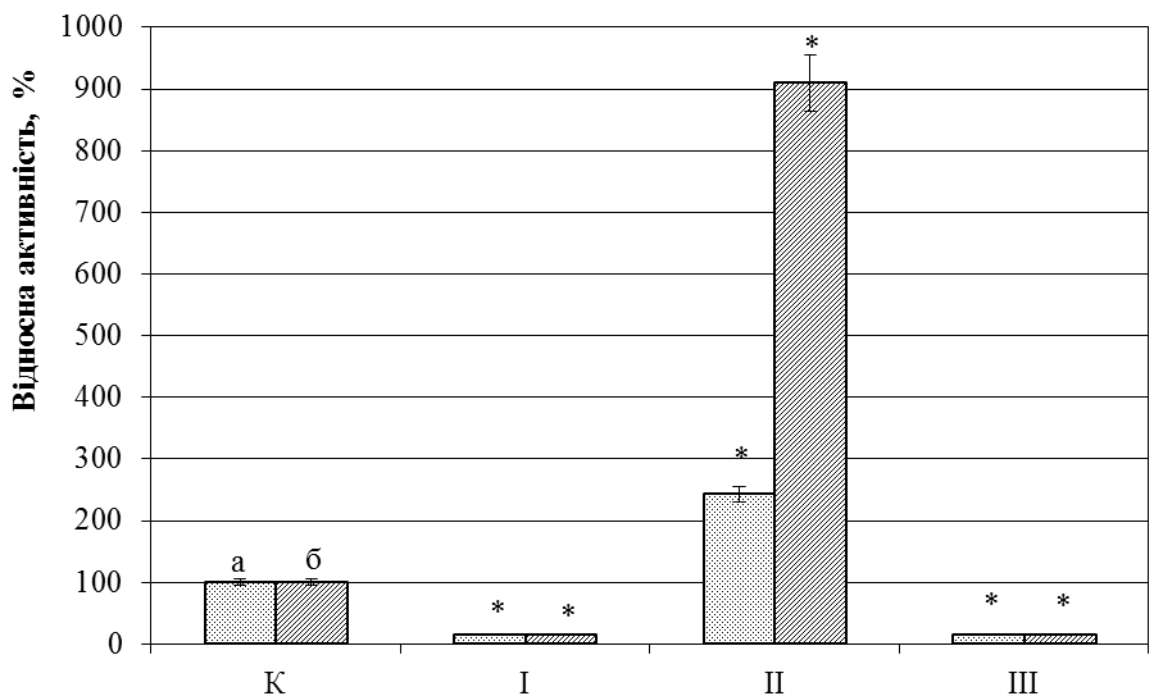


Рис. 4.13. Пероксидазна активність трьох генерацій штамів *A. versicolor* 432 (а) та *A. versicolor* 99 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У досліджених генераціях виявлені суттєві зміни в активності ферментів, викликало цікавість визначення характеру змін співвідношення цих ферментів у генераціях, як контрольного штаму так і штаму з радіоадаптивними властивостями (рис.4.14 – 4.15).

Показано, що характер змін співвідношення активностей каталаза/супероксиддисмутаза у генерацій контрольного штаму та штаму з радіоадаптивними властивостями *A. versicolor* 99 також суттєво відрізняється (рис. 4.14).

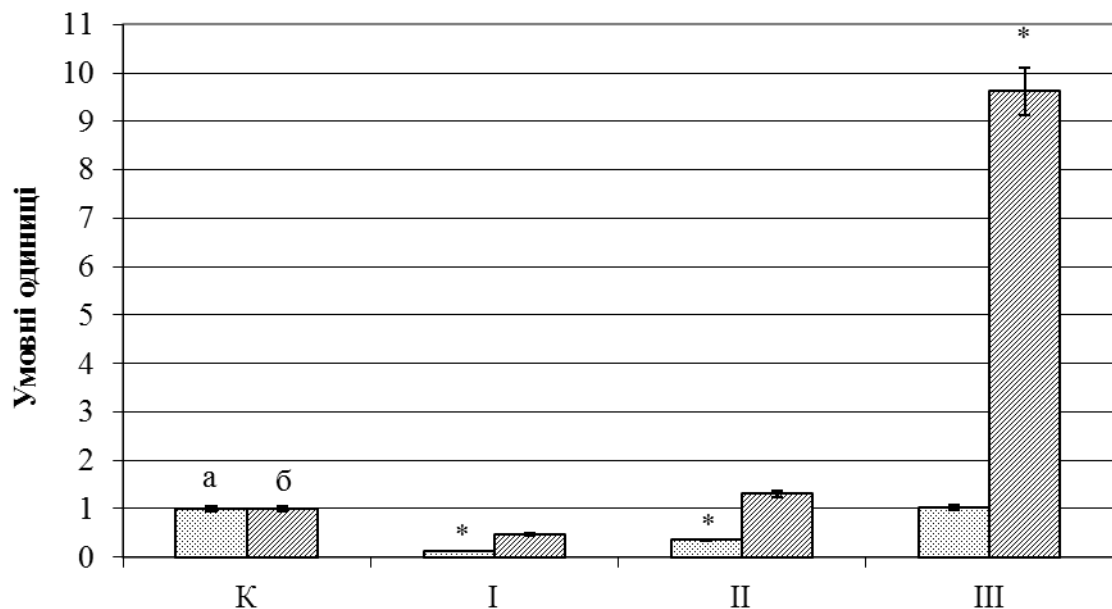


Рис. 4.14. Співвідношення активності каталаза/супероксиддисмутаза трьох генерацій штамів *A. versicolor* 432 (а) та *A. versicolor* 99 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У генерацій *A. versicolor* 432 спостерігали значне (до 0,13) зниження у першій та (до 0,47) у другій генерацій, і повернення до вихідного співвідношення у третій. На противагу цьому лише у першій генерації штаму з радіоадаптивними властивостями *A. versicolor* 99, спостерігали суттєве

зниження співвідношення активностей каталаза/супероксиддисмутаза, в другій – воно дещо перевищувало вихідний рівень, а в третій – суттєво зростала величина співвідношення активностей цих ферментів у 9,5 раза.

Таким чином, нами виявлено на ряду з суттєвими змінами в генераціях в активності цих ферментів значні зміни і в їх співвідношенні.

Зміни співвідношення активностей пероксидаза/супероксиддисмутаза у генерацій контрольного штаму *A. versicolor* 432 і штаму з радіоадаптивними властивостями *A. versicolor* 99 відрізнялись від співвідношення активностей каталаза/супероксиддисмутаза (рис. 4.15).

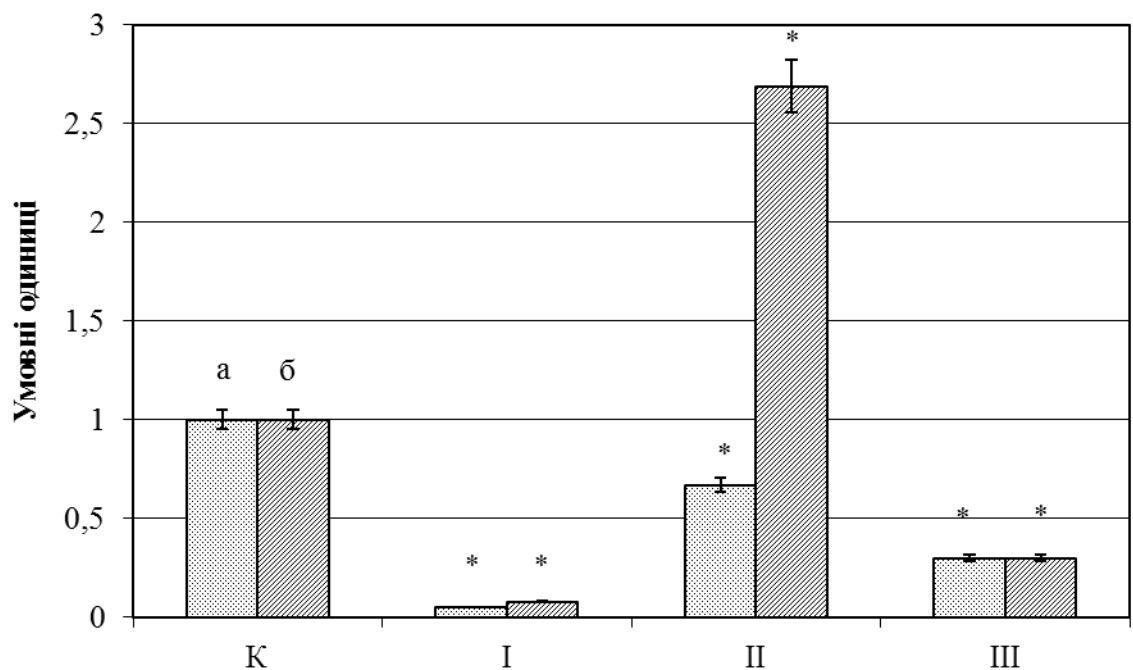


Рис. 4.15. Співвідношення активності пероксидаза/супероксиддисмутаза трьох генерацій штамів *A. versicolor* 432 (а) та *A. versicolor* 99 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У першій та третій генераціях обох штамів спостерігали суттєве зниження співвідношення пероксидаза/супероксиддисмутаза, а в другій

генерації контрольного штаму виявлено зниження співвідношення цих ферментів в той час, як у другій генерації штаму з радіоадаптивними властивостями, навпаки - зростання у 2,7 раза.

Підсумовуючи отримані дані, можна зробити висновок, що найбільш виражені активаційні (гормезисні) зміни виявлені у активності СОД у першої та другої генерацій обох штамів *A. versicolor*. Зміни в каталазній активності більш виражені (350% та 450%) у другій та третій генераціях штаму з радіоадаптивними властивостями. Виявлені найбільш різноспрямовані зміни пероксидазної активності у *A. versicolor*, на відміну від змін активності цього ферменту у генерацій *P. lilacinus* та *C. cladosporioides*, від зменшення на 90% у першій та третій генерацій до активації у другій генерації контрольного штаму до 200% та до 900% штаму з радіоадаптивними властивостями, крім того виявлені суттєві зміни і в співвідношенні активностей антиоксидантних ферментів.

4.4 Активність антиоксидантних ферментів у пострадіаційних генераціях *Hormoconis resinae*

Було проведено дослідження змін активності комплексу антиоксидантних ферментів у генерацій *H. resinae* (рис. 4.16 – 4.20).

Встановлено, що у контрольного штаму 801 (виділений з чорноземного ґрунту біля с. Костянтинівка у 2004 р. з потужністю експозиційної дози 12 мкР/год) активність СОД знижувалась у другій генерації, а у третій – збільшувалась (рис. 4.16). У штаму *H. resinae* 61 (виділений у приміщенні 4-го блоку ЧАЕС в 2001 р., з потужністю експозиційної дози 100 мР/год) активність СОД проявляла нелінійні зміни: знижувалась по відношенню до контролю у першій генерації, поверталась до вихідного рівня у другій та знову знижувалась у третій. Таким чином, звертає на себе увагу той факт, що характер змін активностей цього ферменту у досліджених генерацій мав протилежну направленість.

Збільшення активності СОД у третій генерації контрольного штаму досягли 170%, а у генерацій *H. resinae* 61 з радіоадаптивними властивостями зменшення активності було менш вираженим і не перевищувало 50%.

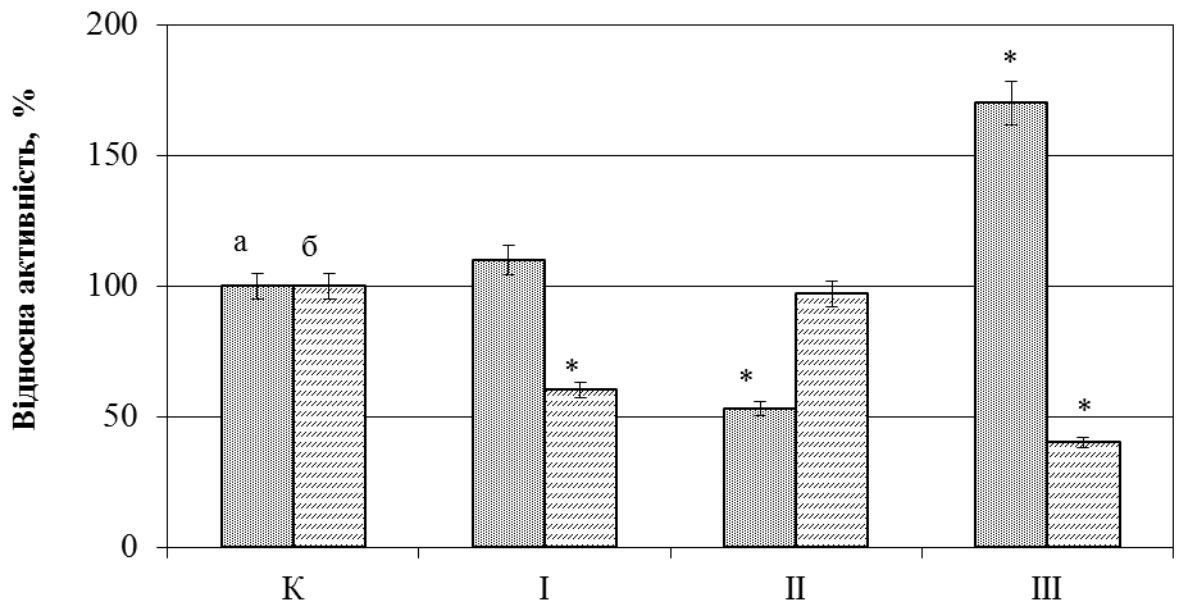


Рис. 4.16. Активність супероксиддисмутази трьох генерацій штамів *H. resinae* 801 (a) та *H. resinae* 61 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Слід зазначити, що в попередніх дослідженнях, при вивченні особливостей росту *H. resinae* на різних етапах онтогенезу в умовах хронічного опромінення, у штамів *H. resinae* 801 – контрольного та *H. resinae* 61 з радіоадаптивними властивостями було виявлено істотне (до 680% та 200%, відповідно) зростання активності СОД в експоненційній фазі росту [328]. При вивченні динаміки зміни активності СОД у опромінених генерацій цього штаму (філогенетичний рівень) виявлено тільки зниження його активності, тобто спостерігаються різні зміни у антиоксидантній системі *H. resinae* на онтогенетичному і філогенетичному рівнях.

При дослідженні каталазної активності, ферменту субстратом для якого є продукт реакції СОД, у генерацій *H. resinae* були виявлені різноспрямовані

зміни активності цього ферменту, більш виражені у трьох генераціях контрольного штаму (рис. 4.17).

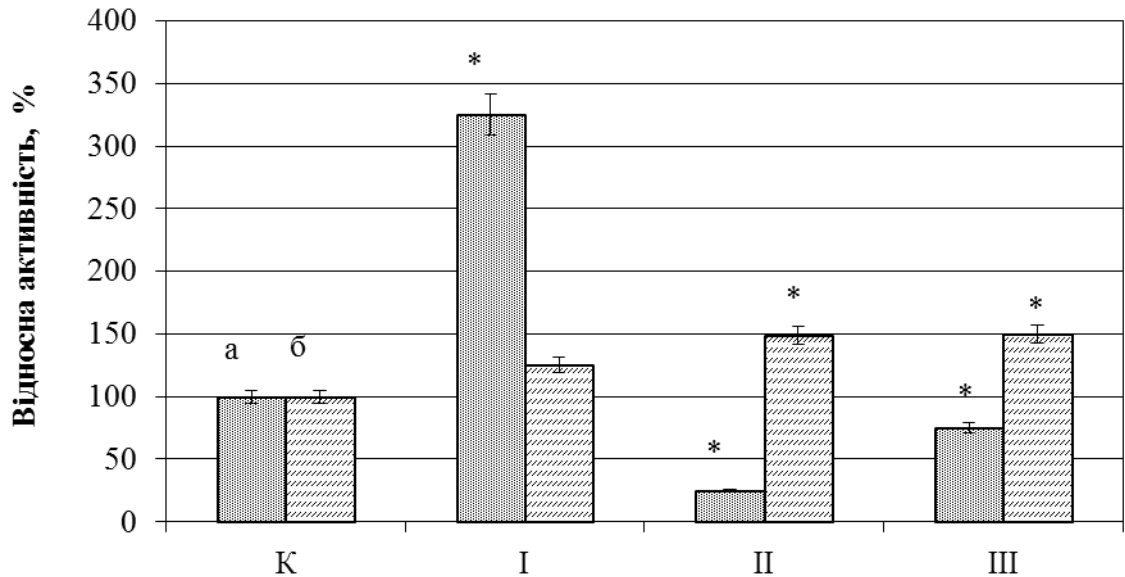


Рис. 4.17. Каталазна активність трьох генерацій штамів *H. resinae* 801 (а) та *H. resinae* 61 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У контрольного штаму *H. resinae* 801 у першій генерації було виявлено збільшення каталазної активності практично до 350% в порівнянні з контролем у першій генерації, зниження у другій генерації і незначний підйом у третій, який однак не досяг контрольного рівня активності ферменту.

В той час, як у генераціях штаму *H. resinae* 61 з радіоадаптивними властивостями спостерігалось монотонне збільшення активності цього ферменту від першої генерації до третьої і досягло показника 150% від вихідного рівня.

Найменші зміни у досліджуваних генераціях контрольного штаму *H. resinae* 801 виявлені у активності пероксидази, які мали не виражений

коливальний характер (рис. 4.18). Зміни активності цього ферменту у генераціях *H. resinae* 801 не перевищували 20%.

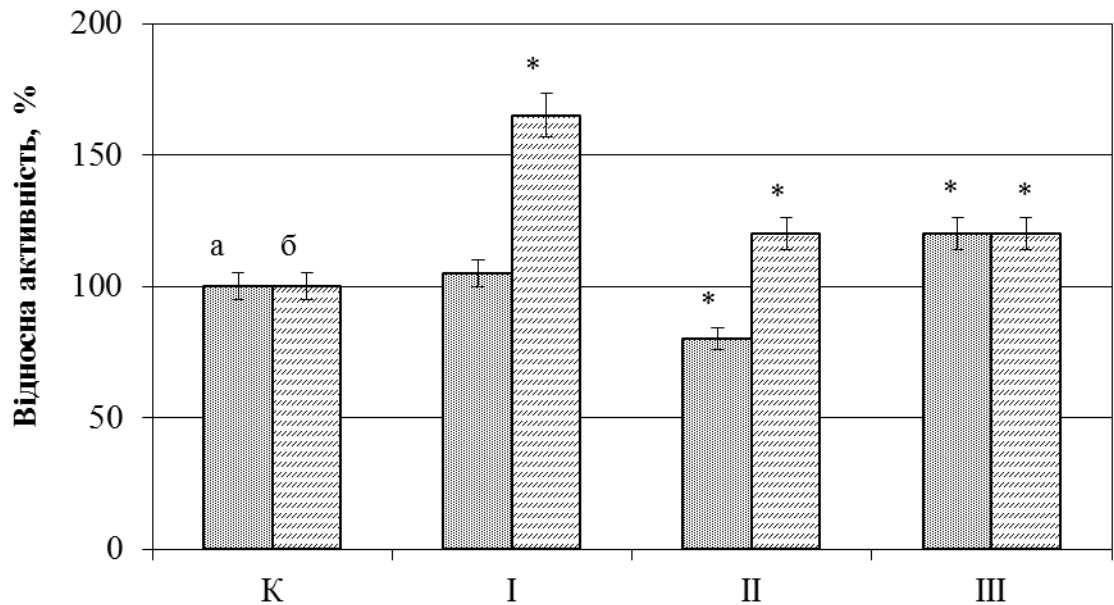


Рис. 4.18. Peroксидазна активність трьох генерацій штамів *H. resinae* 801 (а) та *H. resinae* 61 (б), $M \pm m$; $n = 4$; * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

У генераціях штаму *H. resinae* 61 з радіоадаптивними властивостями виявлено підвищення пероксидазної активності, при цьому найбільш виражене у першій генерації, і яке складає відповідно 170%.

При дослідженні співвідношення активностей каталаза/супероксиддисмутаза у контрольного штаму було виявлено збільшення цього співвідношення у першій генерації у 3 рази з наступним зниженням у другій та третій генерації, що відрізнялось від змін у генераціях штаму з радіоадаптивними властивостями – збільшення у 2 рази у першій генерації, невелике зниження у другій та збільшення у 3,5 раза у третій (рис. 4.19).

При вивченні співвідношення активностей пероксидаза/супероксиддисмутаза у досліджуваних штамів були виявлені дещо інший характер змін (рис. 4.20).

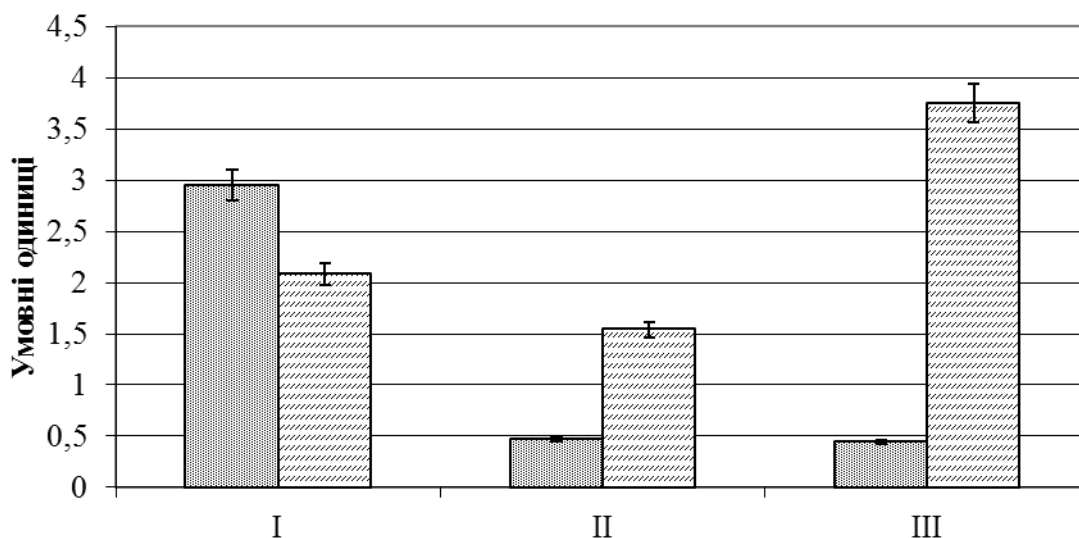


Рис. 4.19. Співвідношення активності каталаза/супероксиддисмутаза трьох генерацій штамів *H. resinae* 801 (а) та *H. resinae* 61 (б), $M \pm m$; $n = 4$, * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

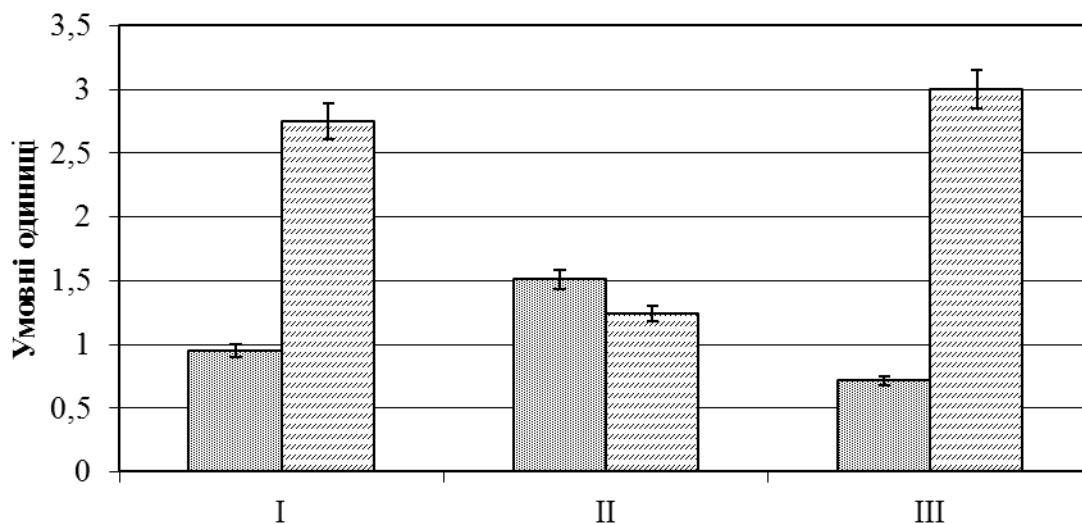


Рис. 4.20. Співвідношення активності пероксидаза/супероксиддисмутаза трьох генерацій штамів *H. resinae* 801 (а) та *H. resinae* 61 (б), $M \pm m$; $n = 4$, * - позначено статистично достовірні відмінності по відношенню до контролю ($p < 0,05$)

Відсутність змін співвідношення пероксидаза/супероксиддисмутаза у першій генерації, збільшення у 1,5 раза у другій та зниження у третій у контрольного штаму. Отримані дані відрізнялися від змін у генерацій штаму з радіоадаптивними властивостями, а саме: збільшення у 2,5 раза у першій генерації, повернення до контрольного рівня у другій з наступним зростанням у 3 рази у третій (рис. 4.20).

Таким чином, за дії хронічного опромінення виявлена суттєва мінливість біохімічних показників досліджуваних генерацій грибів, а саме активності основних ферментів антиоксидантного захисту. При цьому встановлено, що переважали гормезисні ефекти, тобто стимуляція активності досліджуваних ферментів, яка збільшувалась у певних видів у кілька разів, що може бути пов'язане зі збудженим станом молекул та їх систем за дії малих доз іонізуючого опромінення. Отримані результати добре пояснюються тим фактом, що при взаємодії гама випромінювання з грибами основними процесами є фотоефект та комптонівське розсіювання гама квантів, саме ці процеси, на наш погляд, відіграють ключову роль у радіостимуляції ростових та фізіолого-біохімічних процесів у мікроміцетів.

В літературі відомі факти щодо активного впливу на біохімічні показники грибів неіонізуючого опромінення та світла, які призводять до стану збудження молекул. Так, виявлено факт фотоіндукованого збільшення активності ферментів, які задіяні у деструкції клітинної стінки рослин у *Trichoderma reesei* та встановлено взаємозв'язок такого впливу та використаних різних джерел живлення [323]. За дії голубого світла виявлено стимуляцію глюкоамілазної активності міцелію *Aspergillus niger* більш ніж у 2,5 раза, порівняно з тим що культивували у темряві [333; 346]. При культивуванні в умовах освітлення у культури *P. blakesleanus* виявлено більш високий рівень активності алкогольдегідрогенази [206].

Гриби є одними з найбільш промислово важливих організмів, які використовуються в даний час в рамках різноманітних біотехнологій.

Було вивчено вплив різних джерел світла на функціонування ферментів антиоксидантного захисту та неферментативної складової антиоксидантної системи меланінових пігментів у ряду макроміцетів з метою застосування у біотехнологічних процесах [297]

Було встановлено, що застосування як низько інтенсивного іонізуючого випромінювання так і лазерного випромінювання низької інтенсивності (0,15-3,00 мВт/см²) при глибинному культивування макроміцета (*Inonotus obliquus*) і мікроміцетів (*Cladosporium cladosporioides* і *Aspergillus versicolor*) призводить до збільшення синтезу меланінових пігментів у цих грибів [329].

Встановлено, що червоне когерентне світло збільшувало активність внутрішньоклітинної пероксидази у 15 – 20 разів. Опромінення *I. obliquus* когерентним світлом, як у синьому, так і у червоному діапазонах довжин хвиль збільшувало активність позаклітинної каталази у 30 разів по відношенню до контролю [297].

На сьогоднішній день, незважаючи на те, що мікробна компонента ґрунту відіграє величезну роль у мінералізації та переведенні радіонуклідів у іонообмінні форми, які надалі включаються у трофічні ланцюги, у літературі відсутні дані щодо вивчення фізіолого-біохімічних та генетичних змін у пострадіаційних генераціях грибів. Проте накопичено дані щодо фізіолого-біохімічних змін у популяціях інших представників біоти, які знаходились в умовах хронічного опромінення у природних та штучних умовах.

Встановлено, що у опроміненіх популяцій індукується нестабільність геному, яка супроводжується підвищеним рівнем генетичної мінливості [55 – 58; 82; 83; 88; 257] і призводить до змін рівня пристосованості експериментальних популяцій дрозофіл, що проявляється в зниженні чисельності, підвищенні плодючості, адаптивний ефект до хронічного низькоінтенсивного опромінення проявляється на молекулярному, а не на організменому рівні [142].

Виявлена неспецифічна адаптація природних популяцій *Drosophila melanogaster* з населених пунктів Ветка та Светиловичі Гомельської обл., які більш адаптовані, ніж контрольна популяція з Березинського заповідника, не тільки до дії іонізуючої радіації, а й до хімічних мутагенів [97]. Показано, що після культивування в лабораторних умовах у продовж шести-восьми поколінь без радіаційного навантаження в популяціях із забруднених радіонуклідами районів адаптація до опромінення зберігалась.

При вивченні вибірки з природних популяцій дрібних ссавців, що упродовж більш ніж 120 поколінь існують на забруднених радіонуклідами поставарійних територіях Східно-Уральського радіоактивного сліду, авторами була встановлена стрес-реалізуюча стратегія фізіологічної адаптації малої лісової миші (*Apodemus (S.) uralensis* Pall., 1811), домінуючого виду в фауні дрібних гризунів [18; 100]. Показано, що більш висока концентрація продуктів перекисного окиснення ліпідів (МДА) при низькому рівні активності каталази призводила до порушень компактності структури ліпопротеїдних комплексів біомембран і підвищенню їхньої проникності.

Показано, що хронічний радіаційний вплив в діапазоні потужностей доз 7 - 130 мГр/рік можна розглядати як екологічний фактор, який здатен змінювати генетичну структуру популяцій сосни звичайної [24]. При дослідженні активності ферментів супероксиддисмутази, каталази та пероксидази в популяціях сосни звичайної з забруднених радіонуклідами районів Брянської області, де потужність дози на експериментальних ділянках варіювала від 7 до 130 мГр/рік, було встановлено, що активність супероксиддисмутази та каталази не залежала від впливу радіації в дослідженому діапазоні, а активність пероксидази знижувалась на ділянках з потужністю дози понад 130 мГр/рік [24; 25].

Виявлена підвищена ефективність роботи антиоксидантних систем у рослин, що ростуть на радіоактивно забруднених територіях, що свідчить що одним з радіопротекторних механізмів за дії хронічного опромінення низької інтенсивності є активація антиоксидантної системи [1].

Встановлена позитивна кореляція між активністю СОД і виживаністю насінного потомства вільхи чагарникової залежно від підвищеного природного радіаційного фону зростання материнських рослин, що може розглядатися як один з механізмів адаптації цього виду до хронічного радіаційного стресу. Показано, що тривале існування материнських рослин вільхи чагарникової при потужності експозиційної дози β -випромінювання від 18,2 до 25,0 пКл/(кг*с) викликало підвищення варіабельності коефіцієнтів репарації і антиоксидантного захисту насінного потомства, що може свідчити про адаптивні зміни, які у поєднанні з підвищеним сумарним вмістом низькомолекулярних антиоксидантів і інтенсивністю процесів репарації ДНК в клітках і явилися сприятливим чинником для формування радіоадаптивної відповіді до гострого опромінення [89; 110].

Таким чином, нами вперше отримані дані щодо характеру змін активності ферментів антиоксидантного захисту у трьох генерацій вихідних батьківських штамів з радіоадаптивними властивостями та контрольних чотирьох видів мікроміцетів, що відрізнялись за рівнем пігментації та величиною експозиційної дози у біотопах, з яких були виділені.

Слід зазначити, що у всіх досліджених видів, виявлені відмінності у зміні активності ферментів антиоксидантного захисту у генерацій батьківських штамів з радіоадаптивними властивостями та контрольних.

Активність супероксиддисмутази відрізнялась у генерацій різних видів та мала всі варіанти змін, а саме:

- 1) суттєве збільшення, найбільш виражене у *A. versicolor* (в 2-3,5 раза у першій та другій генераціях);
- 2) відсутність змін у генераціях контрольного штаму та активацію у всіх генераціях в 1,2 – 1,8 раза у *C. cladosporioides* з радіоадаптивними властивостями;
- 3) нелінійні зміни активності з активації до пригнічення в діапазоні від -50% до 200% у *P. lilacinus* та *H. resinae*.

Незважаючи на те, що продуктом реакції, що каталізує СОД є субстрат для каталази, зміни у каталазній активності у генераціях досліджених видів не були подібними до змін в активності СОД.

Досліджені види можна розташувати у порядку зниження амплітуди змін у каталазній активності у генераціях наступним чином: *A. versicolor* (до 450%), *H. resinae* (до 310%), *P. lilacinus* (260%), *C. cladosporioides* (250%). Більша амплітуда змін порівняно з каталазою активністю виявлена у пероксидазній активності у генераціях досліджених видів. За величиною зменшення амплітуди змін пероксидазної активності у генераціях досліджених видів можна розташувати наступним чином: найбільша варіабельність змін у *A. versicolor* (від 10% до 900%), стабільне підвищення у генераціях штаму з радіоадаптивними властивостями *C. cladosporioides* (до 360%), *P. lilacinus* (200%), *H. resinae* (до 160%).

Крім визначення змін ферментативної активності, нами було проведено аналіз змін співвідношення їхньої активності, виходячи з того, що функціонування цих ферментів антиоксидантного захисту взаємопов'язано. Найбільша варіабельність у співвідношенні каталаза/супероксиддисмутаза виявлено у генерацій *A. versicolor* (від 0,2 до 9), на другому місці *H. resinae* (від 0,5 до 3,7), третє місце посідає *C. cladosporioides* (від 0,5 до 2) та *P. lilacinus* (від 0,2 до 1,2).

Дещо менша варіабельність виявлена у співвідношенні пероксидаза/супероксиддисмутаза у генерацій досліджених видів і за зменшенням величини ефекту вони розташовані таким чином: *P. lilacinus* (від 0,8 до 4,2), *C. cladosporioides* (від 0,7 до 3), *H. resinae* (від 0,7 до 3), *A. versicolor* (від 0,2 до 2,7).

Аналіз отриманих даних свідчить про значні зміни у функціонуванні антиоксидантної системи у генерацій досліджених видів мікроміцетів, ці зміни мають не однаковий, у багатьох випадках нелінійний характер.

У кожного з досліджених видів є особливості в функціонуванні антиоксидантної системи, при цьому генераціям притаманна значна

варіабельність як у змінах ферментативної активності, так і співвідношеннях дії взаємопов'язаних ферментів, тобто за дії хронічного опромінення у генераціях досліджених грибів реакції-відповіді проявляються не тільки в певних змінах їх антиоксидантних ферментів, а і у варіабельності усієї антиоксидантної системи в цілому.

Таким чином, встановлено, що не існує універсальних механізмів адаптації у пострадіаційних генераціях досліджуваних мікроміцетів, а вони є унікальними для кожного окремого виду, при цьому виявлено певні ознаки наслідування адаптаційних властивостей у пострадіаційних генераціях мікроміцетів та встановлено, що зміни на внутрішньоклітинному рівні більш виражені у генерацій штамів з радіоадаптивними властивостями.

РОЗДІЛ 5

ЗДАТНІСТЬ *C. CLADOSPORIOIDES* ПЕРЕВОДИТИ РАДІОНУКЛІДИ, ЯКІ ВХОДЯТЬ ДО СКЛАДУ ПАЛИВНИХ ЧАСТИНОК, У БІОЛОГІЧНО ДОСТУПНУ ФОРМУ

В наших дослідженнях, як вже відзначалось, було проведено модифікацію попередньо створеної модельної установки, а саме: здійснено поточний відбір зразків ґрунту та аналіз активності радіонуклідів в них. Отримані дані (наведені в розділі 2) свідчили, що у ґрунті відбуваються суттєві зміни якісного складу радіонуклідів ґрунту, відібраного для попередніх досліджень, зокрема змінилось співвідношення ^{137}Cs та ^{90}Sr (дорівнює 1,4), збільшилась частка певних радіонуклідів, зокрема ^{241}Am [61; 84].

Останнім часом накопичуються дані щодо того, що вертикальна міграція ^{241}Am в ґрунті суттєво перевищує розрахункові величини, які базувалися на його фізико-хімічних властивостях [10; 11; 53; 84]. Було зроблено припущення, що такі зміни у швидкості міграції цього радіонукліду відбуваються за участі ґрунтових мікроміцетів, які сприяють переведенню ^{241}Am та ^{137}Cs , які входять до складу паливних «гарячих частинок» у рухливі іонообмінні форми. Це припущення базується на літературних даних, щодо здатності ряду видів мікроміцетів, зокрема, *C. cladosporioides* до деструкції паливних частинок різного радіонуклідного складу, що призводило до «розпушування» останніх і подальшого переведення частини радіонуклідів у біологічно доступну форму. При цьому, у окремих видів мікроміцетів виявлена здатність акумулювати ^{137}Cs та ^{152}Eu [49; 50; 342].

Проте в літературі відсутні дані щодо здатності мікроміцетів накопичувати ^{241}Am , який знаходиться у нерозчинній формі, зокрема, у складі паливних «гарячих частинок» чорнобильського походження.

Завданням цієї частини досліджень було вивчення здатності *C. cladosporioides* 4061 переводити радіонукліди, які входять до складу

паливних «гарячих частинок» з високою питомою активністю у біологічно доступну форму та накопичувати їх у біомасі мікроріцета.

Для проведення досліджень щодо здатності мікроріцета до мінералізації паливних «гарячих частинок» співробітниками Інституту ядерних досліджень (групи, що очолює проф. В.О. Желтоножський), було відібрано дві паливні «гарячі» частинки, яким дали назви SL-15 та SL-4.

На першому етапі роботи було проведено дослідження якісного складу радіонуклідів кожної з цих частинок та визначено їх активності (рис. 5.1 – 5.4). Виходячи з отриманих спектрів були проведені розрахунки абсолютної активності елементів частинки SL-15, що входили до її складу, а саме ^{241}Am , ^{137}Cs та ^{90}Sr .

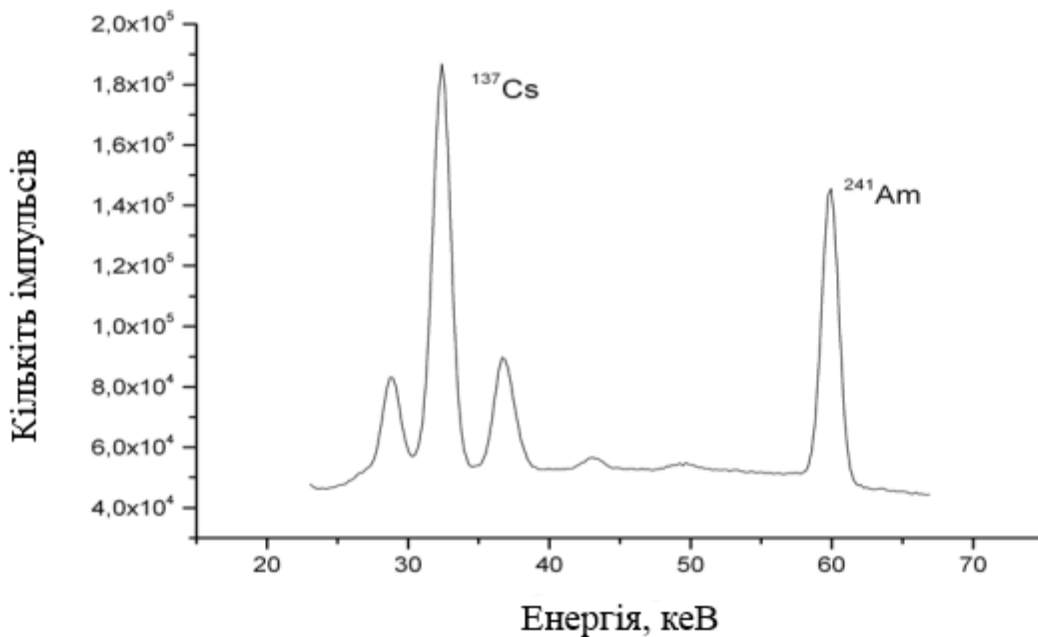


Рис. 5.1. Фрагмент спектру «гарячої частинки» SL-15 на напівпровідниковому спектрометрі

Було визначено за розрахунками, які враховували час виміру, коефіцієнти ефективності та виходу певних радіонуклідів, що в частинці SL-15 абсолютна активність для ^{241}Am складала 364 Бк, а для ^{137}Cs – 3420 Бк, тобто у складі цієї частинки активність ^{137}Cs майже на порядок вища за активність ^{241}Am .

Відсотковий склад активності окремих радіонуклідів у паливній «гарячій частинці» SL-15 наведено на рис.5.2.

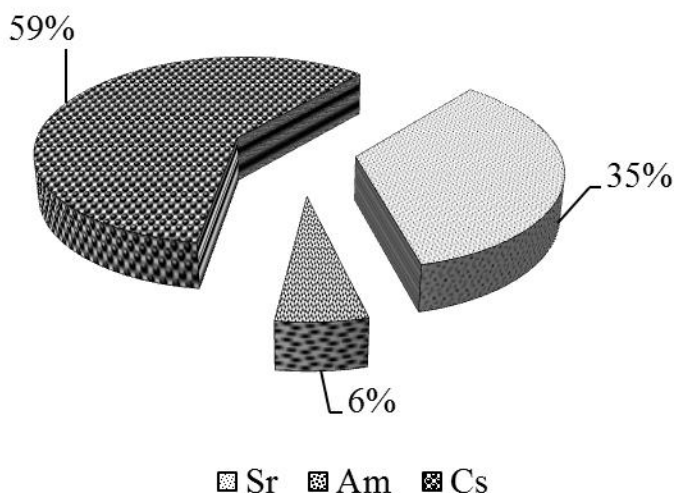


Рис. 5.2 Відсотковий склад активності окремих радіонуклідів у паливній частинці SL-15

При проведенні спектрального аналізу другої частинки SL-4 виявлено дещо інше співвідношення активності ^{241}Am та ^{137}Cs (рис. 5.3).

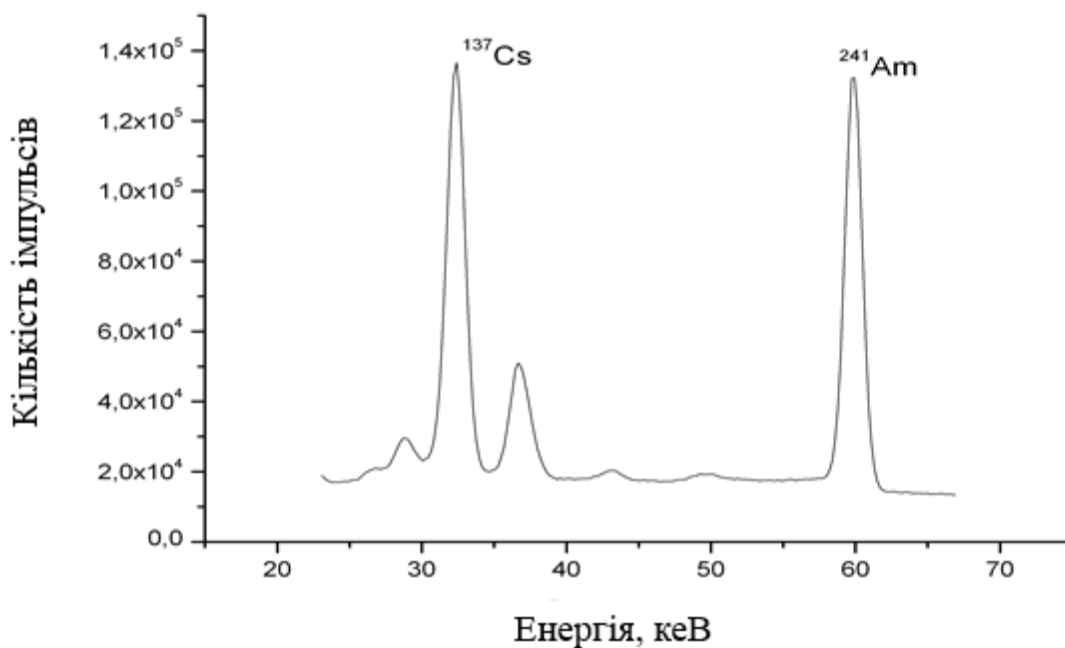


Рис. 5.3. Фрагмент спектру паливної «гарячої частинки» SL-4 на напівпровідниковому спектрометрі

За розрахунками було визначено, що у цій «гарячій частинці» активність ^{241}Am складала 908 Бк, а ^{137}Cs – 6590 Бк. Відсотковий склад активності окремих радіонуклідів у «гарячій частинці» SL-4 наведено на рис.5.4.

Таким чином, загальна активність «гарячої частинки» SL-4 майже вдвічі вища за таку «гарячої частинки» SL-15. При цьому співвідношення ^{241}Am та ^{137}Cs в них було подібним, у SL-4 питома активність ^{137}Cs вище за таку ^{241}Am приблизно у 7 разів, а у SL-15 майже у 10 разів, тобто у обох цих паливних частинках активність ^{137}Cs майже на порядок вища за таку ^{241}Am .

Дослідження були проведені у двох варіантах досліду, які відрізнялись розташуванням «гарячої частинки» у середовищі культивування.

«Гаряча частинка» SL-4 була розміщена у на спеціальній підложці, яка дозволила їй упродовж всього експерименту знаходитись на поверхні середовища. «Гаряча частинка» SL-15 відразу при внесенні у колбу занурилась на дно, де вона знаходилась упродовж всього експерименту (рис. 5.5.).

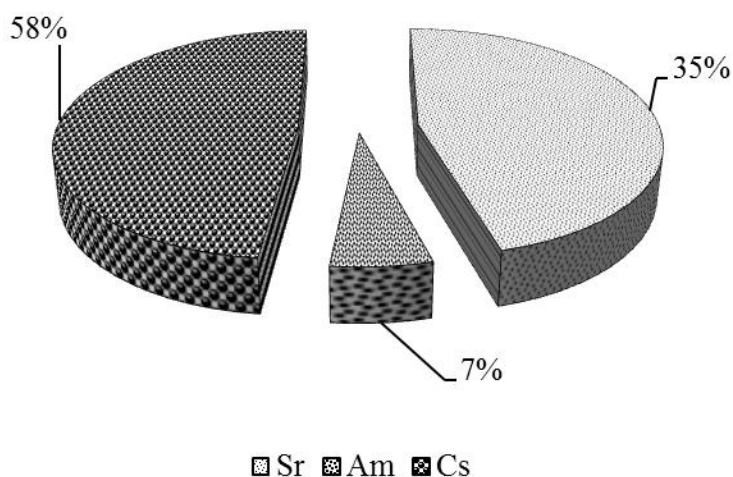


Рис. 5.4. Відсотковий склад окремих радіонуклідів у паливній «гарячій частинці» SL-4

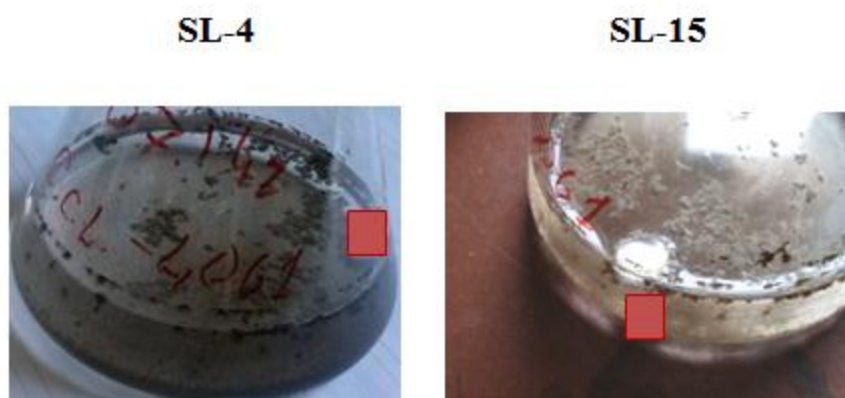


Рис. 5.5 – Культивування *C. cladosporioides* 4061 на різкому середовищі Чапека з різним розміщенням «гарячих частинок» SL-4 (поверхневе) SL-15 (занурене, розташована на дні)

Ми зробили припущення, що мікроміцети здатні переводити радіонукліди з «гарячих частинок» у біологічно доступну форму, яка може знаходитися чи в культуральній рідині чи в біомасі грибів. Для перевірки цього припущення провели дослідження активності культуральної рідини та виявили незначну кількість ^{137}Cs , при цьому не було виявлено достовірного переходу радіонуклідів ^{241}Am у рідину, як при дослідженнях, що проведені з зануреною у рідину частинкою, так і з поверхнево розташованою частинкою. Дані приведені на прикладі поверхнево розташованої частинки SL-15 (рис. 5.6).

При дослідженні β -спектрів культуральної рідини також не виявлено переходу ^{90}Sr у рідку фазу як за поверхневого, так і зануреного розташування «гарячих частинок».

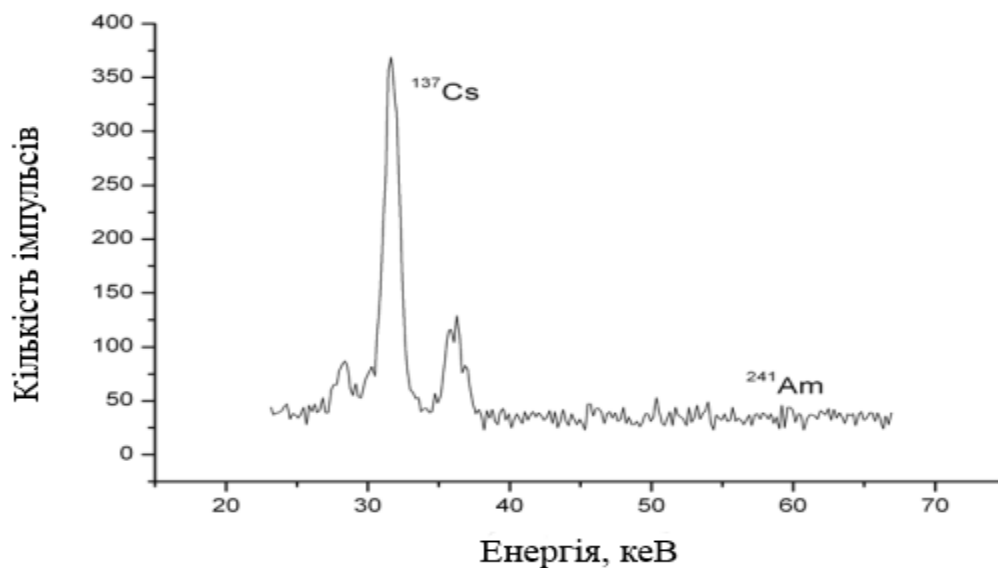


Рис. 5.6. – Фрагмент γ -спектру культуральної рідини після культивування з «гарячою частинкою» SL-15.

Наступним етапом було дослідження активності радіонуклідів у біомасі мікроміцету, яка накопичилась при культивуванні *C. cladosporioides* 4061 з «гарячою частинкою» SL-15 (рис. 5.7.).

У грибній біомасі за рахунок акумуляції біологічно доступних радіонуклідів, які потрапили з «гарячої частинки» SL-15, була визначена розрахункова активність окремих радіонуклідів, яка складала для ^{241}Am - 0,165 Бк та для ^{137}Cs - 0,465 Бк, відповідно.

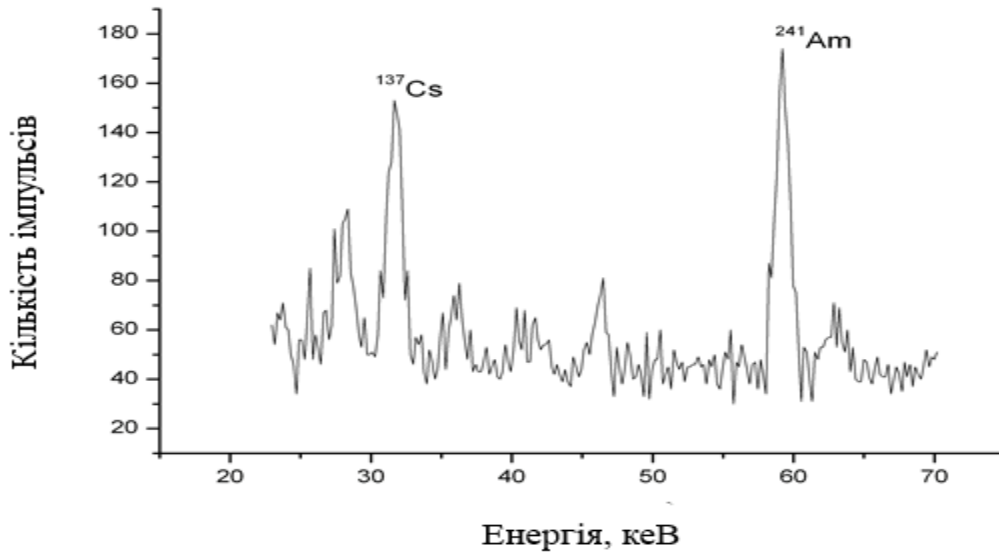


Рис. 5.7. – Фрагмент спектру активності біомаси, яка накопичилась при культивуванні *C. cladosporioides* 4 з «гарячою частинкою» SL-15.

Було досліджено активність біомаси, яка накопичилась при культивуванні *C. cladosporioides* 4061 з «гарячою частинкою» SL-4 (рис. 5.8.).

Активність ^{241}Am в біомасі складала 0,36 Бк, а ^{137}Cs – 1,8 Бк.

При аналізі β -спектрів не було виявлено достовірного накопичення ^{90}Sr в біомасі досліджуваного мікроміцета.

Були виявлені суттєві різниці у накопиченні біомаси, яка залежала від положення у середовищі культивування «гарячої частинки».

При поверхневому розташуванні «гарячої частинки» у колбі вага абсолютно сухої біомаси *C. cladosporioides* 4061 складала 15,69 мг, а при зануреному – 7,62мг, тобто поверхнєве розташування частинки, за якого мікроміцет зазнавав трьох типів випромінювання (α , β , γ) призводило до більш активного росту *C. cladosporioides* 4061.

Проте цей факт потребує подальшого вивчення.

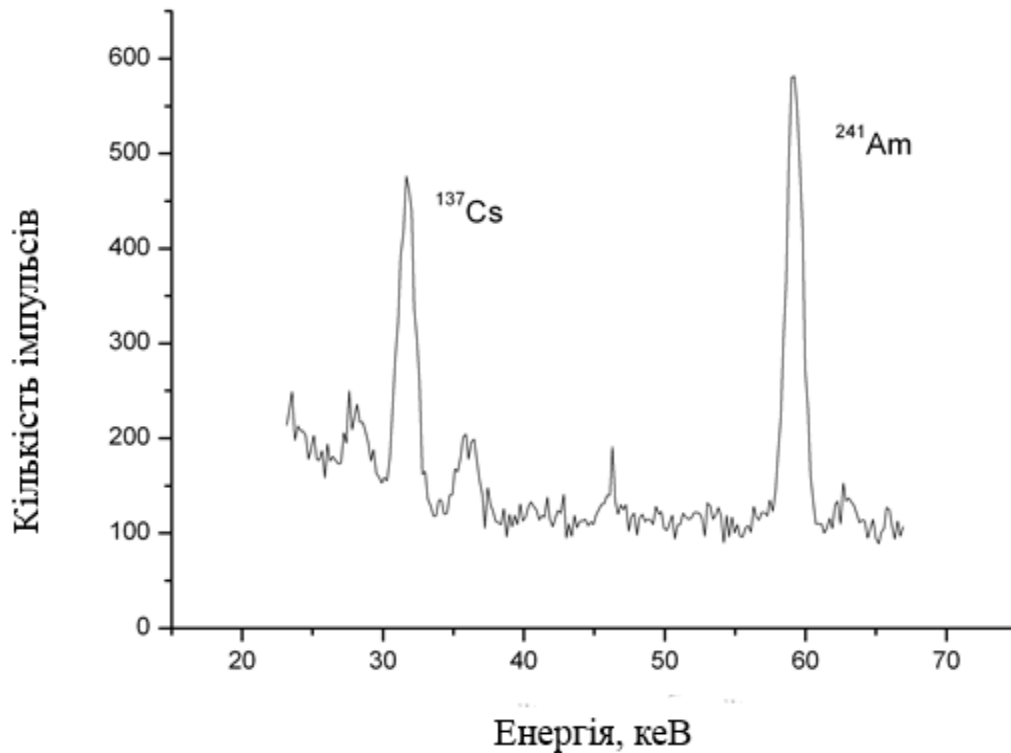


Рис. 5.8. – Фрагмент γ -спектру біомаси *C. cladosporioides* 4061, яка накопичилась при культивуванні з «гарячою частинкою» SL-4

Таким чином встановлено, що незважаючи на те, що до складу досліджуваних «гарячих частинок» входило три радіонукліди ^{137}Cs , ^{90}Sr та ^{241}Am в біомасі виявлено лише два з них.

Було розраховано накопичену активність ^{241}Am та ^{137}Cs в розрахунку на г біомаси *C. cladosporioides* 4061 та обчислено коефіцієнти переходу радіонуклідів у системі «гаряча частинка» – мікроміцет (табл. 5.1, 5.2).

Встановлено, що активність накопиченого мікроміцетом ^{137}Cs в розрахунку на 1 г біомаси при культивуванні з «гарячою частинкою» SL-15 у 3 рази вища ніж ^{241}Am , при цьому активність ^{137}Cs в самій частинці в 10 разів вища за активність ^{241}Am . Активність накопиченого мікроміцетом ^{137}Cs при культивуванні з «гарячою частинкою» SL-4 у 5 разів вища ніж ^{241}Am , а в самій частинці активність ^{137}Cs у 7 разів вища за активність ^{241}Am .

Отже, не виявлено кореляції між активністю радіонуклідів ^{241}Am та ^{137}Cs у «гарячих частинках» та активністю акумульованих у грибній біомасі, швидкість накопичення ^{241}Am була суттєво вища ніж ^{137}Cs , тобто коефіцієнти переходу вище у ^{241}Am ніж ^{137}Cs .

Таблиця 5.1

Акумуляція радіонуклідів *C. cladosporioides* при культивуванні на рідкому поживному середовищі з «гарячими частинками» ($M \pm m$; $n=3$)

Розташування «гарячої частинки»	Акумуляція радіонуклідів (Бк/г)	
	^{137}Cs	^{241}Am
Поверхнє SL-15	28,0±1,4	9,0±0,5
Занурене SL-4	236±12	47±2,4

Таблиця 5.2

Коефіцієнти переходу радіонуклідів при культивуванні *C. cladosporioides* з «гарячими частинками» на рідкому поживному середовищі ($M \pm m$; $n=3$)

Розташування «гарячої частинки»	Коефіцієнти переходу радіонуклідів	
	^{137}Cs	^{241}Am
Поверхнє SL-15	$(1,4 \pm 0,2) \cdot 10^{-4}$	$(4,5 \pm 0,2) \cdot 10^{-4}$
Занурене SL-4	$(2,6 \pm 0,2) \cdot 10^{-4}$	$(4,0 \pm 0,2) \cdot 10^{-4}$

Вперше встановлена здатність *C. cladosporioides* 4061 до «розпушування» «гарячих частинок» з високою активністю ^{241}Am .

Вперше встановлена здатність мікроміцетів накопичувати ^{241}Am , який був вивільнений зі складу «гарячих частинок» та переведений у біологічно доступну форму, яку здатен акумулювати *C. cladosporioides* 4061. Отримані дані добре узгоджуються з даними літератури щодо здатності мікроміцетів до обростання та «розпушування» «гарячих частинок» різного типу [49; 50; 52].

Здатність грибів до накопичення трансуранових елементів була показана в дослідженнях, в яких в лабораторних умовах розчини трансуранових елементів додавали до субстратів, на яких культивували гливу [205].

В літературі відсутні дані щодо здатності мікроміцетів накопичувати ^{241}Am . Проте є відомості про ефективне застосування біомаси зигоміцетів та дріжджів для біосорбції ^{241}Am з розчинів [186; 187; 259; 261].

Встановлено, що біомаса *Rhizopus arrhizus* є дуже ефективним сорбентом ^{241}Am [186; 187; 259]. В середньому за рахунок біосорбції більш ніж на 99% від загального обсягу ^{241}Am було видалено при застосуванні *R. arrhizus* 1,3 г/л (суха маса) при активності розчинів ^{241}Am в межах 5,6-111 МБк/л. За допомогою *Candida* sp. було видалено 98% ^{241}Am при використанні 0,82 г/л (суха вага) при активності розчинів ^{241}Am в межах 5,6-111 МБк/л [261].

Пошук біосорбентів для звільнення розчинів від ^{241}Am має велике значення в зв'язку з тим, що ^{241}Am є дуже небезпечним завдячуючи високій токсичності та тривалому періоду напіврозпаду. Якщо ^{241}Am потрапляє в організм людини, він, в основному, залишається в скелеті і печінці [Liu, 2002]. Причому радіологічно він небезпечніший ніж ^{137}Cs на три порядки. Максимально допустима доза або концентрація для ^{241}Am в людському тілі або в воді становить 11,1 кБк і 1,48 Бк/мл, відповідно [259].

Таким чином, вперше встановлена здатність *C. cladosporioides* до «розпушування» «гарячих частинок» з високою активністю ^{241}Am . Показано, що америцій практично не переходив до культуральної рідини, а

накопичувався у біомасі *C. cladosporioides*. Слід зазначити, що швидкість накопичення мікроміцетом ^{241}Am перевищувала швидкість накопичення мікроміцетом ^{137}Cs не зважаючи на те, що його активність у «гарячих частинках» була у 7 – 10 разів нижче ніж ^{137}Cs .

Враховуючи той факт, що в теперішній час відбувається постійне надходження трансуранових елементів (ТУЕ) в навколишнє середовище в зв'язку з ядерними вибухами, аварійними викиди на підприємствах ядерно-енергетичного циклу, катастрофами, захороненням ядерних відходів у ґрунті збільшується кількість цих елементів з вкрай низькою біологічною доступністю [293].

Практичне значення отриманих даних щодо здатності мікроміцетів акумулювати ^{241}Am полягає у перспективі їх використання у біотехнологіях, пов'язаних як з додатковою ремедіацією забруднених територій, так і для деструкції радіоактивних матеріалів (відходів) і переведення їх у таку форму, що спрощує подальшу утилізацію.

ОСНОВНІ УЗАГАЛЬНЕННЯ

Надзвичайно актуальним через 30 років після Чорнобильської катастрофи стало дослідження віддалених наслідків дії хронічного опромінення на мікобіоту, яка є постійною і активною компонентою біогеоценозу. Особливої уваги потребує дослідження змін у пострадіаційних генераціях мікроміцетів та механізмів транс-генераційної адаптації до дії хронічного опромінення, які можуть призвести до певних змін в ценозі, зокрема, в швидкості транслокації радіонуклідів в ґрунті, і, відповідно, включенні їх у трофічні ланцюги. Така інформація має незаперечну цінність для створення прогнозів щодо віддалених наслідків дії хронічного опромінення на біоту в цілому, підвищення вірогідності прогнозування розвитку ситуації стосовно вертикальній та горизонтальній міграції різного типу радіонуклідів, включаючи трансуранові елементи, на забруднених територіях.

Аналіз даних літератури показав, що, незважаючи на важливість дослідження впливу хронічного опромінення на пострадіаційні генерації мікроміцетів та формування у них адаптації до цього чинника антропогенного навантаження, наявна інформація стосується переважно вивчення ефектів хронічного опромінення у кількох генераціях рослинних об'єктів, дрозофіл, ракоподібних, мишоподібних гризунів та культури клітин та ін. [42; 119; 137; 148; 267].

Дані щодо дії хронічного опромінення на пострадіаційні генерації представників мікобіоти малочисельні, відповідно і механізми, які лежать в основі радіоадаптації, зокрема у мікроміцетів, на сьогодні практично не досліджені та малозрозумілі. В літературі є лише поодинокі повідомлення щодо впливу хронічного опромінення на транс-генераційну передачу адаптивних властивостей у рослин за дії фітопатогенних грибів [44; 45]. Встановлено, що хронічне опромінення впливає на взаємодію системи патоген-рослина, що визначає необхідність та актуальність моніторингових

досліджень з метою контролю за формуванням мікроеволюційних процесів як у рослин, так і у фітопатогенів [45].

Для вивчення впливу хронічного опромінення на мікроміцети в умовах максимально наближених до природних, за допомогою модельної системи, в якій джерелом опромінення був ґрунт з 5-кілометрової зони відчуження ЧАЕС (потужність експозиційної дози 3,0 мР/год), були проведені довгострокові дослідження у контрольованих умовах, у результаті яких було оцінено вплив прямого опромінення на чотири види мікроміцетів, що часто зустрічалися у Зоні відчуження ЧАЕС та яким притаманна різна екологічна спеціалізація. Крім того було отримано три пострадіаційні генерації досліджених штамів: перша отримана після опромінення батьківських штамів протягом 30 діб (6 Гр); друга – після опромінення штамів першої генерації протягом 30 діб (6 Гр); третя – після такого ж опромінення другої генерації (6 Гр). Порівняння було проведено між генераціями мікроміцетів, які були опромінені вперше, батьківські штами яких не були опромінені та не проявляли радіоадаптивних властивостей та генераціями батьківських штамів цих же видів, що тривалий час були у Зоні відчуження та проявляли радіоадаптивні властивості.

Аналіз прямого впливу хронічного опромінення за виживаністю дозволив визначити кількісні межі малих доз опромінення для батьківських штамів мікроміцетів, який для досліджених видів був у діапазоні від 6 Гр до 18 Гр. Слід зазначити, що ЛД₉₉ для цих мікроміцетів знаходиться в діапазоні від 1000 до 5700 Гр [48], тобто більш ніж на три порядки вище за виявлений нами діапазон малих доз, що добре узгоджується з визначенням малих доз для певних представників біоти [34]. Малі дози для досліджених мікроміцетів на порядок вищі за такі відомі для людини, та на два порядки вищі ніж для культури клітин [34; 35].

Результати проведених досліджень підтвердили висунуту гіпотезу, що низький рівень підвищеного радіаційного фону є джерелом малих доз радіації для мікроміцетів, в такому разі позитивна реакція на дію значних доз

іонізуючого опромінення, яка у них була виявлена раніше є проявом адаптаційної відповіді [190; 327]. Отримані дані щодо малих доз опромінення є поясненням виявленого раніше факту, що найвища частота прояву позитивних реакцій на дію значних доз опромінення встановлена у досліджених мікроміцетів, виділених з місцеіснувань, в яких підвищений радіаційний фон є джерелом малих доз опромінення для них [85; 123; 127].

При дослідженні віддалених наслідків дії хронічного опромінення на мікобіоту було проаналізовано характер змін швидкості радіального росту (K_r) у отриманих нами трьох генераціях опромінених мікроміцетів чотирьох видів: *Cladosporium cladosporioides*, *Hormoconis resinae*, *Paecilomyces lilacinus*, *Aspergillus versicolor*, які мали відрізнялися за екологічною спеціалізацією.

Серед досліджених видів у опромінених генерацій *H. resinae*, виду, який є потенційним біодеструктором авіаційного палива, продуцентом меланіну [226; 234; 309] виявлені максимально виражені зміни K_r . Найбільшу стимуляцію K_r (гормезисний ефект) спостерігали у штамів *H. resinae*: у третій генерації контрольного штаму при рості на СА та ГА (у 3,50 та 3,70 разів) та у третій генерації штаму з радіоадаптивними властивостями (у 4 та 6 разів), відповідно.

Отримані дані щодо змін біологічної активності штамів *H. resinae* необхідно враховувати виходячи з властивостей цього виду - біодеструктору авіаційного пального, агенту корозії, зокрема, паливних баків та продуценту ряду біологічно активних сполук.

У опромінених генераціях виду *C. cladosporioides*, штами якого, як було встановлено раніше, проявляють здатність до трансформації «гарячих частинок» чорнобильського походження, переводу радіонуклідів, що знаходяться в них в іонообмінні рухливі форми [50; 343] виявлені другі за величиною, серед досліджених видів, зміни у швидкості радіального росту. Показано, що у третьої опроміненої генерації контрольного штаму *C. cladosporioides* 4061 при рості на СА та у першій генерації при рості на ГА K_r

зростає у 3 та 1,45 рази, відповідно. У штаму з радіоадаптивними властивостями збільшення K_r виявлено у першій генерації, як при рості на СА так і ГА у 1,45 та 1,5 рази, відповідно.

Виявлені дані щодо активації росту наступних пострадіаційних генераціях можуть мати практичне значення при потенційному використанні цих штамів у технологіях, які використовуються у біоремедіації забруднених об'єктів. Крім того, такі властивості опромінених генерацій *C. cladosporioides*, виду відомого продуценту біологічно активних сполук, зокрема, меланінів [193 – 195; 247; 295] можуть бути використані для розробки способів інтенсифікації синтезу меланінових пігментів.

На третьому місці за величиною змін швидкості радіального росту у генераціях був *A. versicolor* – вид, який є домінуючим у вологих закритих приміщеннях, що призводить руйнування конструкційних матеріалів та викликає низку захворювань людини, продукує біологічно активні сполуки [19; 43; 157; 196; 235]. Встановлено, що активація K_r більш виражена у опромінених генераціях контрольного штаму *A. versicolor* 432 у 1,4 рази у першій генерації при рості на СА та у 2, 4 рази у третій – при рості на ГА. У штаму *A. versicolor* 99 з радіоадаптивними властивостями збільшення K_r у 1,3 рази виявлено лише у першій генерації при рості на ГА.

Отримані дані мають важливе значення, як з точки зору необхідності моніторингу вірулентної здатності цих видів в умовах підвищеного радіаційного фону, так і при використанні отриманих даних у підборі умов культивування для підвищення синтезу ними біологічно активних сполук.

Найменші зміни K_r були виявлені у *P. lilacinus* – виду - індикатору високих рівнів радіоактивного забруднення ґрунту [51; 52; 284]. Лише у першій опроміненій генерації K_r була близька до контрольних значень, а друга і третя зменшувалась на 20 – 60%. Слід зазначити, що у штамів цього виду виявлені найбільш виражені відмінності від інших видів, що свідчить про інший механізм адаптації до хронічного опромінення у цього виду порівняно з трьома іншими дослідженими нами видами.

Таким чином, вперше отримані дані щодо характеру адаптації у трьох опромінених генераціях чотирьох видів мікроміцетів з різною екологічною спеціалізацією, що доповнює існуючу інформацію щодо комплексного аналізу біологічних наслідків радіоактивного забруднення довкілля.

Слід зазначити, що у опромінених генераціях досліджених видів мікроміцетів виявлені більш виражені зміни K_r ніж у батьківських штамів за безпосередньої дії опромінення, що свідчить про більшу пристосованість пострадіаційних генерацій цих штамів до умов хронічного опромінення.

Виявлена суттєва різниця у змінах величини K_r у генераціях контрольних штамів та штамів з радіоадаптивними властивостями, що також визначає, що у них різні шляхи адаптації до дії хронічного опромінення.

Формування адаптації до дії хронічного опромінення у наступних генераціях мікроміцетів, на нашу думку, пов'язано з особливостями функціонування їх антиоксидантної системи за умов опромінення, в літературі такі дані відсутні.

Вперше отримані дані щодо характеру змін активності ферментів антиоксидантного захисту у трьох генераціях вихідних батьківських штамів з радіоадаптивними властивостями та контрольних чотирьох видів мікроміцетів, що відрізнялись за екологічною спеціалізацією, рівнем пігментації та величиною експозиційної дози у біотопах, з яких були виділені.

Встановлено, що серед ферментів антиоксидантного захисту у генерацій різних видів мікроміцетів найменш виражені зміни у активності супероксиддисмутази.

Найбільш виражене підвищення активності виявлено у генерацій відомого алергену та продуценту токсинів *A. versicolor* (в 2-3,5 раза у першій та другій генерації). У виду деструктору гарячих частинок *C. cladosporioides* спостерігали відсутність змін активності СОД у генераціях контрольного штаму та активацію у всіх генераціях в 1,2 – 1,8 раза у *C. cladosporioides* 4 з радіоадаптивними властивостями; у виду-біоіндикатору високих рівнів

радіоактивного забруднення *P. lilacinus* та «керосинового» гриба *H. resinae*. Виявлено нелінійні зміни активності СОД від активації до пригнічення в діапазоні від 50% до 200%.

Незважаючи на те, що продуктом реакції, що каталізує СОД є субстрат для каталази, зміни у каталазній активності у генераціях досліджених видів не були подібними до змін в активності СОД та були значно більш вираженими.

Досліджені види можна розташувати у порядку збільшення амплітуди змін у каталазній активності у генераціях наступним чином: *C. cladosporioides* (250%), *P. lilacinus* (260%), *H. resinae* (до 310%), *A. versicolor* (до 450%).

Найбільш виражені зміни серед досліджуваних ферментів антиоксидантного захисту виявлені у пероксидазній активності у генераціях досліджених видів. За величиною збільшення амплітуди змін пероксидазної активності у генераціях досліджених видів можна розташувати наступним чином: *H. resinae* (до 160%), *P. lilacinus* (200%), стабільне підвищення у генерацій штаму з радіоадаптивними властивостями *C. cladosporioides* (до 360%), найбільша варіабельність змін у *A. versicolor* (від 10% до 900%).

В літературі підвищення пероксидазної активності у грибів пов'язують зі збільшенням як фітопатогенних, так і патогенних для людини властивостей, а чутливість до дії АФК, зокрема, пероксиду водню, є певним маркером ступеню їх прояву [272].

Крім визначення змін ферментативної активності було проведено аналіз змін співвідношення їхньої активності, виходячи з того, що функціонування цих ферментів антиоксидантного захисту взаємопов'язано. Найбільша варіабельність у співвідношенні каталаза/супероксиддисмутаза виявлено у генерацій *A. versicolor* (від 0,2 до 9), на другому місці *H. resinae* (від 0,5 до 3,7), третє місце посідає *C. cladosporioides* (від 0,5 до 2), та *P. lilacinus* (від 0,2 до 1,2).

Дещо менша варіабельність виявлена у співвідношенні пероксидаза/супероксиддисмутаза у генерацій досліджених видів і за зменшенням величини ефекту вони розташовані таким чином: *P. lilacinus* (від 0,8 до 4,2), *C. cladosporioides* (від 0,7 до 3), *H. resinae* (від 0,7 до 3), *A. versicolor* (від 0,2 до 2,7).

Аналіз отриманих даних свідчить про значні зміни у функціонуванні антиоксидантної системи у генерацій досліджених видів мікроміцетів, ці зміни мають не однаковий, нелінійний, характер.

Встановлено, що не існує універсальних механізмів адаптації в генераціях досліджуваних мікроміцетів, а вони є унікальними притаманними кожному окремому виду. У кожного з досліджених видів є особливості в функціонуванні антиоксидантної системи, при цьому генераціям притаманна значна варіабельність як у змінах ферментативної активності, так і співвідношеннях дії взаємопов'язаних ферментів, тобто за дії хронічного опромінення у генерацій досліджених грибів реакції-відповіді проявляються не тільки в певних змінах їх антиоксидантних ферментів, а і у варіабельності усієї антиоксидантної системи в цілому, що свідчить про збільшення їх адаптаційного потенціалу по відношенню до хронічного опромінення.

Встановлено, що іонізуюче випромінювання є індуктором підвищеної толерантності до багатьох важких металів, в реалізації якої суттєву роль відіграють особливості функціонування ферментів антиоксидантного захисту (СОД, каталази, пероксидази) [177].

Порівнюючи зміни у генераціях різних видів на рівні організму за величиною K_r та на внутрішньоклітинному рівні за активністю антиоксидантних ферментів показано, що варіабельність досліджуваних параметрів більше виражена на внутрішньоклітинному рівні, що і забезпечує високий рівень адаптації до хронічного опромінення у досліджуваних мікроміцетів.

Нами вперше встановлено, що зміни у профілі антиоксидантних ферментів у досліджених мікроміцетів відбуваються з певною фазністю у

ряді генерацій. [9; 130]. Раніше було встановлено, що реакція мікроміцетів на хронічне опромінення змінюється протягом онтогенезу [125; 129; 131; 328].

В останні десятиріччя найбільша увага приділяється оцінці співвідношення конститутивних та індукцибельних механізмів, тобто переключенню епігенетичних програм в становленні адаптивної відповіді як клітини, так і організму, проте незважаючи на важливість дослідження епігенетичної регуляції в формуванні радіоадаптації наявна інформація стосується переважно виявленням лише основних тенденцій [118; 122; 145; 158; 220; 271; 304].

В літературі відсутні дані стосовно впливу хронічного опромінення на експресію певних генів у пострадіаційних генераціях мікроміцетів. Проте є дані відносно впливу окислювального стресу на експресію генів, що відповідають за специфічність фізіологічних реакцій-відповідей грибів, зокрема, у *Aspergillus nidulans* при дії різних чинників, що призводять до утворення АФК з 3533 генів зміни в експресії спостерігали у 2499 генів. Адаптивна відповідь дріжджів на пероксид водню пов'язана зі змінами експресії щонайменше 167 білків і контролюється транскрипційними регуляторами Yap1 та Skn7 [214].

Таким чином, встановлено, що хронічне опромінення призводить до змін як на онтогенетичному, так і на філогенетичному рівні у досліджених видів мікроміцетів, що дає нам підставу для припущення, що у них відбувається епігенетична адаптація до дії опромінення, яка у кожного виду має певні відмінності, подібно до того, як вона відбувається у інших представників біоти, зокрема тварин та рослин [18; 32; 34; 113; 194; 227; 276].

Виходячи з того, що основними виробниками радіоактивних відходів в Україні є атомні електростанції, підприємства з видобування та переробки уранової руди, наукові центри, підприємства та організації, що використовують радіоактивні речовини або джерела іонізуючого випромінювання. Але частка радіоактивних відходів, що утворилися внаслідок аварії на Чорнобильській АЕС, сягає 95% всіх радіоактивних

відходів в Україні (при аварії на ЧАЕС в оточуюче середовище було викинуто за різними оцінками від кількох до десятків тон опроміненого палива) [292]. Найбільш шкочинною компонентою палива для людини та навколишнього середовища є плутоній та америцій, в зв'язку з їх високою токсичністю, канцерогенністю та дуже великим періодом напіврозпаду. В зв'язку з цим дуже гостро постає проблематика та перспективи щодо оцінки теперішнього стану, збору, збереження, захоронення та переробки радіоактивних відходів зони відчуження.

Вперше виявлена нами здатність *C. cladosporioides* не тільки трансформувати «гарячі частинки» з високою активністю ^{241}Am , а і вибірково накопичувати його у біомасі. Отримані дані свідчать про значення мікроміцетів у переведенні такого високотоксичного трансуранового ізотопу як ^{241}Am у рухливі іонообмінні форми, що необхідно враховувати у прогнозах віддалених наслідків дії хронічного опромінення на навколишнє середовище, крім того досліджувані гриби можуть бути дуже перспективними у біоремедіаційних технологіях. Виявлена здатність *C. cladosporioides* трансформувати паливні «гарячі частинки» з високою активністю ^{241}Am потребує розширення досліджень в цьому напрямку з метою потенційного використання мікроміцетів у пришвидшенні процесів деструкції паливовмісних матеріалів та переведенню їх у таку форму, яка дозволить спростити та здешевити подальшу утилізацію.

ВИСНОВКИ

Роботу присвячено одному з актуальних питань радіобіології – дослідженню віддалених наслідків впливу хронічного іонізуючого опромінення на живі організми. Із застосуванням методів радіобіології, мікробіології та біохімії, одержані нові результати щодо пострадіаційних гормезисних ефектів у пострадіаційних генераціях чотирьох видів ґрунтових мікроміцетів, що проявлялись у зміні швидкості радіального росту та активності антиоксидантних ферментів. Виявлена здатність *Cladosporium cladosporioides* до переведення частини радіонуклідів з паливних частинок з високою активністю ^{241}Am у біологічно доступні форми, які накопичувались у біомасі мікроміцета.

1. За виживаністю мікроміцетів видів *Aspergillus versicolor*, *Hormoconis resinae*, *Cladosporium cladosporioides* та *Paecilomyces lilacinus* обґрунтовано розширення поняття малих доз хронічного опромінення для ґрунтових грибів, що відповідає діапазону 6 – 18 Гр.

2. Уперше у трьох пострадіаційних генераціях штаму *C. cladosporioides* з фонові території (за умов хронічного опромінення кожної генерації у дозі 6 Гр/міс) виявлено гормезисний ефект, який проявлявся у збільшенні швидкості радіального росту у 3 рази. При цьому для генерацій штаму з території Зони відчуження ЧАЕС зміни у швидкості радіального росту не характерні. Для пострадіаційних генерацій штамів *H. resinae* незалежно від походження за умов хронічного опромінення проявлялися гормезисні ефекти у вигляді 3,6–4 - разового збільшення швидкості радіального росту.

3. Показано, що адаптивні властивості штаму *C. cladosporioides* з території Зони відчуження ЧАЕС пов'язані зі зростанням СОД активності у 2 рази у трьох пострадіаційних генераціях та підвищенням у 4 рази пероксидазної активності у всіх трьох генераціях. У опроміненних генерацій

штаму з фонових територій виявлено підвищення тільки пероксидазної активності у другій пострадіаційній генерації.

4. Виявлено, що у *H. resinae* адаптація до хронічного опромінення проявлялася у достовірному підвищенні каталазної та пероксидазної активностей у всіх пострадіаційних генераціях штаму із Зони відчуження та у першій і третій генераціях штаму з фонових територій.

5. Показано, що одним з пострадіаційних ефектів у опромінених генераціях *A. versicolor* та *P. lilacinus* є підвищення СОД активності у 3,6 та 2,7 раза та у зростанні каталазної активності у 2,5 та 4,5 раза, відповідно.

6. Виявлено істотні різноспрямовані зміни пероксидазної активності у пострадіаційних генераціях штамів *A.versicolor*: зменшення у 9 разів у першій та третій генераціях обох штамів та підвищення у 9 та 2,5 раза у другій генерації штаму з радіоактивно забрудненої та фоновій території, відповідно.

7. Уперше встановлено, що *C. cladosporioides* спричиняв переведення частини радіонуклідів у паливних «гарячих частинок» з високим вмістом ^{241}Am у біологічно доступні форми, які накопичувались у біомасі мікроміцета. При цьому у біомасі не виявлено ^{90}Sr , а швидкість накопичення ^{241}Am перевищувала швидкість накопичення ^{137}Cs , не зважаючи на те, що активність останнього у складі «гарячих частинок» була у 7 – 10 разів вищою.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абрамов В. И. Радиобиологические эффекты у растений, обитающих на территории восточно-уральского радиоактивного следа / В. И. Абрамов, А. А. Степанова, С. А. Фамелис // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2010. – Т. 50, № 3. – С: 345 – 351.
2. Агапкина Г. И. Динамика содержания и органические формы соединений радионуклидов в жидкой фазе лесных почв зоны загрязнения ЧАЭС / Г. И. Агапкина, Ф. А.Тихомиров, А. И.Щеглов // Экология. – 1994. – №1. – С. 21 – 25.
3. Алиев А.А. Влияние предварительного хронического облучения и α -токоферола на частоту aberrаций хромосом в клетках костного мозга мышей. индицированных острым воздействием γ -лучей / А. А. Алиев, В. Ю. Ахундов, У. К. Алекперов [и др.] // Радиобиология. – 1985. – Т.25, № 1. – С. 78 – 81.
4. Ананьева Н. Д. Соотношение грибов и бактерий в биомассе разных типов почв, определяемое селективным ингибированием / Н. Д. Ананьева, Е. А. Сусьян, О. В. Чернова [и др.] // Микробиология. – 2006. – Т. 75, № 6. – С. 807 – 813.
5. Асланиди К. Б. Сравнительное исследование адаптации к факторам окислительного стресса у штамма мицелиального гриба *raecilomyces lilacinus* из зоны отчуждения ЧАЭС и штаммов того же вида, обитавших на территориях с фоновым уровнем радиоактивного загрязнения / К. Б. Асланиди, А. Е. Иванова, Н. Н. Гесслер [и др.] // Радиационная биология. Радиоэкология. — 2009. — Т. 49, № 4. — С. 425 – 443.
6. Байляк М. М. Вживання і антиоксидантний захист дріжджів *Saccharomyces cerevisiae* за умов голодування і оксидативного стресу / М. М. Байляк, О. Б. Абрат, Г. М. Семчишин [и др.] // Укр. біохім. журн. – 2005. – Т. 77, № 4. – С. 93 – 98.

7. Бирюкова Е. Н. Устойчивость дрожжей *Yarrowia lipolytica* к окислительному стрессу / Е. Н. Бирюкова, А. Г. Меденцев // Микробиология. – 2006. – Т. 75, № 3. – С. 293 – 298.
8. Бойко Р. В. Математичний аналіз зміни функціональних властивостей кісткового мозку мишей у процесі тривалого зовнішнього опромінення з різною потужністю дози / Р. В. Бойко, Д. І. Білько, І. З. Руссу [та ін.] // Ядерна фізика та енергетика. – 2015. – Т. 16, № 4. – С. 389 – 398.
9. Бойко Т. Ю. Порівняльне дослідження функціонування антиоксидантної системи у двох поколіннях світлопігментованих видів *Aspergillus versicolor* та *Paecilomyces lilacinus* чорнобильського походження / Т. Ю. Бойко, А. В. Тугай, Т. І. Тугай // Міжнародна конференція «Радіобіологічні і радіоекологічні аспекти Чорнобильської катастрофи», 11 – 15 квіт. 2011р. м. Славутич, тези доп. – К., 2011. – С. 61.
10. Бондарьков М. Д. Исследование вертикальной миграции радионуклидов Чернобыльского происхождения в почвах Полесья / М. Д. Бондарьков, М. В. Желтоножская, А. И. Липская [и др.] // Збірн. наук. праць ІЯД. – 2003. – № 3(11). – С. 111 – 117.
11. Бондарьков М. Д. Изучение глобальных выпадений, связанных с атомными взрывами / М. Д. Бондарьков, М. В. Желтоножская // Проблеми безпеки атомних електростанцій і Чорнобиля. – 2006. – Вип. 5. – С. 156 – 160.
12. Бондарьков М. Д. Вертикальный перенос $^{134,137}\text{Cs}$, $^{154,155}\text{Eu}$, $^{238,239,240}\text{Pu}$, ^{241}Am в почвах ближней зоны ЧАЭС / М. Д. Бондарьков, М. В. Желтоножская, С. П. Гошак [и др.] // Проблеми безпеки атомних електростанцій і Чорнобиля. – 2006. – Вип. 6. – С. 155 – 163.
13. Борисова В. Н. Влияние условий культивирования на пероксидазную активность *Geotrichum* sp. / В. Н. Борисова, Л. М. Двойнос // Микология и фитопатология. – 1970. – Т. 4, № 1. – С. 51 – 58.

14. Борисова В. Н. Peroксидазы у грибов. Метаболиты почвенных микромицетов / В. Н. Борисова – К.: Наук. думка, 1971. – С. 70 – 81.
15. Борисова В. Н. Peroксидазна активність мікроскопічних грибів / В. Н. Борисова, З. Г. Дігтяр, Л. В. Гудкова // Мікробіол. жур. – 1971. – Т. 33, № 6. – С. 709– 711.
16. Борисова В. Н. Гифомицеты лесной подстилки в различных экосистемах / В. Н. Борисова – К.: Наук. думка, 1988. – 250 с.
17. Бурлакова Е. Б. Новые аспекты закономерностей действия низкоинтенсивного облучения в малых дозах / Е. Б. Бурлакова, А. Н. Голощапов, Г. П. Жижина, [и др.] // Радиационная биология. Радиоэкол. – 1999. – Т. 39, № 1. – С. 26 – 35.
18. Вартамян Л. С. Изменение скорости образования супероксидных радикалов и активности супероксиддисмутазы и глутатионпероксидазы в субклеточных органеллах печени мышей при низкоинтенсивном облучении в малых дозах / Л. С. Вартамян, [и др.] // Биохимия. – 2000. – Т. 65, Вып. 4. – С. 522 – 527.
19. Васильев Д. А. Высокоактивный продуцент охратоксина А из фуражного зерна / Д. А. Васильев, Е. А. Пирязева, Н. А. Соболева // Ветеринарная патология. – 2009 – №3. – С.72 – 75.
20. Васильева Л. А. Статистические методы в биологии, медицине и сельском хозяйстве / Васильева Л. А. – Новосибирск : Новосибирский Государственный университет, 2007. – 124 с.
21. Вассер С. П. Вміст ^{134}Cs і ^{137}Cs в вищих Basidiomycetes Українського Полісся / С. П. Вассер, Г. А. Гродзинська, В. О. Люгін // Укр. Бот. журн. – 1991. – Т. 48, № 5. – С. 14 – 19.
22. Великанов Л. Л. Некоторые вопросы экологии грибов / Л. Л., Великанов, Г. Д. Успенская // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника – М.: ВИНТИИ, 1980. – Т. 4 – С. 49 – 95.
23. Вембер В. В. Белок синтезирующая активность ряда штаммов *Cladosporium cladosporioides* (Fres.) de Vries, выращенных в условиях

- непрерывного γ -облучения малой интенсивности / В. В. Вемберг, Т. И. Тугай, Н. Н. Жданова // Микробиол. жур. – 1998. – Т. 60, № 2. – С. 38 – 44.
24. Волкова П. Ю. Активность ферментов антиоксидантной системы у сосны обыкновенной в условиях хронического облучения / П. Ю. Волкова, С. А. Гераськин, Н. И. Раевская // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2014. – Т. 54, № 2. – С. 174.
25. Волкова П. Ю. Анализ полиморфизма супероксиддисмутазы в хронически облучаемых популяциях сосны обыкновенной / П. Ю. Волкова, С. А. Гераськин // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2012. – Т. 52, № 4. – С. 370.
26. Газарян И. Г. Особенности структуры и механизма действия пероксидаз растений / И. Г. Газарян, Д. М. Хушпульян, В. И. Тишков // Успехи биологической химии. – 2006. – Т. 46. – С. 303 – 322.
27. Гайченко В. А. Радіаційна адаптація як один із факторів мікроеволюційного процесу в популяціях тварин / В. А. Гайченко // Ядерна фізика та енергетика. – 2013. – Т. 14, № 1. – С. 51 – 54.
28. Гамалій І. М. Особливості функціонування системи антиоксидантного захисту у трьох поколіннях меланінвмісних штамів *Cladosporium cladosporioides* чорнобильського походження / І. М. Гамалій, А. В. Тугай, Т. І. Тугай // Міжнародна конференція «Радіобіологічні і радіоекологічні аспекти Чорнобильської катастрофи», 11 – 15 квіт. 2011р., м. Славутич, тези доп. – К., 2011. – С. 66.
29. Гарнага Н.Г. 30-км Зона отчуждения Чернобыльской АЭС как источник вредоносных организмов для агропромышленного производства / Н. Г. Гарнага // Вестн. с-х. науки. – 2001. – Т. 4. – С. 51 – 53.
30. Гераськин С. А. Воздействие аварийного выброса Чернобыльской АЭС на биоту / С. А. Гераськин, С. В. Фесенко, Р. М. Алексахин // Радиационная биология. Радиоэкол. – 2006. – Т. 46, № 2. – С. 178 – 188.

31. Гесслер Н. Н. Сравнительное исследование компонентов антиоксидантной защиты в процессе роста мицелия дикого типа *Neurospora crassa* и мутантов *white collar 1* и *white collar 2* / Н. Н. Гесслер, О. А. Леонович, Я. М. Рабинович [и др.] // Прикл. биохим. Микробиол. – 2006. – Т. 42, № 3. – С. 354 – 358.
32. Гилева Э. А. Наследуемая хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из района Кыштымской ядерной аварии или гипотеза / Э. А. Гилева, Н. М. Лобашевский, В. И. Стариченко // Генетика. – 1966. – Т. 32, № 1. – С. 114 – 119.
33. Гродзинский Д. М. Радиобиология растений / Д. М. Гродзинский. – К.: Наук.думка, 1989. – 384 с.
34. Гродзинський Д. М. Радіобіологія / Д. М. Гродзинський. – К.: Либідь, 2000. – 448 с.
35. Гродзинський Д. М. Радіоактивні ізотопи і життя / Д. М. Гродзинський // Вісник Харківського Національного аграрного університету – 2010. – Вип. 2 (20). – С. 6 – 18.
36. Гродзинський Д. М. Віддалені наслідки Чорнобильської катастрофи для рослинної біоти зони відчуження / Д. М. Гродзинський // Радіобіологічні і радіоекологічні аспекти Чорнобильської катастрофи: міжнародна конференція, 11 – 14 квіт. 2011 р.: тези доп. – Славутич, 2011. – С. 71.
37. Гудков И.Н. Основы общей и сельскохозяйственной радиобиологии / И. Н. Гудков – К.: Изд-во УСХА, 1991. – 331 с.
38. Гудков І. М. Сільськогосподарська радіобіологія / І. М. Гудков, М. М. Віннічук – Житомир: ДАУ, 2003. – 472 с.
39. Гудков І. М. Стратегія протирадіаційного захисту людей, що проживають на забрудненій радіонуклідами території / І. М. Гудков // Екологічний вісник. – 2013. – Т. 77, № 2. – С. 19–20.

40. Гудков И. Н. Радиоэкологический парадокс? / И. Н. Гудков // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2016. – Т. 56, № 3. – С. 358 – 362
41. Гулынин А. В. Миграция изотопов урана и америция-241 в цепи "почва-растение" и их накопление в организме животных: автореф. на соискание науч. степени кад. биол. наук: спец. 03.00.01 – "Радиобиология" / А. В. Гулынин. – М., 2006. – 25 с.
42. Гуща М. І. Трансгенераційна передача адаптивних ефектів у рослин *Arabidopsis thaliana* до УФ-В опромінення / М. І. Гуща, Ю. В. Шиліна, О. П. Дмитрієв // VI з'їзд радіобіологічного товариства України, Київ, 5 – 9 жовтня 2015 р.: тези доп. – К., 2015. – С. 44 – 45.
43. Дарбинян К. А. Биокаталитическое получение глиоксаля из этиленгликоля: автореф. дис. на соискание уч. степ. канд. биол. наук: 03.00.14 - "Биотехнология" / К. А. Дарбинян – Ереван, 2014, – 24 с.
44. Дмитриев А. П. Дифференциальное взаимодействие выносливых сортов пшеницы с клонами возбудителя бурой ржавчины *Russinia secondita* / П. А. Дмитриев, И. С. Лискер, Р. В. Болотников // Микология и фитопатология. – 2006. – Т. 40. – С. 59 – 65.
45. Дмитриев П. А. Влияние хронического облучения на устойчивость растений к биотическому стрессу в 30-километровой зоне отчуждения Чернобыльской аэс / П. А. Дмитриев, Д. М. Гродзинский, Н. И. Гуща, М. С. Крыжановская // Физиология растений – 2011. – Т. 58, № 6. – С. 922 – 929.
46. Дружина М. О. Застосування меланіну грибного походження для регуляції генерації радикальних форм кисню в умовах тривалої дії іонізуючого опромінення низької потужності дози / М. О. Дружина, А. П. Бурлака, Є. П. Сидорик // Эксперим. онкол. – 2001. – Т. 23. – С. 181 – 182.

47. Дубров А. П. Генетические и физиологические эффекты действия ультрафиолетовой радиации на высшие растения / А. П. Дубров – М.: Наука, 1968. – 249 с.
48. Жданова Н. Н. Меланинсодержащие грибы в экстремальных условиях / Н. Н. Жданова, А. И. Василевская – К.: Наук.думка, 1988. – 150с.
49. Жданова Н. Н. Комплексы почвенных микромицетов в зоне влияния ЧАЭС / Н. Н. Жданова [и др.] // Микробиол. журн. – 1991. – Т. 53, № 4. – С. 3 – 9.
50. Жданова Н. Н. Особливості складу мікобіоти в ґрунтах зони впливу Чорнобильської АЕС / Н. Н. Жданова, В. А. Захарченко, А. М. Василевская [и др.] // Укр. ботн. журн. – 1994. – Т. 51, № 2. – С. 134 – 144.
51. Жданова Н. Н. Новый подход к выявлению микромицетов-биоиндикаторов радиационного загрязнения почв Украинского Полесья / Н. Н. Жданова, В. А. Захарченко, А. М. Василевская [и др.] // Микология и фитопатология. – 1995. – Т. 29, № 1. – С. 23 – 29.
52. Жданова Н. Н. Грибное поражение помещений объекта «Укрытие» / Н. Н. Жданова, В. А. Захарченко, Т. И. Тугай [и др.] // Проблемы безопасности атомных электростанций і Чорнобиля. – 2005. – Т. 3, № 1. – С. 78 – 86.
53. Желтоножська М. В. Дослідження вертикальної міграції радіонуклідів у ближній зоні ЧАЕС з використанням нерадіохімічних методів: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. тех. наук: спец. 21.06.01 / Желтоножська Марина Вікторівна; Ін- т проблем атомних електростанцій НАН України – К., 2008. – 20с.
54. Журавская А. Н. Энзимологические механизмы адаптации растений к условиям повышенного естественного радиационного фона / А. Н. Журавская, Б. М. Кершенгольц, Т. Т. Курилюк [и др.]// Радиационная биология. Радиоэкол. – 1995. – Т. 35, Вып. 3. – С. 349 – 355.

55. Зайнуллин В. Г. Генетические аспекты облучения в малых дозах лабораторных линий экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* / В. Г. Зайнуллин, А. А. Москалев, М. В. Шапошников [и др.] // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2006. – Т. 46, № 5. – С. 547 – 554.
56. Зайнуллин В. Г. Последствия облучения в малых дозах для лабораторных линий экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* / В. Г. Зайнуллин, А. А. Москалев, М. В. Шапошников [и др.] // Международная конференция БИОРАД-2006 «Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды». Тез. докл. – Сыктывкар, 2006. – С.85.
57. Зайнуллин В. Г. Выживаемость экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* после хронического облучения малыми дозами ионизирующей радиации / В. Г. Зайнуллин, Е. А. Юшкова // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2008. – Т. 48, № 6. – С. 677 – 682.
58. Зайнуллин В. Г. Динамика изменчивости генотипа экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* при хроническом воздействии ионизирующей радиации / В. Г. Зайнуллин, Е. А. Юшкова // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2009. – Т. 49, № 1. – С. 67 – 71.
59. Зенков Н. К. Окислительный стресс: биохимические и патофизиологические аспекты / Н. К. Зенков, В. З. Ланкин, Е. Б. Меншикова – М. : Маик «Наука/Интерпериодика», 2001. – 343 с.
60. Игонина Е. В. Изучение мутационного процесса в хронически облучаемых популяциях *pinus sylvestris* L. (сосна обыкновенная), произрастающих в зоне аварии на Чернобыльской атомной электростанции: автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 03.01.11 / Игонина Е. В. – М., 2010. – 25 с.
61. Иванов Ю. А. Подвижность радионуклидов выброса ЧАЭС в почвах отчужденных территорий / Ю. А. Иванов, С. Е. Левчук, С. И. Киреев [и др.] // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2006. – Т. 46, № 5. – С. 547 – 554.

- др.] // Ядерна фізика та енергетика. – 2011. – Т. 12, № 4. – С. 375 – 384.
62. Израэль Ю. А. Атлас радиоактивного загрязнения Европейской части России, Белоруссии и Украины / Ю. А. Израэль. – М., 1998. – 108 с.
63. Ильязов Р. Г. Радиологические аспекты животноводства -последствия и контрмеры после катастрофы на ЧАЭС/ Р. Г Ильязов, Р. М. Алексахин – Гомель: «Полеспечать», 1996.
64. Кальченко В. А. Генетические процессы в хронически облучаемых популяциях *Centaurea scabiosa* L., произрастающих на Восточно-Уральском радиоактивном следе / В. А. Кальченко, А. В. Рубанович, В. А. Шевченко // Радиационная биология. Радиозэкол. – 1995. – Т. 35, № 5. – С. 708 – 720.
65. Кашпаров В. А. Кинетика растворения чернобыльских топливных частиц и выщелачивания из них радионуклидов в почвах Зоны отчуждения / В. А. Кашпаров, Ю. А. Иванов, С. И. Зварич [и др.] // Проблемы Чернобыльской Зоны отчуждения. – 1998. – № 5. – С. 24 – 33.
66. Кашпаров В. А. Оценка условий высокотемпературного отжига топливных частиц, выброшенных из чернобыльского реактора во время взрыва / В. А. Кашпаров, Ю. А. Иванов, С. И. Зварич [и др.] // Проблемы Чернобыльской Зоны отчуждения. – 1998. – № 5. – С. 33 – 40.
67. Кашпаров В. А. Оценка ожидаемых доз облучения участников пожаротушения в Чернобыльской Зоне отчуждения в апреле 2015 г. / В. А. Кашпаров, М. А. Журба, С. И. Киреев [и др.] // Ядерна фізика та енергетика. – 2015. – Т. 16, № 4. – С. 399 – 407.
68. Книгавко В. Г. Роль атомов фосфора и серы в реализации радиационного повреждения нуклеиновых кислот и белков / В. Г. Книгавко, М. А. Бондаренко, Л. В. Батюк, Н. С. Пономаренко // Ядерна фізика та енергетика. – 2016. – Т. 17, № 1. – С. 76 – 79.

69. Кожановская Я. К. Активация системы репарации ДНК в тканях мышей, подвергнутых хроническому γ -облучению / Я. К. Кожановская, Л. А. Фоменко, Н. П. Сирота [и др.] // Радиобиология. – 1989. – Т. 32, Вып. 1. – С. 8 – 12.
70. Королюк М. А. Методы определения активности каталазы / М. А. Королюк, Л. И. Иванова, И. Г. Майорова [и др.] // Лабораторное дело. – 1988. – №1. – С. 16 – 19.
71. Корыстов Ю.Н. Анализ радиобиологических данных для оценки канцерогенного риска малых доз ионизирующей радиации / Ю. Н.Корыстов // Медицинская радиология и радиационная безопасность. – 2015. –№ 2. – С. 66 – 81.
72. Костюк В. А. Простой и чувствительный метод определения активности супероксиддисмутазы, основанный на реакции окисления кверцетина / В. А. Костюк, А. И. Потапович, Ж. В. Ковалева // Вопр. мед. химии. – 1990. – Т. 36, № 2. – С. 88 – 91.
73. Кочкина Г. А. Радиальная скорость роста колоний грибов в связи с их экологией / Г. А. Кочкина, Е. Г. Мирчинк, П. А. Кожевин [и др.] // Микробиология. – 1978. – Т. 47, № 5. – С. 964 – 965.
74. Кравец А. П. Статистический критерий гетерогенности загрязнения при исследовании биотических факторов миграции радионуклидов / А. П. Кравец [и др.] // Радиационная биология. Радиозкол. – 1993. – Т. 33, № 1. – С. 489 – 498.
75. Крайнюк О. Ю. Морфологічні зміни фенотипу колорадського жука в популяціях з різним ступенем радіаційного впливу / О. Ю. Крайнюк, В. А. Гайченко // Ядерна фізика та енергетика. – 2014. – Т. 15 № 4. – С. 402 – 405.
76. Краснов В. А. Изучение физико-химических свойств ядерноопасных делящихся материалов объекта «Укрытие», в том числе тех, которые влияют на степень ядерной, радиационной и радиозэкологической безопасности объекта «Укрытие» / В. А. Краснов, А. С. Лагуненко,

- А. Н. Криницын [и др.] // Проблемы Чернобыльской зоны відчуження. – 2003. – С. 198 – 212.
77. Красновский А. А. мл. Фосфоресцентный анализ синглетного молекулярного кислорода в фотобиологических системах / А. А. Красновский мл. // Биол. Мембраны. –1998. Т. 15, № 5. – С. 530 – 548.
78. Кузин А. М. Стимулирующее действие ионизирующего излучения на биологические процессы / А. М. Кузин. – М.: Атомиздат, 1977. – 133 с.
79. Кузин А. М. Идеи радиационного гормезиса в атомном веке / А. М. Кузин. – М.: Наука, 1995. – 157 с.
80. Кучма Н. Д. Радиозэкологические и лесоводственные последствия загрязнения лесных экосистем зоны отчуждения / Н. Д. Кучма, Н. П. Архипов, И. С. Федотов [и др.] – Чернобыль: Ин-т пробл. безопасности АЭС Украины, 1994. – 53 с. – (Препринт / НАН Украины, Ин-т проблем безоп. АЭС).
81. Лашко Т. Н. Влияние почвенных микромицетов на накопление ^{137}Cs растениями сахарной свеклы и клевера / Т. Н. Лашко Н. Н. Жданова, Т. И. Редчиц [и др.] // Збірник наукових праць інституту ядерних досліджень. – 2000.– № 2. – С. 87 – 89.
82. Лизунова Е. Ю. Влияние хронического воздействия у-излучения и ^{90}Sr в малых дозах на уровень разрывов ДНК и чувствительность клеток селезенки мышей к перекиси водорода / Е. Ю. Лизунова, Н. Ю. Воробьева, А. Н. Осипов // Известия РАН. Серия биологическая. – 2008. – Т.35, № 4. – С. 409 – 413.
83. Лизунова Е. Ю. Изменения радиочувствительности в поколениях облученных клеток млекопитающих: автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.01 / Е. Ю. Лизунова. – М., 2009 – 20 с.

84. Липская А. И. Поведение радионуклидов в лесных экосистемах, прилегающих к 30-километровой зоне ЧАЭС / А. И. Липская, М. В. Желтоножская [и др.] // Наукові праці. Техногенна безпека. – 2012. – Т. 185, Вип. 173. – С. 58 – 65.
85. Лоцилов Н. А. Ядерно-физические характеристики горячих частиц, образовавшихся в результате аварии на ЧАЭС / Н. А. Лоцилов, В. А. Кашпаров, В. Д. Поляков [и др.] // Радиохимия. – 1992. – № 4. – С. 113 – 125.
86. Лоцилов Н. А. Фракционирование радионуклидов в чернобыльских топливных горячих частицах / Н. А. Лоцилов, В. А. Кашпаров, Е. Б. Юдин [и др.] // Радиохимия. – 1992. – № 5. – С. 125 – 134.
87. Лукьянова Е. А. Сорбция радионуклидов микроорганизмами из глубинного хранилища жидких низкоактивных отходов / Е. А. Лукьянова, Е. В. Захарова, Л. И. Константинова, Е. Н. Назина // Радиохимия. – 2008. – Т. 50, Вып. 1. – С. 75 – 80.
88. Лысенко Е. А. Изменчивость полиморфных систем *Centaurea scabiosa* L. под действием хронического облучения / Е. А. Лысенко, В. А. Кальченко, В. А. Шевченко // Радиационная биология. Радиоэкол. – 1999. – Т. 39, № 6. – С. 623 – 630.
89. Мамихин С. В. Распределение ^{137}Cs , ^{90}Sr и их химических аналогов в компонентах наземной части сосны обыкновенной в квазиравновесном состоянии / С. В. Мамихин, Д. В. Манахов, А. И. Щеглов // Радиационная биология. Радиоэкология. — 2014. — Т. 54, № 1. — С. 72 – 76.
90. Меденцев А. Г. Регуляция и физиологическая роль цианидрезистентной оксидазы у грибов и растений / А. Г. Меденцев, А. Ю. Аринбасарова, В. К. Акименко // Биохимия. – 1999. – Т. 64, № 11. – С. 17 – 32.

91. Меденцев А. Г. Адаптация фитопатогенного гриба *Fusarium decemcellulare* к окислительному стрессу / А. Г. Меденцев, А. Ю. Аринбасарова, В. К. Акименко [и др.] // Микробиология. – 2001. – Т. 70, № 1. – С. 34 – 38.
92. Мирзоев Э. Б. Изменение интенсивности перекисного окисления липидов в плазме крови овец при повторном γ -облучении после хронического γ -воздействия / Э. Б. Мирзоев, А. С. Шевченко // Радиационная биология. Радиозкол. – 1997. – Т.37, Вып. 2. – С. 143 – 147.
93. Михеев А. Н. Состояние адаптированности на разных стадиях индуцированного острым γ -облучением переходного процесса у бактерий *Escherichia coli* JM 101 / А. Н. Михеев, Н. И. Гуца, Ю. В. Шилина // Радиационная биология Радиозкол. – 2004. – Т. 44, № 3. – С. 324 – 327.
94. Моисеев А. А. Справочник по дозиметрии, радиационной гигиене / А. А. Моисеев, В. И. Иванов – М.: Энергоатомиздат – 1984. – 296 с.
95. Морозкина Е. В. Экстремофильные микроорганизмы: биохимическая адаптация и биотехнологическое применение (Обзор) / Е. В. Морозкина, Э. С. Слуцкая, Т. В. Федорова [и др.] // Прикладная биохимия и микробиол. – 2010. – Т. 46, № 1. – С. 5 – 20.
96. Морозов И. И. Влияние мощности дозы хронического низкоинтенсивного γ -облучения ^{60}Co и тоничности среды на динамику старения и отмирания бактерий *Escherichia coli* Bs-1 / И. И. Морзов, Г. В. Морозова, В. Г. Петин // Радиационная биология Радиозкол. – 2003. – Т. 43, № 4. – С. 400 – 403.
97. Моссэ И. Б. Генетический мониторинг природных популяций дрозофилы, обитающих в загрязненных радионуклидами районах Белоруссии / И. Б. Моссэ [и др.] // Радиационная биология. Радиозкол. – 2006. – Т. 46, № 3. – С. 287 – 295.

98. Назина Т. Н. Микробиологические процессы в глубинном хранилище жидких радиоактивных отходов «Северный» / Т. Н. Назина [и др.] // Микробиология. – 2010. – Т. 79, № 4. – С. 551 – 561.
99. Нариманов А. А. Стимулирующее действие малых доз ионизирующего излучения на развития растений / А. А. Нариманов, Ю. Н. Корыстов // Радиационная биология. Радиоэкол. – 1997. – Т. 37, № 3 – С. 312 – 319.
100. Орехова Н. А. Метаболический гомеостаз и физиологическая адаптация млекопитающих к радионуклидному загрязнению в зоне ВУРСа / Н. А. Орехова, Л. Н. Расина // Радіобіологічні і радіоекологічні аспекти Чорнобильської катастрофи: міжнар. конфер., 11 – 14 квіт. 2011 р.: тези доп. – Славутич, 2011. – С. 87.
101. Отрешко Л. Н. Содержание ^{90}Sr и ^{137}Cs в древесине на южном топливном следе чернобыльских радиоактивных выпадений / Л. Н. Отрешко, М. А. Журба, А. М. Билоус [и др.] // Ядерная физика та енергетика. – 2015. – Т. 16, № 2. – С. 183 – 192.
102. Паренюк Е. Ю. Влияние почвенной микрофлоры на переход ^{137}Cs в растения / Е. Ю. Паренюк, Е. Е. Шаванова, В. В. Ильенко [и др.] // Радиационная биология Радиоэкология. – 2015. – Т. 55, № 1. – С. 51 – 55.
103. Пат. 14730 А Україна, С 12 N 1/14. Штам гриба *Cladosporium cladosporioides* (Fres) de vries 5, що засвоює радіоактивний графіт / Жданова Н. Н. та інш.(Україна) ; заявник та власник Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України – № 95042142; заявл. 27.04.95; опубл. 30.06.97, Бюл. № 3.
104. Пат. на корисну модель № 71518 Україна, С 12 М 1/16. Спосіб скринінгу мікроміцетів, що продукують меланінові пігменти з високим рівнем антиоксидантної активності / Т. І. Тугай, А. В. Тугай (Україна) ; заявник та власник Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України – № u 201203395 ; заявл. 21.03.2012; опубл. 10.07.2012б, Бюл. № 13. – 8с.

105. Пат. на корисну модель № 73184 Україна, С 12 N 1/14. Спосіб одержання меланінових пігментів / Т. І. Тугай, А. В. Тугай, В. О. Желтоножський, Л. В. Садовніков, М. В. Желтоножська (Україна); заявник та власник Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України – № у 201203789 ; заявл. 28.03.2012 ; опубл. 10.09.2012в, Бюл. № 17. – 4 с.
106. Пелевина И. И. Реакция популяции клеток на облучение в малых дозах / И. И. Пелевина, А. В. Алещенко, М. М. Антошина // Радиационная биология Радиозкол. – 2003. – Т. 43, № 2. – С. 161 – 166.
107. Петин В. Г. Некоторые эффекты радиационного гормезиса бактериальных и дрожжевых клеток / В. Г. Петин, И. И. Морозов, Н. М. Кабакова [и др.] // Радиационная биология Радиозкол. – 2003. – Т. 43, № 2. – С. 176 – 178.
108. Плотников М. А. Биологическая аккумуляция радионуклидов высшими грибами в условиях лесных экосистем Пензинской области: автореферат дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук: спец. 03.02.08 "Экология" / М. А. Плотников. – М., 2011. – 27 с.
109. Померанцева М. Д. Генетические последствия повышенного радиационного фона у мышевидных грызунов / М. Д. Померанцева, Л. К. Рамайя, А. В. Рубанович, В. А. Шевченко // Радиационная биология. Радиозкол. – 2006. – Т. 46, № 3. – С. 279 – 286.
110. Прокопьев И. Я. Физиолого-биохимические и популяционные адаптации дикорастущих растений Южной и Центральной Якутии: автореферат дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.16 / И. Я. Прокопьев – Якутск, 2009. – 17 с.
111. Радиационная цитогенетика / [Э. А. Дёмина, М. А. Пилинская, Ю. И. Петунин и др.] // под ред. Н. А. Дружина. – К.: Здоров'я, 2009. – 367 с.
112. Рябченко Н. М. Вплив тотального низькодозового фракціонованого опромінення на показники росту та метастазування карциноми легені

- люїс мишей / Н. М. Рябченко, О. Б. Ганжа, М. О. Дружина // Ядерна фізика та енергетика. – 2015. – Т. 16, № 2. – С. 164 – 168.
113. Саенко А. С. Определение частоты мутаций по локусам гликоферина А и Т-клеточного рецептора: обследование ликвидаторов аварии на ЧАЭС / А. С. Саенко, И. А. Замулаева, С. Г. Смирнова // Радиационная биология. Радиоэкол. – 1996. – Т. 36, Вып. 4. – С. 181 – 185.
114. Сарапульцева Е. И. Наследование снижения спонтанной двигательной активности у одноклеточных гидробионтов *Spirostomum ambiguum* после γ -облучения в малых дозах / Е. И. Сарапульцева, Ю. В. Иголкина // Радиация и риск. – 2008. – Т. 17, № 3. – С. 54 – 58.
115. Сарапульцева Е. И. Изменение жизнеспособности *Daphnia magna* после γ -облучения в диапазоне относительно малых доз / Е. И. Сарапульцева, Ю. Ю. Малина // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2009. – Т. 49, № 1. – С. 82 – 84.
116. Свободные радикалы в живых клетках / [Ю. А. Владимиров, О. А. Азимов, А. И. Деев и др.] – М.: ВИНТИ, 1991. – 252 с.
117. Сенюк О. Ф. Радіозахисні ефекти меланін-глюканового комплексу з *fomes fomentarius* та індраліну при опроміненні мишей balb/c дозою 5,95 гр/8,5 хв / О. Ф. Сенюк, О. В. Ковальов, Л. А. Паламар1 [та ін.] // Ядерна фізика та енергетика. – 2014. – Т. 15, № 2. – С. 178 – 188.
118. Соколова Д. О. Епігенетична компонента радіоадаптації за умов хронічного та гострого опромінення рослин: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.01 "Радіобіологія" / Д.О. Соколова. – К. 2015. – 20 с.
119. Таскаев А. И. Эколого-генетический мониторинг мышевидных грызунов из популяций, подвергшихся хроническому облучению / А. И.Таскаев, Л. А. Башлыкова, В. Г. Зайнуллин // Радиационная биология. Радиоэкология – 2010. – Т. 50, № 5. – С. 560 – 571.
120. Тверской Л. А. Исследование биологического эффекта хронического действия радиации с низкой мощностью доз на фитопатогенные грибы

- / Л. А. Тверской, Д. М. Гродзинский, Л. В. Кейсевич // Радиационная биология. Радиоэкол. – 1997. – Т. 37, № 5. – С. 797 – 803.
121. Тихомиров Ф. А. Последствия радиоактивного загрязнения лесов в зоне влияния аварии на ЧАЭС / Ф. А. Тихомиров, А. И. Щеглов // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1997. – Т. 37, № 4. – С. 664 – 672.
122. Тищенко О. М. Метилування ДНК в онтогенезі рослин / О. М. Тищенко, О. В. Дубровна, Н. М. Топчій. – К.: Логос, 2008. – 264 с.
123. Тугай А. В. Вивчення особливостей функціонування антиоксидантної системи у трьох поколіннях мікроміцетів за дії хронічного опромінення / А. В. Тугай, Т. І. Тугай, В. О. Желтоножський [та ін.] // Міжнародна наукова конференція «Мікробіологія та імунологія – перспективи розвитку в ХХІ столітті», 10 – 11 квіт. 2014 р., Київ, тези доп.. – К., 2014. – С. 103.
124. Тугай А. Вплив хронічного опромінення на фізіолого-біохімічні властивості трьох опромінених "поколінь" *Ashergillus versicolor* / А. Тугай, Т. Тугай, Д. Лукашов // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Біологія. – 2015. – Т. 70, № 2. – С. 77–81.
125. Тугай А. В. Особливості ростових процесів та функціонування антиоксидантної системи у трьох поколіннях опромінених популяцій мікроміцетів *hormoconis resinae* / А. В. Тугай, Т. І. Тугай, В. О. Желтоножський [і ін.] // Ядерна фізика та енергетика. – 2015. – Т. 16, № 4. – С. 408 – 414.
126. Тугай Т. И. Влияние ионизирующего излучения малой интенсивности на проявления реакции радиотропизма у грибов / Т. И. Тугай, Н. Н. Жданова, Т. И. Редчиц [и др.] // Збірник наукових праць Інституту ядерних досліджень. – 2003. – Т. 2, № 10. – С. 72 – 79.
127. Тугай Т. И. Проявление радиоадаптивных свойств у микроскопических грибов, длительное время находившихся на территориях с

- повышенным радиационным фоном после аварии на ЧАЭС / Т. И. Тугай, Н. Н. Жданова, В. А. Желтоножский [и др.] // Радиационная биология. Радиоэкол. – 2007. – Т. 47, № 5. – С. 543 – 549.
128. Тугай Т. І. Ріст *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tiraboschi під впливом різних доз іонізуючого опромінення в умовах модельних систем / Т. І. Тугай // Укр. ботан. журн. – 2008. – Т. 65, № 5. – С. 723– 731.
129. Тугай Т. І. Фізіолого-біохімічні властивості першого і другого поколінь штамів *Hormoconis resinae*, які зазнали впливу хронічного опромінення низької інтенсивності в модельних умовах / Т. І. Тугай, О. В. Табанова, А. В. Тугай // XII з'їзд товариства мікробіологів України ім. С.М.Віноградського, 25 – 30 трав. 2009 р.: тези доп. – Ужгород, 2009. – С. 138.
130. Тугай Т. І. Особливості функціонування антиоксидантної системи першого покоління опромінених штамів *Cladosporium cladosporioides* та *Raecilomyces lilacinus* / Т. І. Тугай, А. В. Тугай, І. М. Гамалій [та ін.] // Укр. біохім. журн. – 2010. – Т. 82, № 4. – С. 315 – 316.
131. Тугай Т. И. Адаптация микроскопических грибов Чернобыльского происхождения к хроническому ионизирующему излучению / Т. И. Тугай, В. А. Желтоножский, М. В. Желтоножская [и др.] // Двадцять п'ять років Чорнобильської катастрофи. Безпека майбутнього: міжнар. конфер., 20 – 22 квіт. 2011 р.: тези доп. – Київ, 2011. – С. 142 – 143.
132. Тугай Т. І. Вплив іонізуючого опромінення на активність ферментів антиоксидантного захисту *Raecilomyces lilacinus* (Thom) Samson / Т. І. Тугай // Мікробіол. журн. – 2011. – Т. 73, № 1. – С. 29– 35.
133. Тугай Т. І. Вплив різних типів іонізуючого опромінення на жирнокислотний склад клітинних ліпідів мікроскопічних грибів з радіоадаптивними властивостями / Т. І. Тугай, О. І. Бузарова, В. О. Желтоножський [і інш.] // Мікробіол. журн. – 2011. – Т. 73, № 2. – С. 26 – 32.

134. Тугай Т. І. Закономірності впливу низьких доз опромінення на мікроскопічні гриби / Т. І. Тугай, А. В. Тугай, М. В. Желтоножська [та ін.] // Ядерна фізика та енергетика. – 2012. – Т.13, № 4. – С. 396 – 402.
135. Тугай Т. І. Адаптація мікроміцетів до хронічного іонізуючого опромінення: автореф. дис. на здобуття наук. ступеню д-ра біол. наук: спец. 03.00.01 "Радіобіологія" / Т. І. Тугай. – К., 2013. – 39 с.
136. Тугай Т. И. Влияние низких доз облучения на рост *Aspergillus versicolor* и *Raecilomyces lilacinus* / Т. И. Тугай, А. В. Тугай, М. В. Желтоножская, Л. В. Садовников // Мікробіол. журн. – 2013. – Т. 75, № 4. – С. 33 – 40.
137. Федотов И. С. Восстановление после воздействия ионизирующих излучений сосновых насаждений в зоне аварии на Чернобыльской АЭС / И. С. Федотов, В. А. Кальченко, А. В. Рубанович [и др.] // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2002. – Т. 42, № 6. – С. 740 – 744.
138. Хоменков В. П. Дослідження атомно-ядерних ефектів в процесі внутрішньої конверсії гамма-променів: автореф. дис. на здобуття наук. ступ. канд. фіз. мат. наук: спец. 01.04.16 / В. П. Хоменков. – К., 1993. – 19 с.
139. Шапошников М. В. Радиационно-индуцируемый гормезис, гиперчувствительность и адаптивный ответ у *Drosophila melanogaster* радиочувствительных линий / М. В. Шапашников, Е. В. Турышева, А. А. Москалев // Радиационная биология. Радиоэкол. – 2009. – Т. 49, № 1. – С. 46 – 54.
140. Шашурин М. М. Изучение: адаптивных возможностей растений в зоне техногенного воздействия / М. М. Шашурин, А. Н. Журавская // Экология. – 2007. – № 2. – С. 93 – 98.
141. Эйбус Л. Х. О механизме инициации эффектов малых доз / Л. Х. Эйбус // Радиационная биология. Радиоэкол. – 1994. – Т. 34, № 6. – С. 748 – 758.

142. Юшкова Е. А. Влияние хронического облучения в малых дозах на динамику изменчивости экспериментальных популяций *drosophila melanogaster*, отличающихся по содержанию мобильных *p*-элементов: автореферат дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.01 / Е. А. Юшкова. – М., 2008. – 24 с.
143. Ярмоненко С. П. Радиобиология человека и животных / С. П. Ярмоненко – М. : Высш. шк., 1988. – 424 с. (Учебник для биол. спец. вузов. – 3-е изд., перераб. и доп.).
144. Abrashev R. Role of antioxidant enzymes in survival of conidiospores of *Aspergillus niger* 26 under conditions of temperature stress / R. Abrashev, P. Dolashka, R. Christova [et al.] // J. Appl. Microbiol. – 2005. – Vol. 99. – P. 902 – 909.
145. Agorio A. ARGONAUTE4 Is Required for Resistance to *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis* / A. Agorio, P. Vera // The Plant Cell. – 2007. – Vol. 19. – P. 3778 – 3790.
146. Aguirre J. Fungal responses to reactive oxygen species / J. Aguirre, W. Hansberg, R. Navarro // Medical Mycology. – 2006. – Vol. 44, № 9. – P. 101 – 107.
147. Aguirre J. Reactive oxygen species and development in microbial eukaryotes / J. Aguirre, M. Rios-Momberg, D. Hewitt [et al.] // Trends Microbiol. – 2005. – Vol. 13. – P. 111 – 118.
148. Alonzo F. Increased effects of internal alpha irradiation in *Daphnia magna* after chronic exposure over three successive generations / F. Alonzo, R. Gilbin, F. A. Zeman, J. Garnier-Laplace // Aquat Toxicol. – 2008. – Vol. 1, № 87(3). – P. 146 – 156.
149. Angelova M. B. Oxidative stress response of filamentous fungi induced by hydrogen peroxide and paraquat / M. B. Angelova, S. B. Pashova, B. K. Spasiva [et al.] // Mycol. Res. – 2005. – Vol. 109, № 2. – P. 150 – 158.

150. Apel K. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction / K. Apel, H. Hirt // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2004. – Vol. 55. – P. 373 – 399.
151. Avila R. Model of the seasonal variations of fungi ingestion and ¹³⁷Cs activity concentrations in roe deer/ R. Avila, K. J. Johanson, R. Bergström // *J. Env. Radioact.* – 1999. – Vol. 46. – P. 99 – 112.
152. Ayar-Kayali H. The effect of cultural conditions on the variations of SOD, CAT and GSH-Px activities and LPO levels in the filamentous fungus *Fusarium equiseti* / H. Ayar-Kayali, L. Tarhan // *Turk. J. Chem.* – 2004. – Vol. 28, № 2. – P. 213 – 222.
153. Bazała M. A. Transport of radiocaesium in mycelium and its translocation to fruitbodies of a saprophytic macromycete / V. A. Bazała, K. Gołda, G. Bystrzejewska–Piotrowska // *J. Env. Radioact.* – 2008. – Vol. 99. – P. 1200 – 1202.
154. Beaulieu M. Dose rate effect of gamma irradiation on phenolic compounds, polyphenol oxidase, and browning of mushrooms (*Agaricus bisporus*) / M. Beaulieu, M. B. D'Aprano, M. Lacroix // *J. Agric. Food Chem.* – 1999. – Vol. 47, № 7. – P. 2537 – 2543.
155. Beltrán-García M. J. Oxidative stress response of *Mycosphaerella fijiensis*, the causal agent of black leaf streak disease in banana plants, to hydrogen peroxide and paraquat / M. J. Beltrán-García, G. Manzo-Sanchez, S. Guzmán-González [et al.] // *Can. J. Microbiol.* – 2009. – Vol. 55, № 7. – P. 887 – 894.
156. Benjamin I. J. Stress (heat shock) proteins. Molecular chaperones in cardiovascular biology and disease / I. J. Benjamin, D. R. McMillan // *Circulat. Res.* – 1998. – Vol. 83, № 2. – P. 117 – 132.
157. Benndorf D. Identification of spore allergens from the indoor mould *Aspergillus versicolor* / D. Benndorf, A. Müller, K. Bock [et al.] // *Allergy.* – 2008. – Vol. 63, № 4. – P. 454 – 460.

158. Bilichak A. The Progeny of Arabidopsis Thaliana Plants Exposed to Salt Exhibit Changes in DNA Methylation, Histone Modifications and Gene Expression / A. Bilichak, Y. Ilnytskyi, Y. Hollunder, I. Kovalchuk // PloS One. – 2012. – Vol. 7, № 1. – P. 1 – 15.
159. Boukhalfa H. Plutonium (IV) reduction by the metal-reducing bacteria Geobacter metallireducens GS-15 and Shewanella oneidensis MR-1 / H. Boukhalfa, G. A. Icopini, S. D. Reilly [et al.] // Appl. Env. Microbiol. – 2007. – Vol. 73. – P. 5897 – 5903.
160. Bradford M. M. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein – Dye Binding / M. M. Bradford // J. Analytical Biochemistry. – 1976. – Vol. 72. – P. 248 – 254.
161. Brice E. Stress-induced gene expression in *Candida albicans*: absence of a general stress response / E. Brice, A. Nantel, M. Whiteway // Mol. Biol. Cell. – 2003. – Vol. 14, № 4. – P. 1460 – 1467.
162. Briickmann A. Microbial immobilization and recycling of ¹³⁷Cs in the organic layers of forest ecosystems: relationship to environmental conditions, humification and invertebrate activity / A. Briickmann, V. Wolters // The Science of the Total Env. – 1994. – Vol. 157. – P. 249 – 256
163. Broda R. Gamma spectroscopy analysis of hot particles from Chernobyl fallout / R. Broda // Acta Physica Polonica. – 1987. – Vol. 18, № 10. – P. 935 – 950.
164. Brown A. J. P. Stress adaptation in a pathogenic fungus / A. J. P. Brown, S. Kaloriti [et al.] // The J. of Exp. Biol. – 2014. – Vol. 217. – P. 144 – 155.
165. Bugai D. O. Analysis of spatial distribution and inventory of radioactivity Within the uranium mill tailings impoundment / D. O. Bugai, G. V. Laptev, O. S. Skalskyi [et al.] // Ядерна фізика та енергетика. – 2015. – Т. 16, № 3. – С. 254 – 262.

166. Buisset-Goussen A. Effects of chronic gamma irradiation: a multigenerational study using *Caenorhabditis elegans* / A. Buisset-Goussen, B. Goussen, C. Della-Vedova [et al.] // *J. Env. Radioact.* – 2014. Vol. 137, № 11. – P. 190 – 197.
167. Bunzl K. Migration of Fallout $^{239+240}\text{Pu}$, ^{241}Am and ^{137}Cs in the Various Horizons of a Forest Soil Under Pine / K. Bunzl, W. Kracke, W. Schimmack // *J. Env. Radioact.* – 1995. – Vol. 28, № 1. – P. 17 – 34.
168. Bunzl K. Sequential extraction of fallout radiocaesium from the soil: Small scale and large scale spatial variability / K. Bunzl, W. Schimmack, M. Belli [et al.] // *J. Radioanalyt. Nucl. Chem.* – 1997. – Vol. 226. – P. 47 – 53.
169. Causton H. C. Remodeling of yeast genome expression in response to environmental changes / H. C Causton, B. Ren, S. S. Koh [et al.] // *Mol. Biol. Cell.* – 2001. – Vol. 12. – P. 323 – 333.
170. Chary P. Evidence for three differentially regulated catalase genes in *Neurospora crassa*: effects of oxidative stress, heat shock and development / P. Chary, D. O. Natvig // *J. Bacteriol.* – 1989. – Vol. 171, № 5. – P. 2646 – 2652.
171. Chen D. Global transcriptional response of fission yeast to environmental stress / D. Chen [et al.] // *Mol. Biol. Cell.* – 2003. – Vol. 14, № 2. – P. 214 – 229.
172. Cheng Y. J. Enhanced salt stress tolerance in transgenic potato plants expressing IbMYB1, a sweet potato transcription factor / Y. J. Cheng, M. D. Kim, X. P. Deng [et al.] // *Microbiol. Biotechnol.* – 2013. – Vol. 23. – P. 1737 – 1746.
173. Clint G. M. Influx of ^{137}Cs into hyphae of basidiomycete fungi / G. M. Clint, J. Dighton, S. Rees // *Mycolog. Res.* – 1991. – Vol. 95. – P. 1047 – 1051.
174. Collinson L. P. Inducibility of the response of yeast cells to peroxide stress / L. P. Collinson, I. W. Dawes // *J. Gen. Microbiol.* – 1992. – Vol. 138, № 2. – P. 329 – 335.

175. Cyrne L. Regulation of antioxidant genes expression in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* during stationary phase / L. Cyrne, L. Martins, L. Fernandes [et al.] // Free Rad. Biol. Med. – 2003. – Vol. 34, № 3. – P. 385 – 393.
176. Dadachova E. Ionizing radiation changes the electronic properties of melanin and enhances the growth of melanized fungi / E. Dadachova, R. Bryan, X. Huang [et al.] // PLoS ONE 2. – 2007. – Vol. 457. – P. 1371 – 1386.
177. Das D. Effect of Gamma Radiation on Zinc Tolerance Efficiency of *Aspergillus terreus* Thorn / D. Das A. Chakraborty, S. C. Santra // Current Microbiol. – 2016. – Vol. 72, № 3. – P. 248 – 258.
178. Davies J. M. Transient adaptation to oxidative stress in yeast / J. M. Davies, C. V. Lowry, K. J. Davies // Arch. Biochem. Biophys. – 1995. – Vol. 317, № 1. – P. 1 – 6.
179. Davies Jr. F. T. Mycorrhizal fungi enhance accumulation and tolerance of chromium in sunflower (*Helianthus annuus*) / Jr. F. T. Davies, J. D. Puryear, R. J. Newton [et al.] // J. of Plant Physiol. – 2001. – Vol. 159. – P. 777 – 786.
180. Davis R. H. Neurospora. Contributions of the model organism. Part.10. Stress / R. H. Davis. – Oxford: University Press, 2000. – P. 155– 169.
181. de Boulois H. D. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the root uptake and translocation of radiocaesium / H. D. de Boulois, B. Delvaux, S. Declerck // Environ Poll. – 2005. – Vol. 134. – P. 515 – 524.
182. de Boulois H. D. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on uranium accumulation by plants / H. D. Dupré de Boulois, E. J. Joner, C. Leyval [et al.] // J. of Env. Radioact. – Vol. 99, № 5. – 2008. – P. 775 – 784.
183. Debeaupuis J-P. Catalases of *Aspergillus fumigatus* / J-P. Debeaupuis, K. Shibuya, B. Philippe, [et al.] // Infect. Immun. – 2002. – Vol. 71, № 6. – P. 3551 – 3562.

184. Del L. A. The activated oxygen role of peroxisomes in senescence / L. A. Del, G. M. Pastori, J. M. Palma [et al.] // *Plant. Physiology*. – 1998. – Vol. 116, №. 4. – P. 1195 – 1200.
185. Devell L. Initial observations of fallout from the reactor accident at Chernobyl / L. Devell, H. Tovedal, U. Pergstrom [et al.] // *Nature*. – 1986. – Vol. 321 (6067). – P. 192 – 193.
186. Dhimi, P. S. Biosorption of radionuclides by *Rhizopus arrhizus* / P. S. Dhimi, V. Gopalakrishnan, Kannan R. / *Biotechnol.* – 1998. – Vol. 20. – P. 225 – 228.
187. Dhimi P. S. Biosorption of Americium using Various Biomasses of *Rhizopus* Species/ P. S. Dhimi, R. Kannan, P.W. Naik [et al.] // *BARC Newsletter*. – 2002. – P. 78 – 82.
188. Díaz A. Structure –Function Relationships in Fungal Large-Subunit Catalases / A. Díaz, V-J. Valdés, E. Rudiño-Piñera [et al.] // *J. Mol. Biol.* – 2009. – Vol. 386. – P. 218 – 232.
189. Dighton J. Uptake and immobilization of caesium in UK grassland and forest soils by fungi following the Chernobyl accident *Fungi and Environmental Change* / J. Dighton, G. M. Terry // eds.: J. C. Frankland, N. Magan, G. M. Gadd – Cambridge: Cambridge University Press, 1996. – P. 184 – 200.
190. Dighton J. Fungi and ionizing radiation from radionuclides / J. Dighton, T. Tugay, N. Zhdanova // *FEMS Microbiol. Lett.* – 2008. – Vol. 281. – P. 109 – 120.
191. Dorival M. Catalase activity is stimulated by H₂O₂ in rich culture medium and is required for H₂O₂ resistance and adaptation in yeast / M. Dorival, A. M. English // *Redox Biology*. – 2014. – Vol. 2. – P. 308 – 313.
192. Doyle W. A. Two substrate interaction sites in lignin peroxidase revealed by site-directed mutagenesis / W. A. Doyle, W. Blodig, N. C. Veitch [et al.] // *Biochemistry*. – 1998. – Vol. 27, № 37(43). – P. 15097 – 15105.

193. Dröge W. Free radicals and physiological control of cell function / W. Dröge // *Physiol. Rev.* – 2002. – Vol. 82, № 1. – P. 47 – 95.
194. Dubrova Y. E. Human minisatellite mutation rate after the Chernobyl accident / Y. E. Dubrova, V. N. Nesterov, N. G. Krouchinsky [et al.] // *Nature.* – 1996 – Vol. 380, № 6576. – P. 683 – 686.
195. Dunand C. Distribution of superoxide and hydrogen peroxide in Arabidopsis root and their influence on root development: possible interaction with peroxidases / C. Dunand, M. Crevecoeur, C. Penel // *New Phytol.* – 2007. – Vol. 174. – P. 332 – 341.
196. Dzalamidze I. A. Microscopic fungi – aspergillus versicolor – d - 1 – the active producer of protein / I. A. Dzalamidze, N. G. Zakariashvili, L. U. Kutateladze, [et al.] // *Annals of agrarian sci.* – 2015. – Vol. 13, № 1.
197. Edgar R. S. Peroxiredoxins are conserved markers of circadian rhythms / R. S. Edgar [et al.] // *Nature.* – 2012. – Vol. 485. – P. 459 – 464.
198. Fabrizio P. Superoxide is a mediator of an altruistic aging program in *Saccharomyces cerevisiae* / P. Fabrizio, L. Battistella, L. Vardavas [et al.] // *J. Cell. Biol.* – 2004. – Vol. 166, № 7. – P. 1055 – 1067.
199. Fang G. C. The SOD2 gene, encoding a manganese-type superoxide dismutase, is up-regulated during conidiogenesis in the plant pathogenic fungus *Colletotrichum graminicola* / G. C. Fang, R. M. Hanau, L. J. Vaillancourt // *Fungal Genetics and Biology.* – 2002. – Vol. 36. – P. 155 – 165.
200. Francis A. J. Microbial transformations of plutonium / A. J. Francis, C. J. Dodge, T. Ohnuki // *J. Nucl. Radiochem. Sci.* – 2007. – Vol. 8. – P. 121 – 126.
201. Francis A. J. Microbial mobilization of plutonium and other actinides from contaminated soil / A. J. Francis, C. J. Dodge // *J. of Env. Radioact.* – 2015. – Vol. 150. – P. 277 – 285.

202. Fridovich I. Superoxide radical and superoxide dismutases / I. Fridovich // *Annu. Rev. Biochem.* – 1995. – Vol. 64. – P. 97 – 112.
203. Frohner, I. E. *Candida albicans* cell surface superoxide dismutases degrade host-derived reactive oxygen species to escape innate immune surveillance / I. E. Frohner, C. Bourgeois, K. Yatsyk, [et al.] // *Mol. Microbiol.* – 2009. – Vol. 71. – P. 240 – 252.
204. Gadd G. Metals, minerals and microbes: geomicrobiology and bioremediation / G. Gadd // *Microbiology.* – 2010. – Vol. 156 – P. 609 – 693.
205. Galanda D. Mycoremediation: the study of transfer for plutonium and americium uptake from the ground / D. Galanda, L. Matel, J. Strisovska [et al.] // *J. Radioanal Chem.* – 2014. – Vol. 299. – P. 1411 – 1416.
206. Garcer R. Light-dependent decrease in alcohol dehydrogenase activity of *Phycomyces* / R. Garcer, J. R. Medina // *Exp. Mycol.* – 1985. – Vol. 9. – P. 94 – 98.
207. Garaudée S. Allosteric effects in norbadiolone A. A clue for the accumulation process of ^{137}Cs in mushrooms? / S. Garaudée, M. Elhabiri, D. Kalny [et al.] // *Chem. Comm.* – 2002. – Vol. 9. – P. 944 – 945.
208. Garnier-Laplace J. Establishing relationships between environmental exposures to radionuclides and the consequences for wildlife: inferences and weight of evidence / J. Garnier-Laplace, F. Alonzob, C. Adam-Guillerminb // *ICRP.* – 2013. – P. 295 – 303.
209. Gasch A. P. Genomic expression programs in the response of yeast cells to environmental changes / A. P. Gasch, P. T. Spellman, C. M. Kao [et al.] // *Mol. Biol. Cell.* 2000. – Vol. 11. – P. 4241 – 4257.
2010. Gastberger M. ^{90}Sr and ^{137}Cs in environmental samples from Dolon near Semipalatinsk nuclear test site / M. Gastberger, F. Steinhausler, M. H. Gerzabek, [et al.] // *Health Physics.* – 2000. – Vol. 79, № 3. – P. 257 – 265.

211. Gaychenko V. A. Peculiarities of absorbed dose forming in some wild animals in chornobyl exclusion zone / V. A. Gaychenko, O. Yu. Krainiuk // Ядерна фізика та енергетика. – 2015. – Т. 16, № 3. – С. 287 – 291.
212. Gaychenko V. A. Accumulation of ^{90}Sr by murine skulls at chornobyl exclusion zone and variability of their craniometric features / V. A. Gaychenko, V. M. Tytar [et al.] // Ядерна фізика та енергетика. – 2016. – Т. 17, № 1. – С. 80 – 85.
213. Gillett A. G. A review of ^{137}Cs transfer to fungi and consequences for modelling environmental transfer / A. G. Gillett, N. M. Crout // J. Env. Radioact. – 2000. – Vol. 48. – P. 95 – 121.
214. Godon C. The H_2O_2 stimulon in *Saccharomyces cerevisiae* / C. Godon, G. Lagniel, J. Lee [et al.] // J. Biol. Chem. – 1998. – Vol. 273, № 35. – P. 22480 – 22489.
215. Gonzalez-Flecha B. Homeostatic regulation of intracellular hydrogen peroxide concentration in aerobically growing *Escherichia coli* / B. Gonzalez-Flecha, B. Demple // J. Bacteriol. – 1997. – Vol. 179, № 2. – P. 382 – 388.
216. Guelfi A. Growth inhibition of the filamentous fungus *Aspergillus nidulans* by cadmium: an antioxidant enzyme approach / A. Guelfi, R. A. Azevedo, P. J. Lea [et al.] // J. Gen. Appl. Microbiol. – 2003. – Vol. 49. – P. 63 – 73.
217. Gupta A. S. Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants that overexpress chloroplastic Cu/Zn superoxide dismutase / A. S. Gupta, J. L. Heinen, A. S. Holaday [et al.] // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. – 1993. – Vol. 90, № 4. – P. 1629 – 1633.
218. Gutteridge J. M. Antioxidants, nutritional supplements and life-threatening diseases / J. M. Gutteridge // Br. J. Biomed. Sci. – 1994. – Vol. 51. – P. 288 – 295.
219. Haselwandter K. Accumulation of radionuclides in fungi. Metal Ions in Fungi / K. Haselwandter // eds. M. Berreck, G. Winkelmann, D. R. Winge. – New York: Marcel Dekker, 1994. – P. 259 – 257.

220. Hauser M.-T. Transgenerational Epigenetic Inheritance in Plant / M. T. Hauser, W. Aufsatz, C. Jonak, Ch. Luschnig // *Biochim. Biophys. Acta.* – 2011. – Vol. 189, № 8. – P. 1 – 10.
221. Hansberg W. Hyperoxidant states cause microbial cell differentiation by cell isolation from dioxygen / W. Hansberg, J. Aguirre // *J. Theoretical Biology.* – 1989. – Vol. 142, № 2. – P. 287 – 293.
222. Hansberg W. Fungal catalases: function, phylogenetic origin and structure / W. Hansberg, R. Salas-Lizana, L. Domínguez // *Arch. Biochem. Biophys.* – 2012. – Vol. 525. – P. 170 – 180.
223. Holdom M. D. The Cu,Zn superoxide dismutases of *Aspergillus flavus*, *Aspergillus niger*, *Aspergillus nidullans*, *Aspergillus terreus*: purification and biochemical comparison with the *Aspergillus fumigatus* Cu, Zn superoxide dismutase / M. D. Holdom, R. J. Hay, A. J. Hamilton // *Infect. Immun.* – 2006. – Vol. 64, № 8. – P. 3326 – 3332.
224. Hwang C. S. Copper- and zinc-containing superoxide dismutase (Cu/ZnSOD) is required for the protection of *Candida albicans* against oxidative stresses and the expression of its full virulence / C. S. Hwang, G. E. Rhie, J. H. Oh [et al.] // *Microbiology.* – 2002. – Vol. 148. – P. 3705 – 3713
225. Ishfaq M. Biochemical and Molecular Studies of Various Enzymes Activity in Fungi / M. Ishfaq , N.Mahmood , Q. Ali [et al.] // *Molecular Plant Breeding.* – 2016. – Vol.7, № 9. – P. 1 – 16.
226. Itah A. Y. Biodegradation of international jet A-1 aviation fuel by microorganisms isolated from aircraft tank and joint hydrant storage systems / A. Y. Itah, A. A. Brooks, B. O. Ogar, A. B. Okure // *Bull Environ. Contam. Toxicol.* – 2009. – Vol. 83, № 3. – P. 318 – 327.
227. Iyer R. Factors underlying the cell growth-related bystander responses to alpha particles / R. Iyer, B. E. Lehnert // *Cancer Res.* – 2000. – Vol. 60, № 5. – P. 1290 – 1298.

228. Izawa S. Importance of catalase in the adaptive response to hydrogen peroxide: analysis of acatalasaemic *Saccharomyces cerevisiae* / S. Izawa, Y. Inoue, A. Kimura // *Biochem. J.* – 1996. – Vol. 15. – P. 61 – 67.
229. Jackson N. E. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on uptake of ⁹⁰Sr from soil by soybeans / N. E. Jackson, R. H. Miller, R. E. Franklin // *Soil. Biol. Biochem.* – 1973. – Vol. 5. – P. 205 – 212.
230. Jamieson D. J. Analysis of the adaptive oxidative stress response of *Candida albicans* / D. J. Jamieson, D. W. S. Stephen, E. C. Terriere // *FEMS Microbiol. Lett.* – 1996. – Vol. 138, № 1. – P. 83 – 88.
231. Jamieson D. J. Oxidative stress responses of the yeast *Saccharomyces cerevisiae* / D. J. Jamieson // *Yeast.* – 1998. – Vol. 14, № 16. – P. 1511 – 1527.
232. Javed S. Status of oxidative stress in breast cancer patients in Pakistani population / S. Javed, M. Ali, F. Ali [et al.] // *Adv. Life Sci.* – 2015. – № 2(3). – P. 115 – 118.
233. Johnson C. H. Redundancy, phylogeny and differential expression of *Histoplasma capsulatum* catalases / C. H. Johnson [et al.] // *Microbiology.* – 2002. – Vol. 148. – P. 1129 – 1142.
234. Joutsjoki V. V. Secretion of the *Hormoconis resinae* glucoamylase P enzyme from *Trichoderma reesei* directed by the natural and the *cbh1* gene secretion signal / V. V. Joutsjoki, M. Kuittinen, T. K. Torkkeli [et al.] // *FEMS Microbiol Lett.* – 1993. – V. 112, № 3. – P. 281 – 286.
235. Jussila J. Spores of *Aspergillus versicolor* isolated from indoor air of a moisture-damaged building provoke acute inflammation in mouse lungs / J. Jussila, H. Komulainen, V. M. Kosma [et al.] // *Inhal Toxicol.* – 2002. – Vol. 14, № 12. – P. 1261 – 1277.
236. Kashparov V. A. Dissolution kinetics of particles of irradiated Chernobyl nuclear fuel: influence of pH and oxidation state on the release of radionuclides in the contaminated soil of Chernobyl / V. A. Kashparov,

- V. P. Protsak, N. Ahamdach [et al.] // J. of Nuclear Materials. – 2000. – Vol. 279. – P. 225 – 233.
237. Kashparov V. A. Hot particle at Chernobyl / V. A. Kashparov // Env. Sci. & Pollut. Res. – 2003. – Vol. 1, № 1. – P. 21 – 30.
238. Kashparov V. A Kinetics of dissolution of Chernobyl fuel particulates in soil in natural condition / V. A. Kashparov, N. Ahamdach, S. I. Zvarich [et al.] // J. of Env. Radioact. – 2004. – Vol. 72. – P. 335 – 353.
239. Kawasaki L. Two divergent catalase genes are differently regulated during *Aspergillus nidulans* development and oxidative stress / L. Kawasaki, D. Wysong, R. Diamond [et al.] // J. Bacteriol. – 1997. – Vol. 179, № 10. – P. 3284 – 3292.
240. Kim H. J. Identification and characterization of *Sclerotinia sclerotiorum* NADPH oxidases / H. J. Kim, C. Chen, M. Kabbage [et al.] // Appl. Env. Microbiol. – 2011. – Vol. 77. – P. 7721 – 7729.
241. Kohen R. Oxidation of Biological Systems: Oxidative Stress Phenomena, Antioxidants, Redox Reactions, and Methods for Their Quantification / R. Kohen, A. Nyska // Toxicologic pathology. – 2002. – Vol. 30, № 6. – P. 620 – 650.
242. Krasnov V. P. ^{137}Cs redistribution in time in wet bory and sugrudyy soils in forests of ukrainian polissia / V. P. Krasnov, T. V. Kurbet, Z. M. Shelest [et al.] // Ядерна фізика та енергетика. – 2016. – Т. 17, № 1. – С. 63 – 68.
243. Kruyts N. Soil organic horizons as a major source for radiocesium biorecycling in forest ecosystems / N. Kruyts, B. Delvaux // J. Env. Radioact. – 2002. – Vol. 58. – P. 175 – 190.
244. Lamarre C. *Candida albicans* expresses an unusual cytoplasmic manganese-containing superoxide dismutase (SOD3 gene product) upon the entry and during the stationary phase / C. Lamarre, J. D. LeMay, N. Deslauriers [et al.] // J. Biol. Chem. – 2001. – Vol. 276, № 23. – P. 43784 – 43791.

245. Lambou K. Functional analysis of the superoxide dismutase family in *Aspergillus fumigatus* mmi_7024 / K. Lambou, C. Lamarre, R. Beau [et al.] // *Molecular Microbiology*. – 2010. – Vol. 75, №4. – P. 910 – 923.
246. Lanfranco L. The mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* possesses a CuZn superoxide dismutase that Is Up-Regulated during Symbiosis with Legume Hosts / L. Lanfranco, M. Novero, P. Bonfante // *Plant Physiology*. – 2005. – Vol. 137, № 4. – P. 1319 – 1330.
247. Latge J. P. Ultrastructure and composition of the conidial wall of *Cladosporium cladosporioides* / J. P. Latge, H. Bouziane, M. Diaquin // *Can. J. Microbiol.* – 1988. – Vol. 34, № 12. – P. 1325 – 1329.
248. Leake J. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning / J. Leake, D. Johnson, D. Donnelly [et al.] // *Can. J. Bot.* – 2004. – Vol. 82. – P. 1016 – 1045.
249. Lee J. H. Protective role of superoxide dismutases against ionizing radiation in yeast / J. H. Lee, I. Y. Choi, I. S. Kil [et al.] // *Biophys. Biochim Acta.* – 2001. – Vol. 152, № 2. – P. 191 – 198.
250. Lee J. H. Uptake and translocation of plutonium in two plant species using hydroponics / J. H. Lee, L. R. Hossner, Jr. M. Attrep [et al.] // *Env. Pollut.* – 2002. – Vol. 120. – P. 173 – 82.
251. Lee J. Yap1 and Skn7 control two specialized oxidative stress response regulons in yeast / J. Lee, C. Godon, G. Lagniel [et al.] // *J. Biol. Chem.* – 1999. – Vol. 274, № 23. – P. 16040 – 16046.
252. Lehto J. Americium in the Finnish environment / J. Lehto // *Boreal Env. Res.* – 2009. – Vol. 1. – P. 427 – 437.
253. Leuthner A. A. H₂O₂-producing glyoxal oxidase is required for filamentous growth and pathogenicity of *Ustilago maydis* / A. Leuthner, C. Ichinder, E. Oechmen [et al.] // *Mol. Gen. Genomics.* – 2005. – Vol. 272, № 6. – P. 639 – 650.

254. Li C. X. *Candida albicans* adapts to host copper during infection by swapping metal cofactors for superoxide dismutase / C. X. Li, J. E. Gleason, S. X. Zhang [et al.] // PNAS. – 2015. – № 8. – P. 5336 – 5342. Режим доступа до журналу www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1513447112.
255. Li Q. Oxidative stress in industrial fungi / Q. Li, L. M. Harvey, B. McNeil // Critical Reviews in Biotechnology. – 2009. – Vol. 29, № 3. – P. 199 – 213.
256. Lindahl B. D. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest / B. D. Lindahl, K. Ihrmark, J. Boberg [et al.] // New Phytol. – 2007. – Vol. 173. – P. 611 – 620.
257. Little J. B. Radiation-induced genomic instability / J. B. Little // Int. J. Radiat. Biol. – 1998. – Vol. 74, № 6. – P. 663 – 671.
258. Liu J. Transcript profiling coupled with spatial expression analyses reveals genes involved in distinct developmental stages of an arbuscular mycorrhizal symbiosis / J. Liu, L. A. Blaylock, G. Endre [et al.] // Plant Cell. – 2003. – Vol. 15. – P. 2106 – 2123.
259. Liua L. Biosorption of ²⁴¹Am by *Rhizopus arrhizus*: preliminary investigation and evaluation / L. Liua, Y. S. Luob [et al.] // Applied Radiation and Isotopes. – 2002. – Vol. 57. – P. 139 – 143.
260. Livanos P. Plant cell division: ROS homeostasis is required / P. Livanos, P. Apostolakos, B. Galatis // Plant Signal. Behav. – 2012. – Vol. 7. – P. 771 – 778.
261. Luo S. Biosorption of americium-241 by *Candida* sp. / S. Luo, N. Liu, T. Zhangb [et al.] // Radiochim. Acta. – 2003. – Vol. 91. – P. 315 – 318.
262. Lushchak V. I. Adaptive response to oxidative stress: Bacteria, fungi, plants and animals / V. I. Lushchak // Comparative Bioch. and Phys. Part C: Toxic. & Pharm. – 2011. – Vol. 153. – P. 175 – 190.
263. Machwe A. Identification of the heat shock protein of *Neurospora crassa* corresponding to the stress-inducible peroxidase / A. Machwe, M. Kapoor // Biochem. Biophys. Res. Com. – 1993. – Vol. 196, № 3. – P. 692 – 698.

264. Mager W. H. Stress-induced transcriptional activation / W. H. Mager, A. J. De Kruijff // *J. Microbiol. Rev.* – 1995. – Vol. 59. – P. 506 – 531.
265. Marbach I. Pectin a second inducer for laccase production by *Botrytis cinerea* / I. Marbach, E. Harel, A. M. Mayer // *Phytochemistry.* – 1985. – Vol. 24. – P. 2559 – 2561.
266. Martchenko M. Superoxide dismutases in *Candida albicans*: transcriptional regulation and functional characterization of the hyphal-induced SOD5 GENE / M. Martchenko, A. M. Alarso, D. Harcus [et al.] // *Mol. Biol. Cell* – 2004. – Vol. 15, № 2. – P. 456 – 467.
267. Massarin S. Effects of chronic uranium exposure on life history and physiology of *Daphnia magna* over three successive generations / S. Massarin, F. Alonzo, L. Garcia-Sanchez // *Aquat Toxicol.* – 2010. – Vol. 99, № 1(3). – P. 309 – 319.
268. Michán Sh. Asexual development is increased in *Neurospora crassa* cat-3 null mutant strains / Sh. Michán, F. Lledias, W. Hansberg // *Eukaryotic cell.* – 2003. – Vol. 2, №. 4. – P. 798 – 808.
269. Michán Sh. Regulation and oxidation of two large monofunctional catalases / Sh. Michán, F. Lledias, W. Hansberg // *Free Rad. Biol. Chem.* – 2002. – Vol. 33, №. 4. – P. 521 – 532.
270. Mietelski J. W. ^{90}Sr and $^{239+240}\text{Pu}$, ^{238}Pu , ^{241}Am in some samples of mushrooms and forest soils from Poland / J. W. Mietelski, J. L. la Rosa, A. Ghods // *J. Radioanalyt. Nucl. Chem.* – 1993. – № 179. – P. 243 – 258.
271. Mimutinovic S. Epigenomic Stress Response. Knockdown of DNAmethyltransferase 1 triggers an intra-S-phase arrest of DNA replication and induction of stress response genes / S. Mimutinovic, Q. Zhuang, A. Niveleau, M. Szyf // *J. Biol. Chem.* – 2003. – Vol. 278, № 17. – P. 14985 – 14995.
272. Mir A. A. Systematic characterization of the peroxidase gene family provides new insights into fungal pathogenicity in *Magnaporthe oryzae*

- / A. A. Mir, S-Y. Park, Md. A. Sadat [et al.]// Scientific Reports. – 2015. – Vol. 5. – Article number: 11831.
273. Mirocha E. J. Growth of fungi on an inorganic medium / E. J. Mirocha, J. E. de Vay // Canad. J. Microbiol. – 1971. – Vol. 17, № 11. – P. 1373 – 1378.
274. Mironenko N. V. Intraspecific variation in gamma-radiation resistance and genomic structure in the filamentous fungus *Alternaria alternata*: a case study of strains inhabiting Chernobyl Reactor No. 4 / N. V. Mironenko, I. A. Alekhina, N. N. Zhdanova, S. A. Bulat // Ecotox. Environ. Safety. – 2000.– Vol. 45. – P. 177 – 187.
275. Moore D. Fungal morphogenesis / D. Moore – Cambridge: University Press, 1998. – 469 p.
276. Mothersill C. Expression of delayed toxicity and lethal mutations in the progeny of human cell surviving exposure to radiation and other environmental mutagens / C. Mothersill, V. Crean, M. Lyons // Int. J. Radiat. Biol. – 1998. – Vol. 74, № 6. – P. 673 – 680.
277. Muhammad I. Biochemical and Molecular Studies of Various Enzymes Activity in Fungi / I. Muhammad, M. Nasir, A. Qurban [et al.] // Molecular Plant Breeding. – 2016. – Vol. 7, № 9. doi: 10.5376/ mpb.2016.07.0009.
278. Narasipura S. D. Characterization of *Cryptococcus neoformans* variety gattii SOD2 reveals distinct roles of the two superoxide dismutases in fungal biology and virulence / S. D. Narasipura, V. Chaturvedi, S. Chaturvedi // Mol. Microbiol. – 2005. – Vol. 55. – P. 1782 – 1800.
279. Nelson S. L. Spectrum of X-ray-induced mutations in the human hprt gene / S. L. Nelson, C. R. Giver, A. J. Grosovsky // Carcinogenesis. – 1994. – Vol. 15, № 3. – P. 495 – 502.
280. Neu M. P. Plutonium spectation affected by environmental bacteria / M. P. Neu, G. A. Icopini, S. D. Reilly // Radiochim Acta. – 2005. – Vol. 93. – P. 705 – 714.

281. Nikolaou E. Phylogenetic diversity of stress signalling pathways in fungi / E. Nikolaou, I. Agrafioti, M. Stumpf [et al.] // *BMC Evol. Biol.* – 2009. – Vol. 9. – P. 44.
282. Nishida M. Hydrogen sulfide anion regulates redox signaling via electrophile sulfhydration / M. Nishida, T. Sawa, N. Kitajima [et al.] // *Nat. Chem. Biol.* – 2012. – Vol. 8. – P. 714 – 724.
283. Novo E. Redox mechanisms in hepatic chronic wound healing and fibrogenesis / E. Novo, M. Parola // *Fibrogenesis Tissue Repair.* – 2008. – Vol. 1. – P. 5.
284. Olishevskaya S. V. Influence of copper ions on the fatty acid profiles of soil filamentous fungi / S. V. Olishevskaya, V. Yu, N. M. Karpenko [et al.] // *Мікробіол. журн.* – 2008. – Т. 70, № 6. – С. 60 – 67.
285. Olsen R. A. Soil fungi and the fate of radiocesium in the soil ecosystem – a discussion of possible mechanisms involved in the radiocaesium accumulation in fungi, and the role of fungi as a Cs-sink in the soil / R. A. Olsen, E. Jøner, L. R. Bakken // *Transfer of Radionuclides in Natural and Semi-Natural Environments* / eds. G. Desmet, P. Nassimbeni, M. Belli. – London: Elsevier Applied Science, 1990. – P. 657 – 663.
286. Owusu-Ansah E. Reactive oxygen species prime *Drosophila* haematopoietic progenitors for differentiation / E. Owusu-Ansah, U. Banerjee // *Nature.* – 2009. – Vol. 461. – P. 537 – 541.
287. Paatero J. Transfer of plutonium, americium and curium from fallout into reindeer after the Chernobyl accident / J. Paatero, T. Jaakkola // *Boreal Env. Res.* – 1998. – Vol. 3. – P. 181 – 189.
288. Pareniuk O. Modification of ^{137}Cs transfer to rape (*Brassica napus* L.) phytomass under the influence of soil microorganisms / O. Pareniuk, K. Shavanova, J. P. Lacey [et al.] // *J. Env. Radioact.* – 2015. – Vol. 149. – P. 73 – 80.
289. Parisot F. DNA alterations and effects on growth and reproduction in *Daphnia magna* during chronic exposure to gamma radiation over three

- successive generations / F. Parisot, J. P. Bourdineaud, D. Plaire [et al.] // *Aquat Toxicol.* – 2015. – № 6. – P. 27 – 36.
290. Parkinson S. M. The quantity and fate of carbon assimilated from CO, by *Fusarium oxysporum* grown under oligotrophic and near oligotrophic conditions / S. M. Parkinson, [et al.] // *Mycol. Res.* – 1991. – № 95. – P. 1345 – 1349.
291. Parsons A. J. What can we learn about soil erosion from the use of ^{137}Cs ? / A. J. Parsons, I. D. L. Foster // *Earth-Science Reviews.* – 2011. – Vol. 108. – P. 101 – 113.
292. Paton B. Ye. The Chernobyl catastrophe in Ukraine: causes of the accident and lessons learned / B. E. Paton, V. G. Barjakhtar, B. S. Prister [et al.] // *Environ Sci. Pollut Res.* – 2003. – Vol. 1. – P. 3 – 12.
293. Penrose W. R. Mobilite of plutonium and americium through shallow aquifer in a semiaridregion / W. R. Penrose, W. L. Polzer, E. H. Essingt [et al.] // *Env. Sci. Techol.* – 1990. – Vol. 24. – P. 228 – 234.
294. Pereira M. D. Acquisition of tolerance against oxidative damage in *Saccharomyces cerevisiae* / M. D. Pereira, E. C. Eleutherio, A. D. Panek // *BMC Microbiol.* – 2001. – Vol. 1.– P. 11 – 17.
295. Plonka P. M. Melanin synthesis in microorganisms – biotechnological and medical aspects / P. M. Plonka, M. Grabacka // *Acta Biochim Pol.* – 2006. – Vol. 53, № 3. – C. 429 – 443.
296. Pollanen R. Transport of radioactive from the Chernobyl accident / R. Pollanen, I. Valkama, H. Toivonen // *Atmospheric Env.* – 1997. – Vol. 31. – P. 3575 – 3590.
297. Poyedinok N. Effect of Light Wavelengths and Coherence on Growth, Enzymes Activity, and Melanin Accumulation of Liquid-Cultured *Inonotus obliquus* (Ach.:Pers.) Pilát / N. Poyedinok, O. Mykhaylova, T. Tugay [et al.] // *Appl. Biochem. Biotechnol.* – 2015. – Vol. 176. – P. 333 – 343.
298. Pósci I. Comparison of gene expression signatures of diamide, H_2O_2 and menadione exposed *Aspergillus nidulans* cultures – linking transcription

- changes to cellular physiology / I. Pósci [et al.] // *BMC Genomic.* – 2005 – Vol. 6. – P. 182 – 200.
299. Radiation induced effectson plants and animals / Environmental consequences of the Chernobyl accident and their remediation : twenty years of experience, report of the Chernobyl Forum Expert Group ‘Environment’. — Vienna: International Atomic Energy Agency, 2006. – P. 125 – 140.
300. Ragon M. Sunlight-exposed biofilm microbial communities are naturally resistant to Chernobyl ionizing-radiation levels / M. Ragon [et al.] // *PLoS ONE* 2. – 2011. – № 6. – P. 2 – 18.
301. Renchaw J. C. Impact of the F(III)-reducing bacteria *Geobacter sulfurreduens* and *Shewanella oneidensis* on the speciation of plutonium / J. C. Renchaw, N. Law. N. Geissler [et al.] // *Biogeochemistry.* – 2009. – Vol. 94. – P. 191 – 196.
302. Rhee S. G. Peroxiredoxin functions as a peroxidase and a regulator and sensor of local peroxides / S. G. Rhee, H. A. Woo, I. S. Kil [et al. // *J. Biol. Chem.* – 2012. – Vol. 287. – P. 4403 – 4410.
303. Robertson K. D. DNMT1 forms a complex with Rb, E2F1 and HDAC1 and represses transcription from E2F-responsive promoters / K. D. Robertson, S. Ait Si-Ali, T. Yokochi [et al.] // *Nat. Genet.* – 2000. – Vol. 25. – P. 338 – 342.
304. Robertson K. L. DNA methylation: past, present and future directions / K. L. Robertson, P. Jones // *Carcinogenesis.* – 2000. – Vol. 21, № 3. – P. 461 – 467.
305. Rodriguez R. Balancing the generation and elimination of reactive oxygen species / R. Rodriguez, R. Redman // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2005. – Vol. 102. – P. 3175 – 3176.
306. Ruis H. Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defence / H. Ruis, F. Koller // Cold Spring Harbor. – NY.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1997. – P. 309 – 342.

307. Salbu V. D. Hot Particle in Accidental Releases From Chernobyl and Windscale Nuclefr Installation / V. D. Salbu, T. Krekling, D. H. Oughton [et al.] // *Analyst*. – 1994. – Vol.119. – P. 125 – 130.
308. Salminen S. Americium and curium deposition in Finland Chernobyl accident / S. Salminen, J. Paatero, T. Jaakkota [et al.] // *Radiochim. Acta*. – 2005. – Vol. 93. – P. 771 – 779.
309. San-Blas G. *Cladosporium carrionii* and *Hormoconis resinae* (*C.resinae*): cell wall and melanin studies / G. San-Blas, O. Guanipa, B. Moreno [et al.] // *Curr. Microbiol.* – 1996. – Vol. 32, № 1. – P. 11 – 16.
310. Scandalios J. G. Oxygen stress and superoxide dismutases / J. G. Scandalios // *Plant. Physiology*. – 1993. – Vol. 101, № 1. – P. 7 – 12.
311. Schopfer F. J. Formation and signaling actions of electrophilic lipids / F. J. Schopfer, C. Cipollina, B. A. Freeman // *Chem. Rev.* – 2011. – Vol. 111. – P. 5997 – 6021.
312. Scott B. Role of reactive oxygen species in fungal cellular differentiations / B. Scott, C. J. Eaton // *Curr. Opin. Microbiol.* – 2008. – Vol. 11. – P. 488 – 493.
313. Sea K. Insights into the Role of the Unusual Disulfide Bond in Copper-Zinc Superoxide Dismutase // K. Sea, S. H. Sohn, A. Durazo // *J. Biol. Chem.* – 2015. – Vol. 290, № 4. – P. 2405 – 2418.
314. Sîrbu T. Activity of catalase of micromycetes from Moldovan soils / T. Sîrbu // *Bulletin UASVM, Agriculture*. – 2008. – Vol. 65. – P. 398.
315. Sokolik G. A. Soil-plant transfer of plutonium and americium in contaminated regions of Belarus after the Chernobyl catastrophe / G. A. Sokolik, S. V. Ovsiannikova, S. L. Ivanova // *Env. Inter.* – 2004. – Vol. 30. – P. 939 – 947.
316. Stohl, A. Xenon-133 and caesium-137 releases into the atmosphere from the Fukushima Dai-ichi nuclear power plant: determination of the source term, atmospheric dispersion, and deposition / A. Stohl, P. Seibert, G. Wotawa [et al.] // *Chem. Phys.* – Vol.12. – P. 2313 – 2343.

317. Suh Y. A. Cell transformation by the superoxide-generating oxidase Mox1 / Y. A. Suh, R. S. Arnold, B. Lassegue // *Nature*. – 1999. – Vol. 401. – P. 79 – 82.
318. Tainer J. A. Structure and mechanism of copper, zinc superoxide dismutase / J. A. Tainer, E. D. Getzoff, J. S. Richardson, D. C. Richardson // *Nature*. – 1983. – Vol. 306(5940). – P. 284 – 287.
319. Teherani D. K. Determination of ^{134}Cs and ^{137}Cs radioisotopes in various mushrooms from Austria one year after the Chernobyl incident / D. K. Teherani D. K. // *J. Radioanal. Nucl. Chem. Lett.* – 1988. – Vol. 6. – P. 401 – 406.
320. The Mycota. Superoxide dismutases and catalases in fungi In /D. O. Natvig, K. Sylvester, W. N. Dvorachek [et al.] // eds. R. Brambl, G. Marzluf. – Berlin : Springer-Verlag, 1996. – P.191 – 209.
321. Theopold U. Developmental biology: a bad boy comes good / U. Theopold // *Nature*. – 2009. – Vol. 461. – P. 486 – 487.
322. Thiyagarajan A. Optimizaton of extracellular peroxidase production from *Coprinus* sp. / A. Thiyagarajan, K. Saravanakumar, V. Kaviyarasan // *In. J. of Scence and Tech.* – 2008. – Vol. 1, №7. – P. 1 – 5.
323. Tisch D. Crossroads between light response and nutrient signalling: ENV1 and PhLP1 act as mutual regulatory pair in *Trichoderma reesei* / D. Tisch, Schuster A., Schmoll M. // *BMC Genomics*. – 2014. – Vol. 15, № 4. – P. 425. doi: 10.1186/1471-2164-15-425.
324. Trappe M. J. Cesium radioisotope content of wild edible fungi, mineral soil, and surface litter in western North America after the Fukushima nuclear accident. / M. J. Trappe, L. D. Minc, K. S. Kittredge [et al.] // *Canadian J. of Forest Research*. – 2014. – Vol. 44, № 11. – P. 1441 – 1452.
325. Tripathy B. C. Reactive oxygen species generation and signaling in plants / B. C. Tripathy, R. Oelmuller // *Plant Signal. Behav.* – 2012. – Vol. 7. – P. 1621 – 1633.

326. Tsukagoshi H. Transcriptional regulation of ROS controls transition from proliferation to differentiation in the root / H. Tsukagoshi, W. Busch, P. N. Benfey // *Cell*. – 2010. – Vol. 143. – P. 606 – 616.
327. Tugay T. The influence of ionizing radiation on spore germination and emergent hyphal growth response reactions of microfungi / T. Tugay, N. N. Zhdanova, V. A. Zheltonozhsky [et al.] // *Mycologia*. – 2006. – Vol. 98, № 4. – P. 521 – 527.
328. Tugay T. I. Effects of ionizing radiation on the antioxidant system of microscopic fungi with radioadaptive properties found in the Chernobyl exclusion zone / T. I. Tugay, M. V. Zheltonozhskaya, L. V. Sadovnikov [et al.] // *Health Physics - Radiation Safety Journal*. – 2011. – Vol. 101, № 4. – P. 375 – 382.
329. Tugay T. Prospects for using low-intensity ionizing and laser radiation to enhance the melanin biosynthesis with fungi / T. Tugay, N. Poyedinok, A. Tugay, // *The Fourth International Conference on Radiation and Applications in Various Fields of Research (RAD 2016)*, 23 – 27 May, 2016, Niš, Serbia. – Book of abstracts. – P. 66.
330. Venugopalan V. Characterization of canthaxanthin isomers isolated from a new soil *Dietzia* sp. and their antioxidant activities / V. Venugopalan, S. K. Tripathi, P. J. Nahar [et al.] // *Microbiol. Biotechnol.* – 2013. – Vol. 23. – P. 237 – 245.
331. Vinichuk M. M. Accumulation of radiocaesium by the mycelium and fruit bodies of mushrooms in the soils of forest ecosystems / M. M. Vinichuk, M. Dolhilevych // *Bull. Agrar. Sci.* – 2005. – Vol. 9. – P. 52 – 54.
332. Wainwright M. Oligotrophic growth of fungi: stress or natural state / M. Wainwright // *In Stress Tolerance of Fungi* / ed. D. H. Jennings – New York: Marcel Dekker, 1993. – P. 127 – 144.
333. Wang K. Redox homeostasis: the linchpin in stem cell self-renewal and differentiation / K. Wang, T. Zhang, Q. Dong // *Cell Death Dis.* – 2013. – Vol. 4. – P. 537.

334. Welinder K. G. Plant peroxidases. Their primary, secondary and tertiary structures, and relation to cytochrome c peroxidase / K. G. Welinder // Eur J. Biochem. – 1985. – Vol. 151. – P. 497 – 450.
335. Wildung R. E. Plutonium interactions with soil microbial metabolites: effect on plutonium sorption by soil / R. E. Wildung, T. R. Garland, J. E. M. Rogers // D.O.E. Symp. – 1987. – Vol 59. – P. 1 – 25.
336. Witkamp M. Accumulation of ^{137}Cs by *Trichoderma viride* relative to ^{137}Cs in soil organic matter and soil solution / M. Witkamp // Soil. Sci. – 1968. – Vol. 106. – P. 309 – 311.
337. Xu C. Colloidal cutin-like substances cross-lincd to siderophore decomposition products mobilizing plutonium from contami nated soils / C. Xu, P. H. Santschi, J. Y. Hatcher [et al.] // Env. Sci. Techol. – 2008. – Vol. 62. – P. 8211 – 8217.
338. Xu F. Effects of Redox potential and hydroxyl inhibition on the pH activity profile on fungel laccases / F. Xu // J. Biol. Chem. – 1997. – Vol. 272, №2. – P. 924 – 928.
339. Zámocký M. Two distinct groups of fungal catalase/oxidases / M. Zámocký, P. G. Furtmüller, C. Obinger // Biochem. Soc. Trans. – 2009. – Vol. 37. – P. 772 – 777.
340. Zhdanova N. N. Fungi from Chernobyl: mycobiota of the inner regions of the containment structures of the damaged nuclear reactor / N. N. Zhdanova, V. A. Zakharchenko, V. V. Vember [et al.] // Mycol. Res. – 2000. – Vol. 104. – P. 1421 – 1426.
341. Zhdanova N. N. Accumulation of radionuclides by some micromycetes / N. N. Zhdanova [et al.] // Environ. Radioactivity. – 2003. – Vol. 67 – P. 119 – 130.
342. Zhdanova N. N. Biological activity of fungi isolated from localities of high radioactive pollution / N. N. Zhdanova, N. I. Redchits, T. I. Tugay [et al.] // XIV Congress of European mycologists. 22– 27 sep. 2003 y.: abstracts. – Katsiveli, Ukraine, 2003. – P. 27 – 28.

343. Zhdanova N. N. Ionizing radiation attracts soil fungi / N. N. Zhdanova, T. Tugay, J. Dighton [et al.] // *Mycol. Res.* – 2004. – Vol. 108, № 9. – P. 1089 – 1096.
344. Zheltonozhsky V. Classification of hot particles from the Chernobyl accident and nuclear weapons detonations by non-destructive methods / V. Zheltonozhsky, K. Muck, M. Bondarkov // *J. Environ. radioactiv.* – 2001. – Vol. 57, № 1. – P. 151 – 166.
345. Zheng W. Oxidative stress response of *Inonotus obliquus* induced by hydrogen peroxide / W. Zheng, Y. Zhao, M. Zhang [et al.] // *Medical Mycology.* – 2009. – Vol. 47, № 8. – P. 814 – 823.
346. Zhu J. C. Effect of blue light on conidiation development and glucoamylase enhancement in *Aspergillus niger* / J. C. Zhu, X. J. Wang // *Wei Sheng Wu Xue Bao.* – 2005. – Vol. 45, № 2. – P. 275 – 278.