

ВПЛИВ ІОНІЗУЮЧОГО ОПРОМІНЕННЯ НА АКТИВНІСТЬ ФЕРМЕНТІВ АНТИОКСИДАНТНОГО ЗАХИСТУ *PAECILOMYCES LILACINUS* (THOM) SAMSON

Досліджено рівень активності ферментів антиоксидантного захисту: супероксиддисмутази, каталази та пероксидази в умовах іонізуючого опромінення та за його відсутності у штаму *Paecilomyces lilacinus*, що проявляв радіоадаптивні властивості та контрольного. Було встановлено, що для досліджених штамів характерний високий рівень активності супероксиддисмутази (200–800 од. акт./мг білка), позаклітинної та внутрішньоклітинної каталази (0,02–40 ммоль · хв⁻¹ · мг⁻¹ білка) та пероксидази (0,2–4 ммоль · хв⁻¹ · мг⁻¹ білка). Іонізуюче випромінювання було індуктором суттєвих змін в активності досліджуваних ферментів у контрольного штаму (від відсутності впливу до змін в активності на порядок) та проявляло значно менший вплив на їх активність у штаму, що проявляв радіоадаптивні властивості (зміни активності складали 40–50 %). Виявлено комплексну відповідь ферментів антиоксидантного захисту у досліджених штамів на дію іонізуючого опромінення.

Ключові слова: *Paecilomyces lilacinus*, супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза, іонізуюче опромінення, радіоадаптивні властивості.

Механізми реалізації адаптації мікроміцетів до дії несприятливих факторів довкілля мало вивчені, незважаючи на велику кількість публікацій щодо самого факту їх виявлення у ряду мікроскопічних грибів. Відомо, що види роду *Paecilomyces*, зокрема *P. lilacinus*, резистентні до дії широкого спектру важких металів та радіонуклідів [2, 12, 20]. Ждановою з співавторами було встановлено, що *P. lilacinus* був одним із видів біоіндикаторів високого рівня радіоактивного забруднення в Чорнобильській зоні відчуження [2]. В попередніх дослідженнях було встановлено, що ряд штамів цього виду проявляли не тільки резистентність до дії значних доз іонізуючого опромінення, а більш того, були здатні позитивно реагувати на нього, тобто проявляли радіоадаптивні властивості, а саме: позитивний радіотропізм, радіостимуляцію та адаптивну відповідь [18]. У літературі відомі дані відносно провідної ролі антиоксидантних ферментів у захисті клітин дріжджів та бактерій від впливу іонізуючої радіації [15]. Проте такі дані щодо мікроскопічних грибів обмежені та фрагментарні. Значно більше публікацій щодо функціонування цих ферментів у мікроорганізмів в експериментальних умовах оксидативного стресу [5, 6, 16]. Дані щодо особливостей функціонування антиоксидантної системи у мікроскопічних грибів, резистентних до дії іонізуючого опромінення та, більше того, здатних позитивно реагувати на її дію, і, зокрема в *P. lilacinus*, у доступній нам літературі відсутні.

Метою даної роботи було дослідження впливу іонізуючого опромінення на активність ферментів антиоксидантного захисту супероксиддисмутази, каталази та пероксидази у штамах *P. lilacinus*, що проявляли та не проявляли радіоадаптивні властивості.

Матеріали і методи. Об'єктами дослідження були штами мікроскопічних грибів виду *Paecilomyces lilacinus* Thom Samson, які зберігались в колекції відділу фізіології і систематики мікроміцетів Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України. Штам *P. lilacinus* 1941 був виділений з радіоактивного ґрунту «Рудого лісу» (3.2 10⁴ Бк/кг) біля ЧАЕС в 1994 р., та проявляв, як було встановлено раніше, радіоадаптивні властивості [18]. Другий штам *P. lilacinus* 101 був виділений з чистого відносно радіонуклідів ґрунту в 2000 р. та не проявляв радіоадаптивних властивостей.

Культивування грибів проводили при 25±2°C на модифікованому середовищі Чапека, яке містило 20 г/л глюкози. Засів проводили суспензією конідій із концентрацією 1х10⁶кон/мл середовища.

Культивування мікроміцетів в умовах хронічного опромінення проводили на сконструйованій нами модельній установці, як описано раніше [18]. Потужність експозиційної дози на поверхні модельної установки становила 3мР/год, на 8-му добу росту грибів (експоненційна фаза) інтегральна поглинута доза становила 1,5 Гр, а на 15-ту добу (стаціонарна фаза) – 3 Гр.

По закінченню культивування біомасу мікроміцетів шляхом двоступеневої фільтрації відділяли від культуральної рідини і в останній визначали активність позаклітинної каталази та пероксидази.

Відділену біомасу багаторазово промивали дистильованою водою. Клітини руйнували розтиранням у рідкому азоті та суспендували в 0,15 М фосфатному буфері (рН 7,0). Від залишків клітин звільнялись шляхом центрифугування отриманої суспензії при 8000 об/хв при 4°C. В надосадовій рідині визначали внутрішньоклітинну активність каталази, пероксидази та супероксиддисмутази (СОД).

Каталазну активність визначали спектрометричним методом за здатністю перекису водню утворювати з солями молібдену стійкий забарвлений комплекс [3].

Пероксидазну активність визначали спектрофотометричним методом, за здатністю ферменту каталізувати окислення субстрату – АБТС (2,2 -азино-біс (3 етилбензотіазолін - 6 -сульфонова кислота) пероксидом водню. Коефіцієнт молярної екстинції АБТС при 436 нм - $29,5 \times 10^3 \text{ мМ}^{-1} \text{ см}^{-1}$ [17]. Активність СОД визначали спектрофотометричним методом при довжині хвилі 406 нм за ступенем гальмування реакції окислення кверцетину [4]. За одиницю активності СОД приймали таку кількість білка, яка інгібувала швидкість реакції окислення кверцетину на 50 % від максимальної активності ферменту і переходували на 1 мг білка супернатанту. Концентрацію білка у пробах визначали за методом Bradford, використовуючи як стандарт альбумін сироватки бика [11].

Статистичну обробку результатів проводили з використанням пакету Sigma Stat – 2.0 та представляли графічно за допомогою програми Microsoft Excel.

Результати та їх обговорення. У попередніх дослідженнях було встановлено, що штаму *P. lilacinus* 1941 одночасно з проявом радіорезистентності властива позитивна реакція (стимуляція ростових процесів) на дію значних (150–500 Гр) доз іонізуючого опромінення [18]. За таких доз опромінення у контрольного штаму *P. lilacinus* 101, виділеного з чистого відносно радіонуклідів місцезнаходження, позитивна реакція на дію іонізуючого опромінення була відсутня. У даній роботі у штамів *P. lilacinus* було проведено вивчення особливостей функціонування загальної СОД у експоненційній та стаціонарній фазах росту. Показано, що досліджувані штами *P. lilacinus* мали високий вихідний рівень СОД, при цьому у контрольного штаму *P. lilacinus* 101 він був значно вищим ніж у *P. lilacinus* 1941 (рис. 1). Рівень СОД у досліджуваних штамів значно (більше ніж 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 resiniae*, що проявляли радіоадаптивні властивості [5, 10, 14].

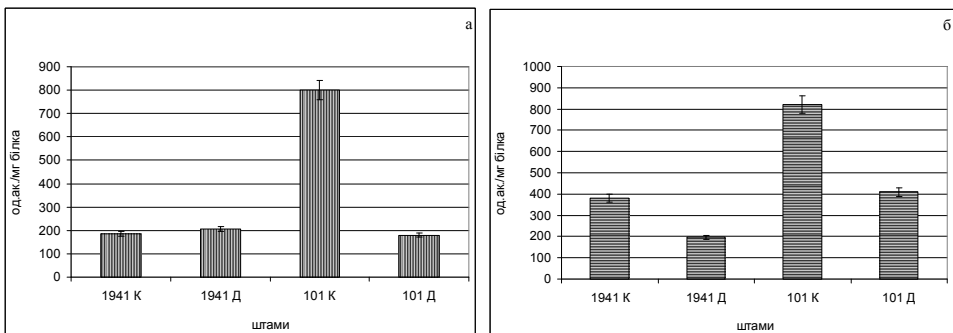


Рис. 1. Залежність активності супероксиддисмутази штамів *P. lilacinus* від хронічної дії іонізуючого опромінення. Тут і на рис. 2–5: (а – експоненційна, б – стаціонарна фаза росту); К – без опромінення; Д – під дією опромінення;

У контрольного штаму *P. lilacinus* 101 активність СОД була однаковою в експоненційній та стаціонарній фазах росту (рис. 1). У штаму *P. lilacinus* 1941, що проявляв радіоадаптивні властивості, в стаціонарній фазі росту рівень активності СОД був вдвічі вищий ніж в експоненційній. Таке співвідношення активності СОД у цих фазах росту, за даними літератури, виявлено у ряду видів грибів. Так, було встановлено, що у *N. crassa* загальна активність СОД зростала

при переході до стаціонарної фази, у *Fusarium decemcellulare* та *F. equiseti*, *C. cladosporioides*, що проявляв радіоадаптивні властивості, в стаціонарній фазі росту загальна активність СОД вдвічі вища, ніж в експоненційній [1, 5, 8]. На відміну від них, у патогенних видів *A. flavus*, *A. niger* та сапрофітів *A. nidullans*, *A. terreus* внутрішньоклітинна активність СОД була найвищою на початку експоненційної фази росту грибів [14]. Зважаючи на вищезазначене, на нашу думку можна вважати, що співвідношення активності СОД в різних фазах росту у грибів не залежить від їх патогенних чи сапрофітних властивостей, ступеня радіорезистентності, а перш за все визначається видовою приналежністю.

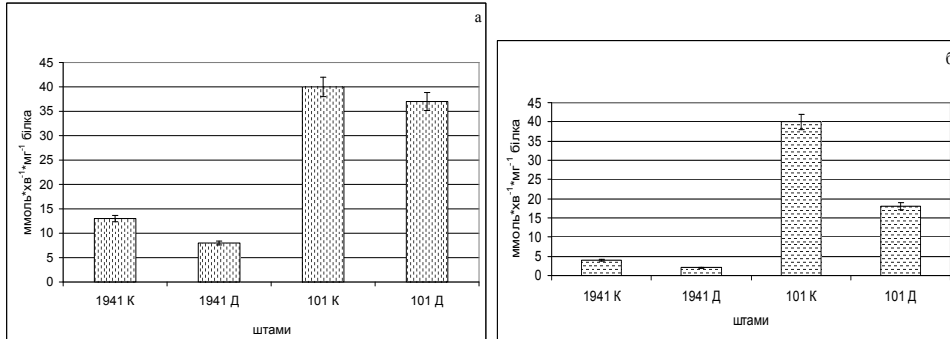


Рис. 2. Залежність позаклітинної каталазної активності штамів *P. lilacinus* від хронічної дії іонізуючого опромінення

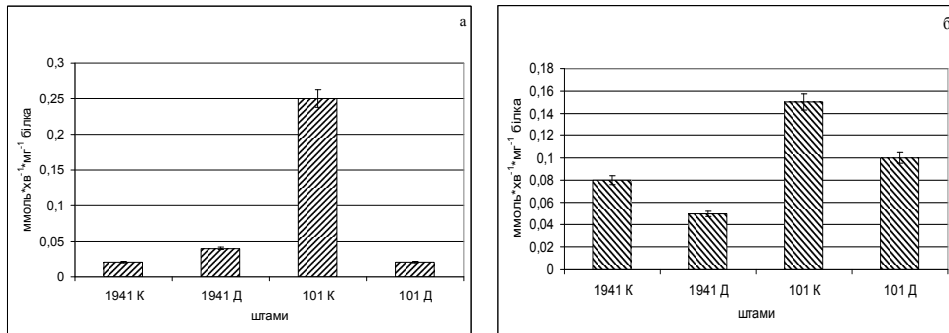


Рис. 3. Залежність внутрішньоклітинної каталазної активності штамів *P. lilacinus* від хронічної дії іонізуючого опромінення

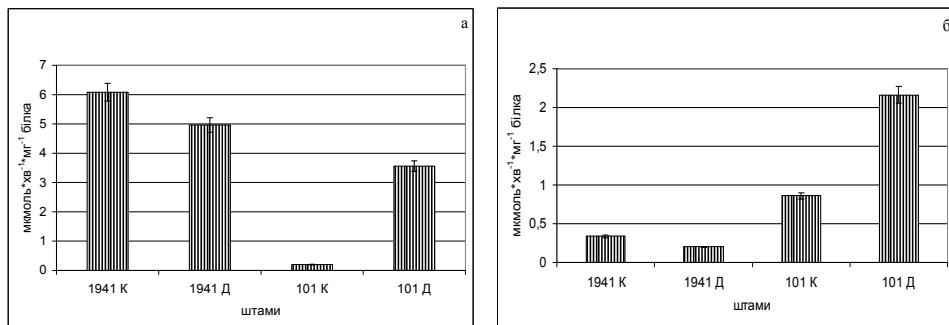


Рис. 4. Вплив постійного іонізуючого опромінення на позаклітинну пероксидазну активність штамів *P. lilacinus*

У штаму *P. lilacinus* 1941, іонізуюче опромінення практично не впливало на активність СОД в експоненційній фазі росту та дещо пригнічувало її в стаціонарній. У контрольного штаму *P. lilacinus* 101 активність СОД суттєво (майже у 4 рази) пригнічувалась за дії іонізуючого опромінення. Одержані результати щодо змін активності СОД у штамів *P. lilacinus* (контрольного та з радіоадаптивними властивостями) у відповідь на дію іонізуючого опромінення, суттєво відрізняються від даних, отриманих при дослідженні такого впливу на меланінвмісний *C. cladosporioides*. У штамів цього виду при дії іонізуючого опромінення спостерігали ін-

дукцію загальної активності СОД в експоненційній та стаціонарній фазах росту [8]. Іонізуюче опромінення у дріжджів також слугувало індуктором активності загальної активності СОД, яка захищала клітини від надлишку активних форм кисню [15].

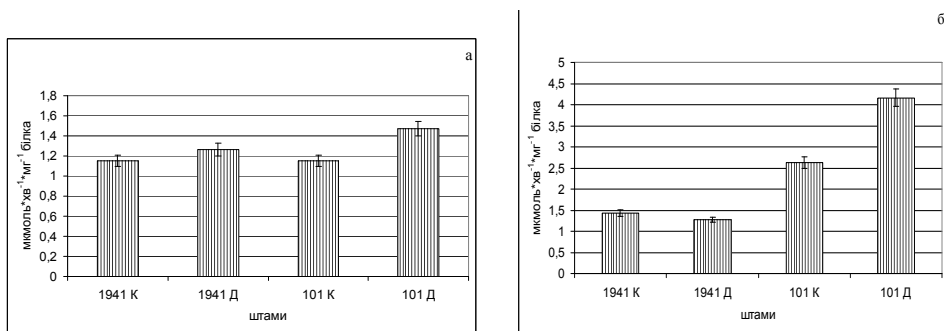


Рис. 5. Вплив постійного іонізуючого опромінення на внутрішньоклітинну пероксидазну активність штамів *P. lilacinus*

Таким чином, рівень вихідної активності СОД у досліджених штамів *P. lilacinus* значно вищий (в 2–5 разів) порівняно з відомим для багатьох видів грибів, що, на нашу думку, може бути одним із механізмів антиоксидантного захисту, який забезпечує радіоадаптивні властивості цього виду щодо дії іонізуючого опромінення. Незважаючи на те, що іонізуюче опромінення спричиняло інгібуючий вплив на активність СОД у штамів *P. lilacinus*, залишкова активність ферменту була вища за відому в літературі для багатьох мікроскопічних грибів [5, 8, 10, 14]. Відмінності у штаму *P. lilacinus* 1941, що проявляв радіоадаптивні властивості і контрольного полягала в більш низькому вихідному рівні активності СОД та меншій її чутливості до дії іонізуючого опромінення.

У штаму *P. lilacinus* 1941, що проявляв радіоадаптивні властивості та контрольного *P. lilacinus* 101 нами було досліджено рівень вихідних активностей каталази та пероксидази. Ці ферменти антиоксидантного захисту здатні різними шляхами трансформувати надлишок перексиду водню в клітині: каталаза безпосередньо розщеплює перекис водню, в той час як пероксидаза каталізує окислення органічних субстратів перекисом водню, що приводить до розкладу останнього.

Було виявлено значний рівень позаклітинної каталазної активності у обох досліджених штамів *P. lilacinus* (рис 2). У *P. lilacinus* 1941, що проявляв радіоадаптивні властивості, рівень позаклітинної каталази був в три рази вищий в експоненційній фазі росту порівняно зі стаціонарною. Слід зазначити, що у контрольного штаму *P. lilacinus* 101 рівень активності цього ферменту в обох фазах росту був у кілька разів вищим, ніж у штаму з радіоадаптивними властивостями. За дії іонізуючого опромінення спостерігали пригнічення активності позаклітинної каталази в обох штамів, більш виражене в стаціонарній фазі росту.

Вихідний рівень внутрішньоклітинної каталазної активності у *P. lilacinus* 1941, на відміну від позаклітинної, був в 3 рази вищий у стаціонарній фазі росту, порівняно з експоненційною (рис. 3). У контрольного штаму активність цього ферменту була на порядок вища ніж у штаму з радіоадаптивними властивостями. У експоненційній фазі росту іонізуюче опромінення слугувало індуктором внутрішньоклітинної каталазної активності у *P. lilacinus* 1941 та інгібітором активності цього ферменту у контрольного штаму. У стаціонарній фазі росту під дією опромінення спостерігали пригнічення активності ферменту у обох досліджених штамів, проте більш виражене у контрольного.

У досліджених штамів виявлено суттєві відмінності як у вихідній пероксидазній активності, так і в її змінах, індуктованих дією іонізуючого опромінення (рис. 4). Активність позаклітинної пероксидази у штаму *P. lilacinus* 1941, що проявляв радіоадаптивні властивості, в експоненційній фазі росту була на порядок вища, ніж в стаціонарній. У контрольного штаму, навпаки, активність ферменту більш ніж в 4 рази вища у стаціонарній фазі порівняно з експоненційною. Іонізуюче опромінення пригнічувало активність ферменту в *P. lilacinus* 1941. У контрольного штаму опромінення було індуктором як позаклітинної, так і внутрішньоклітин-

ної активності ферменту. Збільшення активності позаклітинного ферменту спостерігалось у кілька разів.

Рівень активності внутрішньоклітинної пероксидази у штаму *P. lilacinus* 1941 був однаковим в експоненційній та стаціонарній фазах росту (рис. 5). У контрольного штаму активність ферменту в стаціонарній фазі була вдвічі вища за таку в експоненційній. Іонізуюче опромінення практично не впливало на внутрішньоклітинну пероксидазну активність штаму, що проявляв радіоадаптивні властивості. У контрольного штаму виявлено підвищення активності цього ферменту більш виражене в стаціонарній фазі росту. У *P. lilacinus* 1941 в експоненційній фазі спостерігали в декілька раз вищу позаклітинну пероксидазну активність порівняно з внутрішньоклітинною, а в стаціонарній фазі обернену залежність – суттєво вищий рівень внутрішньоклітинної активності порівняно з зовнішньоклітинною.

Таким чином, у досліджених світлопігментованих штамів *P. lilacinus* виявлено високий рівень як позаклітинної, так і внутрішньоклітинної каталазної та пероксидазної активностей в обох фазах росту. У штаму *P. lilacinus* 1941, що проявляв радіоадаптивні властивості, в експоненційній фазі росту виявлено в 3 рази більший рівень позаклітинної каталазної активності, порівняно зі стаціонарною та на порядок вищий рівень позаклітинної пероксидазної, що може бути однією з причин прояву позитивної реакції на дію опромінення у цього штаму. В експоненційній фазі росту, як відомо, мікроорганізми найбільш чутливі до дії стресових факторів [13]. Отримані дані, на нашу думку, свідчать про здатність досліджених штамів *P. lilacinus* знешкоджувати надлишок перекису водню ще до проникнення його в клітину грибів, що узгоджуються з даними літератури про високу стабільність стосовно перекису водню у світлопігментованих грибів роду *Penicillium*, які продукують позаклітинну каталазу [6]. Такі фізіологічні особливості *P. lilacinus* можуть бути ще одним механізмом, що забезпечує їх радіорезистентність та здатність позитивно реагувати на дію іонізуючого опромінення. У *P. lilacinus* 1941, що проявляв радіоадаптивні властивості, рівень внутрішньоклітинної каталазної та пероксидазної активностей був вищим в стаціонарній фазі росту. Така закономірність відома з літератури при вивченні функціонування антиоксидантної системи у штамів *H. resinae*, що проявляли радіоадаптивні властивості та у надзвичайно радіостійких бактерій *Deinococcus radiodurans* [9, 19]. Наявність високого рівня як позаклітинної, так і внутрішньоклітинної каталазної та пероксидазної активностей у світлопігментованих *P. lilacinus* суттєво відрізняє їх від темнопігментованих штамів *C. cladosporioides* та *Hormoconis resinae*, у яких, в клітинній стінці присутні меланінові пігменти [7, 8]. У досліджених штамів *C. cladosporioides*, що проявляв радіоадаптивні властивості так контрольного, як було встановлено, практично відсутня вихідна позаклітинна каталазна активність в експоненційній фазі росту, в стаціонарній фазі її рівень значно нижче ніж активність внутрішньоклітинного ферменту [8]. У *H. resinae* відсутня позаклітинна каталазна активність в обох фазах росту як у штаму, що проявляв радіоадаптивні властивості так і у контрольного [10]. Напевно, у цих темнопігментованих видів у реалізації радіоадаптивних властивостей відіграють основну роль інші ланки антиоксидантної системи, ніж у *P. lilacinus*, зокрема меланінові пігменти.

Підсумовуючи одержані результати слід зазначити, що у досліджених штамів *P. lilacinus* іонізуюче опромінення виступало як індуктором так і інгібітором антиоксидантних ферментів, тобто спостерігається їх комплексна відповідь на дію опромінення. Виявлені суттєві відмінності у відповіді на дію опромінення у контрольного штаму та штаму, що проявляв радіоадаптивні властивості. У контрольного штаму *P. lilacinus* 101 під дією іонізуючого опромінення виявлені значні амплітуди коливань досліджених антиоксидантних ферментів – від відсутності впливу до зміни активності на порядок. На протигагу цьому у штаму *P. lilacinus* 1941, що проявляв радіоадаптивні властивості, іонізуюче опромінення або не впливало на активність досліджуваних антиоксидантних ферментів, або змінювало їх активність не більш, ніж на 40–50 %, тобто у цього штаму проявлялась адаптація до дії опромінення. У досліджених штамів *P. lilacinus* виявлено високий рівень активності вихідної супероксиддисмутази, що забезпечує їх захист від надлишку супероксидних радикалів та високий рівень вихідних позаклітинних та внутрішньоклітинних ферментів пероксидази та каталази, що відіграє суттєву роль в їх стійкості стосовно надлишку пероксиду водню, утвореного в середовищі за дії іонізуючого опромінення. Такі особливості в функціонуванні ферментів антиоксидантного

захисту *P. lilacinus*, на нашу думку, забезпечують здатність цього виду адаптуватися до значних доз іонізуючого опромінення і, відповідно, бути видом – біоіндикатором високого рівня радіоактивного забруднення ґрунту.

Автор висловлює свою щирю вдячність д-р ф.-м. наук В.О. Желтоножському і Л.В.Садовнікову, співробітникам Інститут ядерних досліджень НАН України за допомогу в проведенні досліджень з опромінення грибів.

Т.И. Тугай

Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К.Заболотного НАН Украины, Киев

ВЛИЯНИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ АНТИОКСИДАНТНОЙ ЗАЩИТЫ *PAECILOMYCES LILACINUS* (THOM) SAMSON

Резюме

Исследовано уровень активности ферментов антиоксидантной защиты: супероксиддисмутазы каталазы и пероксидазы при действии ионизирующего излучения и в его отсутствие у штамма *Paecilomyces lilacinus*, проявляющего радиоадаптивные свойства и контрольного. Установлено, что для исследуемых штаммов характерен высокий уровень активности супероксиддисмутазы (200–800 ед. ак. /мг белка), внеклеточной и внутриклеточной каталазы (0,02–40 ммоль · мин⁻¹ · мг⁻¹ белка) и пероксидазы (0,2–4 ммоль · мин⁻¹ · мг⁻¹ белка). Ионизирующее излучение было индуктором значительных изменений в активности изученных ферментов у контрольного штамма (от отсутствия влияния до изменения активности на порядок) и оказывало значительно меньшее влияние на их активность у штамма, проявляющего радиоадаптивные свойства (изменения активности составили 40–50 %). Выявлено комплексный ответ ферментов антиоксидантной защиты у исследованных штаммов на действие ионизирующего излучения.

Ключевые слова: *Paecilomyces lilacinus*, каталаза, пероксидаза, супероксиддисмутазы, ионизирующее излучение.

T.I. Tugay

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

INFLUENCE OF IONIZING RADIATION ON ACTIVITY OF ENZYMES OF ANTIOXIDANT PROTECTION OF *PAECILOMYCES LILACINUS* (THOM) SAMSON

Summary

The level of activity of antioxidant protection enzymes (superoxide dismutase, catalase and peroxidase) under exposure to ionizing radiation and without it in strain *Paecilomyces lilacinus*, showing radioadaptive properties, and in control one has been investigated. It has been established that the researched strains are characterized by the high level activity of superoxide dismutase (200-800 AU/mg protein), extracellular and intracellular catalase (0.02–40 mmol min⁻¹ mg⁻¹ protein) and peroxidase (0.2–4 mmol min⁻¹ mg⁻¹ protein). Ionizing radiation was the inducer of significant changes in antioxidant enzyme activity of the control strain (from the lack of influence to the change of activity by an order) and showed considerably less influence on their activity in the strain, showing radioadaptive properties (the activity changes by 40-50%). The complex response of antioxidant enzymes in investigated strains under the exposure to ionizing radiation has been revealed.

The paper is presented in Ukrainian.

К е у w o r d s: *Paecilomyces lilacinus*, superoxide dismutase, catalase, peroxidase, ionization radiation, radioadaptive properties.

T h e a u t h o r ' s a d d r e s s: Tugay T.I., Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine; 154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, MSP, D03680, Ukraine.

1. Гесслер Н.Н., Леонович О.А., Рабинович Я.М., Рудченко М.Н., Белозерская Т.А. Сравнительное исследование компонентов антиоксидантной защиты в процессе роста мицелия дикого типа *Neurospora crassa* и мутантов *white collar 1* и *white collar 2* // Прикл. биохим. микробиол. – 2006. – 42, № 3. – С. 354–358.

2. Жданова Н.Н., Захарченко В.А., Артышкова Л.В., Школьный А.Т., Василевская А.И. Состояние микобиоты загрязненных радионуклидами почв зоны отчуждения Чернобыльской атомной электростанции через 14 лет после аварии // Микология и фитопатология. – 2001. – **35**, № 6. – С. 1–8.
3. Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. Методы определения активности каталазы // Лабораторное дело. – 1988. – №1. – С. 16–19.
4. Костюк В.А., Потапович А.И., Ковалева Ж.В. Простой и чувствительный метод определения активности супероксиддисмутазы, основанный на реакции окисления кверцетина // Вопр. мед. химии. – 1990. – **36**, № 2. – С. 88–91.
5. Меденцев А.Г., Аринбасарова А.Ю., Акименко В.К. Адаптация фитопатогенного гриба *Fusarium decemcellulare* к окислительному стрессу // Микробиология. – 2001. – **70**, № 1. – С. 34–38.
6. Павловская Ж.И., Михайлова Р.В., Мороз И.В., Еремин А.Н. Устойчивость *Penicillium piceum* F-648 к действию пероксида водорода в условиях кратковременного и длительного окислительного стресса // Прикл. биохим. микробиол. – 2003. – **39**, № 1. – С. 31–36.
7. Тугай Т.И., Жданова Н.Н., Желтоножский В.А., Садовников Л.В., Л.М.Садовникова, Бузарова Е.И. Влияние пролонгированного действия ионизирующего излучения на активность полифенолоксидазы и тирозиназы и на синтез меланина у *Hormoconis resinae* // Ядерна фізика та енергетика. – 2006. – № 2(18). – С. 82–87.
8. Тугай Т.І. Вплив низьких доз іонізуючого випромінювання на синтез меланінових пігментів та активність каталази і супероксиддисмутаз у *Cladosporium cladosporioides* // Укр. біохім. журн. – 2007. – № 6. – С. 93–99.
9. Тугай Т.І., Жданова Н.М., Бузарова О.І. Вплив іонізуючого випромінювання низької інтенсивності на активність каталази та супероксиддисмутаз *Hormoconis resinae* // Мікробіол. журн. – 2009. – **71**, № 1. – С. 16–21.
10. Ayar-kayali H., Tarhan L. The effect of cultural conditions on the variations of SOD, CAT and GSH-Px activities and LPO levels in the filamentous fungus *Fusarium equiseti* // Turk.J.Chem. – 2004. – **28**, N2. – P. 213 – 222.
11. Bredford M.M. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein – Dye Binding // J. Anal. Biochem. – 1976. – **72**, N 1-2. – P. 248 – 254.
12. Dighton J., Tugay T., Zhdanova N. Fungi and ionizing radiation from radionuclides // FEMS Microbiol. Lett. – 2008. – P. 1 – 12.
13. Gonzalez-Flecha B., Demple B. Homeostatic regulation of intracellular hydrogen peroxide concentration in aerobically growing *Escherichia coli* // J. Bacteriol. – 1997. – **179**, N. 2. – P. 382 – 388.
14. Holdom M.D., Hay R.J., Hamilton A.J. 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 // Infect.Immun. – 2006. – **64**, N 8. – P.3326 – 3332.
15. Lee J.H., Choi I.Y., Kil I.S., Kim S.Y., Yang E.S., Park J.-W. Protective role of superoxide dismutases against ionizing radiation in yeast // BBA. – 2001. – **1526**, N 2. – P. 191 – 198.
16. Ruis H., Koller F. Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defences. – Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1997. – P. 309 – 342.
17. Thiyagarajan A., Saravanakumar K., Kaviyarasan V. Optimization of extracellular peroxidase production from *Coprinus* sp. // Indian.J.Sci.Technol. – 2008. – **1**, N 7. – P.1 – 5.
18. Tugay T., Zhdanova N.N., Zheltonozhsky V., Sadovnikov L., Dighton J. The influence of ionizing radiation on spore germination and emergent hyphal growth response reactions of microfungi // Mycologia. – 2006. – **98**, N4. – P. 521 – 527.
19. Wang P., Schellhorn H.E. Induction of resistance to hydrogen peroxide and radiation in *Deinococcus radiodurans* // Can. J. Microbiol. – 1995. – **41**, N.1. – P.170 – 176.
20. Zucconi L., Ripa C., Alianiello F., Benedeti A., Onofri S. Lead resistance, sorption and accumulation in a *Paecilomyces lilacinus* strain // Biol. Fertil. Soils. – 2003. – **37**, N 1. – P. 17 – 22.

Отримано 24.03.2010