



УДК 581.192:582.287.37

Інтенсивність процесів перекисного окиснення ліпідів штамів грибів порядків Agaricales і Polyporales

О.В. Федотов

Донецький національний університет, Вінниця, Україна

Досліджено динаміку росту та рівня самочинної та індукованої інтенсивності процесів перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ) штамів базидіоміцетів за поверхневого періодичного культивування на глюкозо-пептонному середовищі. Матеріал дослідження – міцелії і культуральний фільтрат (КФ) 57 штамів, 5 із яких належать до 5 видів порядку Polyporales s.l., а 52 – до 7 видів порядку Agaricales s.l. Із метою вивчення динаміки росту застосовано ваговий метод визначення накопичення абсолютно сухої біомаси. Інтенсивність процесів ліпідної пероксидації визначали модифікованим спектрофотометричним методом за вмістом продуктів, активних до тіобарбітурової кислоти. Найпродуктивніші за показником накопичення абсолютно сухої біомаси – штами *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. F-610 та *Pleurotus eryngii* (DC.: Fr.) Quél. P-er. Найнижчі значення накопичення біомаси зафіксовані для штамів *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) P. Kumm. P-14 і P-192 та штаму *P. citrinopileatus* Singer. P-citr. Рівень самочинної та індукованої інтенсивності процесів ПОЛ у міцелії всіх штамів вищий за цей показник у культуральному фільтраті, наростає з часом культивування. Залежності між вмістом продуктів ПОЛ у міцелії та КФ не встановлено. Виявлено групи культур базидіоміцетів, які різняться рівнем умісту ТБК-АП. Самочинна та індукована інтенсивність процесів ПОЛ у міцелії всіх досліджених штамів вища за цей показник культурального фільтрату. Інтенсивність процесів перекисного окиснення ліпідів як у міцелії, так і в культуральному фільтраті наростає з часом культивування, що можна пояснити зростаючою нестачею певних живильних речовин (перш за все вуглецевісних) та збільшенням кількості та концентрації продуктів метаболізму в середовищі. Співвідношення значень індукованої та самочинної інтенсивності процесів ПОЛ індивідуальне для кожного штаму, не залежить від його систематичного положення. Зміщення прооксидантно-антиоксидантної рівноваги відносно стаціонарного (самочинного) рівня – ознака розвитку стрес-реакції. При цьому продукти ПОЛ можуть бути як індукторами, так і первинними медіаторами стресу як особливого стану біологічної системи. Відібрані штами з високими показниками росту та рівня процесів ПОЛ – перспективні для застосування в біотехнології та екології.

Ключові слова: базидіоміцети; поверхневе культивування; глюкозо-пептонне середовище

The lipid peroxidation intensity of fungi strains from the orders Agaricales and Polyporales

O.V. Fedotov

Donetsk National University, Vinnytsia, Ukraine

This article is devoted to investigation of the dynamics of growth and level of spontaneous and induced lipid peroxidation intensity of Basidiomycetes strains grown by surface cultivation on a glucose-peptone medium. The materials of the research are mycelium and culture filtrates (CF) of 57 strains (5 belong to 5 species from the order Polyporales s.l., and 52 belong to 7 species of the order Agaricales s.l.). To study the dynamics of growth we used a weighing method for determining the accumulation of absolutely dry biomass. Intensity of lipid peroxidation was determined by a modified spectrophotometric method for content of active to thiobarbituric acid products. It was found that the most productive in absolutely dry biomass accumulation were the strains *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. F-610 and *Pleurotus eryngii* (DC.: Fr.) Quél. P-er. The level of spontaneous and induced LPO intensity in mycelia of all strains was higher than this figure in the culture filtrate and increased with the duration of cultivation. Dependencies between the content of lipid peroxidation products in the mycelia and CF were not established. The lowest values were recorded for biomass accumulation by the strains *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) P. Kumm. P-14, P-192 and *P. citrinopileatus* Singer. P-citr. Groups of basidiomycete cultures with different levels of TBA-AP were identi-

fied. Spontaneous and induced intensity of lipid peroxidation in all studied strains of mycelia was higher than the figure in the culture filtrate. The intensity of lipid peroxidation in both mycelia and culture filtrate constantly increased, which can be explained by the growing shortage of certain nutrients (primarily carbon) and increased concentration of metabolic products in the medium. The ratio of spontaneous and induced lipid peroxidation intensity is specific to each strain and is independent of its systematic position. Shifting of prooxidant-antioxidant balance to a relatively stationary level is a mark of stress reaction. LPO-products can be both inductors and primary mediators of stress as a special class of biological systems. Selected strains with high rates of growth and LPO intensity are promising for applications in biotechnology and ecology.

Keywords: basidiomycetes; surface cultivation; glucose-peptone medium

Вступ

Один із ключових факторів життєдіяльності клітин аеробних організмів – взаємодія активних форм кисню (АФК) й антиоксидантів (Belozerskaya et al., 2007; Zhil'sova et al., 2011). АФК утворюються в системах транспорту та утилізації кисню, є ланкою багатьох метаболічних процесів і виконують найважливіші регуляторні функції (Vladimirov, 1972; Baraboy et al., 1991; Halliwell, 2006). Приміром, АФК ініціюють реакції перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ) – складову частину кисневого режиму, де основний субстрат – поліненасичені жирні кислоти. Внаслідок надмірного утворення АФК, що мають високу реакційну здатність, або недостатності клітинних механізмів антиоксидантного захисту виникає дисбаланс прооксидантно-антиоксидантної системи. У результаті цього розвивається окиснювальний стрес, що спричинює значні порушення нормального метаболізму та активізацію низки патогенних процесів (Halliwell, 2006). Зокрема, має місце окисна модифікація клітинних мембран і накопичення токсичних та хімічно активних продуктів окисної модифікації біомолекул (малоновий діальдегід (МДА) тощо). Це викликає численні біосинтетичні та структурні порушення та, як кумулятивний результат, – руйнування клітини (Stalnaya, 1977; Fedotov, 2006; Belozerskaya et al., 2007). Окиснювальний стрес – загальна реакція на дію багатьох факторів: зміну рН, температури та осмотичного тиску; концентрацію компонентів субстрату; висушування та механічні пошкодження; наявність (інтенсивність) світла та іонізуючої радіації тощо (Stalnaya et al., 1977; Vladimirov, 1972).

До руйнування лігноцелюлозного комплексу деревини залучені складні ферментні комплекси прооксидантно-антиоксидантної системи ксилотрофів. Вони генерують позаклітинні хімічно нестабільні АФК, які викликають спонтанні вільнорадикальні ланцюгові реакції руйнування складних та хімічно стійких біополімерів, їх подальший метаболізм (Winqvist, 2008; Kapich, 2011). Ці реакції не мають субстратної специфічності, тому перспективне залучення ксилотрофних базидіоміцетів до процесів біоремедіації забруднених середовищ і розкладання відходів низки галузей промисловості та сільського господарства (Chang, 2001; Fedotov, 2007; Winqvist, 2008).

Інтенсивність процесів ПОЛ як частини прооксидантно-антиоксидантної системи має закономірні характеристики. Вона відображає загальну стійкість організму та визначає межі його витривалості до зовнішніх впливів. Адаптивна активація процесів ПОЛ може слугувати маркером окиснювального процесу та спричинювати порушення прооксидантно-антиоксидантної рівноваги у клітині (Baraboy, 1991; Droge, 2002). Є експериментальні дані щодо використання показників інтенсивності ПОЛ у діагностиці певних процесів у біотехнології

та екології (Droge, 2002; Fedotov, 2006). Виходячи з вищезазначеного, мета цієї статті – встановити та порівняти динаміку росту та інтенсивність процесів перекисного окиснення ліпідів штамів базидіоміцетів за їх поверхневого періодичного культивування на глюкозо-пептонному середовищі.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти досліджень – 57 штамів із колекції культур шапинкових грибів кафедри фізіології та біохімії рослин Донецького національного університету (Fedotov et al., 2012), що належать до 12 видів відділу Basidiomycota:

– порядку Polyporales s.l.: штами *Daedalea quercina* Fr. Dq-08, *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Gill. T-10, *Ganoderma lucidum* (Curt.: Fr.) P. Karst. Gl-2, *Irpex lacteus* Fr. Il-4k, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill. Ls-08;

– порядку Agaricales s.l.: штами *Agrocybe cylindracea* (DC.) Gillet. 167, 218, 960, *Fistulina hepatica* Schff. ex Fr. Fh-08, *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. F-03, F-06, F-073, F-1, F-10, F-102, F-104, F-107, F-112, F-2, F-202, F-204, F-vv, F-610, *Pleurotus citrinopileatus* Singer. P-citr., *P. eryngii* (DC.: Fr.) Quél. P-er, *P. ostreatus* (Jacq.: Fr.) P. Kumm. D-140, Hk-35, P-004, P-01, P-035, P-039, P-081, P-082, P-083, P-087, P-088, P-089, P-105, P-107, P-12k, P-191, P-192, P-203, P-206, P-208, P-209, P-210, P-6v, P-кл, P-14, P-4к, P-91, P-94, P-998, P-447, P-2175, *Schizophyllum commune* Fr.: Fr. Sc-10. Систематичне положення досліджуваних видів встановлене згідно із сучасними літературними джерелами (Kirk, 2008).

Із метою вивчення динаміки росту та інтенсивності процесів перекисного окиснення ліпідів, дослідні штами культивували поверхнево в колбах Ерленмеєра, ємністю 250 мл на глюкозо-пептонному живильному середовищі (ГПС, рН – $6,5 \pm 0,2$), об'ємом 50 мл такого складу (г/л): глюкоза – 10,0, пептон – 3,0, KH_2PO_4 – 0,6, K_2HPO_4 – 0,4, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,5, CaCl_2 – 0,05, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,001. Інокулюмом ($0,5 \pm 0,01$ г/л) слугували 10-денні міцеліальні культури штамів на сусло-агарі. Термін культивування за $27,5^\circ\text{C}$ складав 12 діб. Параметри ферментації зумовлені технологічною та економічною недоцільністю довгострокового культивування та тривалістю фази експоненціального росту продуцентів (Fedotov, 2007; Pirog, 2009).

Матеріал досліджень – гомогенізований міцелій (МГ) і культуральний фільтрат (КФ), який готували таким чином. Міцелій за $5 \pm 1^\circ\text{C}$ відділяли від культуральної рідини шляхом фільтрування. Отриманий міцелій промивали дистильованою водою, підсушували на фільтрувальному папері, гомогенізували шляхом розтирання в охолодженій до $1 \pm 0,5^\circ\text{C}$ ступці. МГ використовували для приготування водної витяжки та визначення рівня самочинної та індукованої інтенсивності процесів ПОЛ.

Залишок міцелію зважували у відкаліброваних бюксах і висушували за +105 °С до постійної маси для розрахунку вологості та абсолютно сухої біомаси (АСБ) (Dudka et al., 2003; Chayka et al., 2014).

Для встановлення рівня самочинної інтенсивності процесів ПОЛ до 1,5 мл водної витяжки міцелію або 0,5 мл КФ (контроль – дистильована вода) додавали розчини трихлороцтової кислоти (ТХО) та тіобарбітурової кислоти (ТБК) до кінцевих концентрацій в реакційній суміші 0,61 та 0,37 моль/л, відповідно. Суміш кип'ятили 15 хв на водяній бані та швидко охолоджували до +20 °С; центрифугували 15 хв за 1 700 g. Із метою визначення рівня індукованої інтенсивності процесів ПОЛ до вказаних об'ємів водної витяжки міцелію або КФ (контроль – дистильована вода) додавали $1 \cdot 10^{-3}$ моль/л розчин сірчано-кислого заліза та $1 \cdot 10^{-2}$ моль/л аскорбінової кислоти. Інкубацію суміші за +40 °С проводили протягом 90 хв. Екстинкцію супернатанта дослідної проби вимірювали проти контрольної на спектрофотометрі за 532 та 590 нм. Розрахунок самочинної (A_c) та індукованої (A_i) інтенсивності ПОЛ міцелію або КФ здійснювали за формулою (Stalnaya et al., 1977; Chayka et al., 2014):

$$A_c(A_i) = \frac{(E_{532} - E_{590}) \cdot 10^6 \cdot V \cdot K}{1,56 \cdot 10^5 \cdot P},$$

де E_{532} і E_{590} – показники екстинкції; 10^6 – фактор розмірностей; V – об'єм реакційної суміші (мл); K – коефіцієнт перерахунку на АСБ міцелію; $1,56 \cdot 10^5$ – молярний коефіцієнт екстинкції; P – наважка сирого міцелію (г) або об'єм КФ (мл). Кількість продуктів ПОЛ, активних до ТБК (ТБК-АП), виражали в нмоль/г АСБ або нмоль/мл КФ.

Досліди проводили триразово. З метою визначення впливу терміну культивування та речовин-індукторів на активність процесів ПОЛ проведено однофакторний дисперсійний аналіз, порівняння дат здійснювали методом Дункана. Достовірною вважалася різниця за $P < 0,05$ (Prisedskiy, 1999).

Результати та їх обговорення

Результати накопичення біомаси (рис. 1) штамами базидіоміцетів на 9-ту (9 ДК) та 12-ту (12 ДК) добу культивування підтверджують попередньо отримані дані та терміни фаз їх експоненціального росту (Fedotov, 2007; Voloshko et al., 2011; Fedotov et al., 2012). Усі досліджені штами досягають максимуму накопичення біомаси за значеннями АСБ на 12-ту добу культивування.

За показником АСБ у 12-добовому віці штами можна умовно розподілити на три групи.

Перша – 32 штами Dq-08, T-10, Gl-2, Il-4k, Ls-08; 167, Fh-08, F-06, F-10, F-104, F-107, F-112, F-2, F-vv, P-citr., Hk-35, P-01, P-039, P-081, P-082, P-083, P-087, P-088, P-089, P-105, P-192, P-209, P-210, P-14, P-91, P-94 та Sc-10 з повільним ростом, які у запропонованих умовах культивування накопичують АСБ до 4 г/л.

До другої групи належать 20 штамів: 218, 960, F-03, F-073, F-1, F-102, F-202, F-204, P-004, P-035, P-107, P-191, P-206, P-208, P-6v, P-кл, P-4к, P-998, P-447 та P-2175 (з АСБ від 4 до 8 г/л).

Третя група нараховує п'ять штамів: P-12к, P-203, D-140, P-er та F-610 (розташовані в порядку наростання АСБ від 8 до 17 г/л).

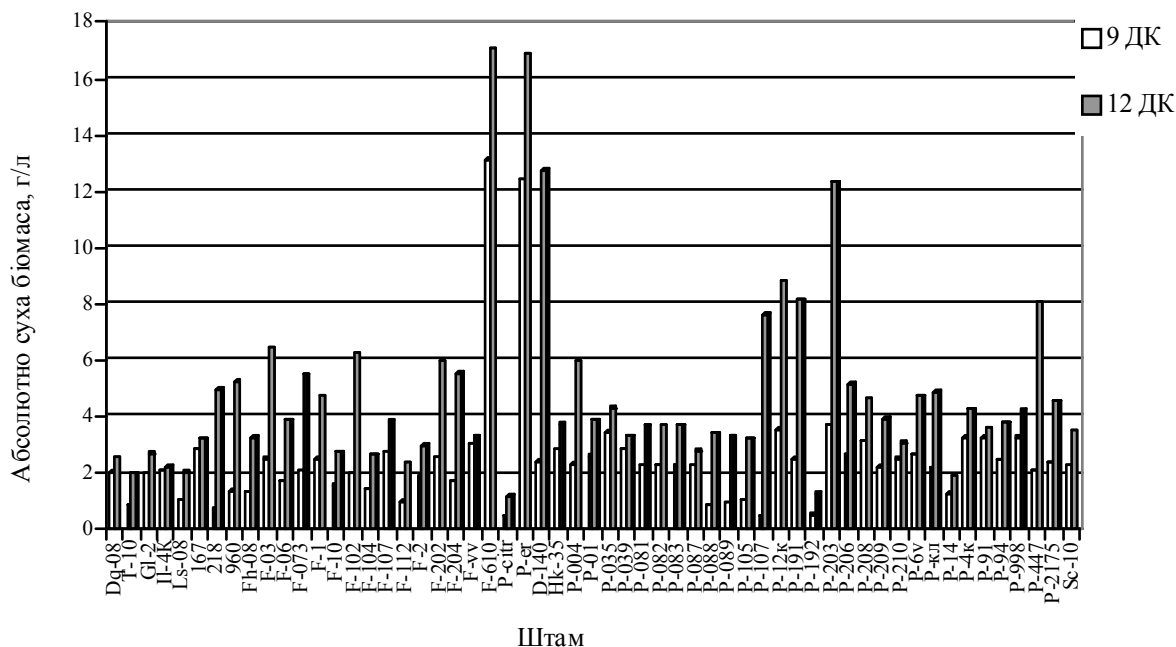


Рис. 1. Накопичення біомаси штамами базидіоміцетів на 9-ту (9 ДК) та 12-ту (12 ДК) добу культивування (n = 3)

Найпродуктивніші відносно ростового показника штам *F. velutipes* F-610 та штами *P. ostreatus* D-140 і P-203. Найнижчі значення біомаси зафіксовані для штамів *P. ostreatus* P-14 і P-192 та штаму *P. citrinopileatus* P-citr. Досліджені штами мають індивідуальні значення росту – накопичення біомаси в застосованих умовах культиву-

вання. Виявлено значні коливання цього показника й у межах одного виду, що пояснюється індивідуальною мінливістю штамів. Швидкість накопичення АСБ для штамів *P. ostreatus* різнилась у 27,6 раза на 9-ту добу культивування та у 14,3 раза – на 12-ту, а для штамів *F. velutipes* – у 13,4 раза на 9-ту добу та 7,2 раза – на 12-ту

добу ферментації. Разом зі встановленням накопичення біомаси визначали самочинну інтенсивність процесів ПОЛ міцелію (рис. 2) та культурального фільтрату (рис. 3) штамів за динамікою росту.

Самочинна інтенсивність процесів ПОЛ міцелію всіх штамів значно вища за цей показник КФ. Інтенсивність процесів перекисного окиснення ліпідів міцелію нарастає з віком культури, що можна пояснити зростаючою нестачею певних живильних речовин (перш за все вуглецевісних), збільшенням кількості та концентрації продуктів метаболізму в культуральній рідині.

За рівнем самочинної інтенсивності процесів ПОЛ 12-денного міцелію досліджувані штами також можна поділити на три умовні групи.

До першої групи з рівнем Ас до 40 нмоль ТБК-АП/г АСБ належать 9 штамів: 5 гриба *F. velutipes* (F-06, F-1, F-104, F-2, F-204) та 4 – *P. ostreatus* (P-004, P-087, P-088, P-192).

Найчисленніша група, зі значеннями Ас від 40 до 80 нмоль/г АСБ, включає 32 штами: Gl-2, Il-4k, Ls-08, 167, 218, F-03, F-073, F-10, F-102, F-107, F-112, F-vv, F-610, D-140, Hk-35, P-01, P-039, P-081, P-082, P-083, P-105, P-107, P-12к, P-203, P-206, P-208, P-209, P-210, P-6v, P-4к, P-91 та P-998.

До третьої умовної групи можна віднести 16 культур із високим вмістом ТБК-АП (понад 80 нмоль/г) штами: Dq-08, T-10, 960, Fh-08, F-202, P-citr., P-er, P-035, P-089, P-191, P-кл, P-14, P-94, P-447, P-2175 та Sc-10.

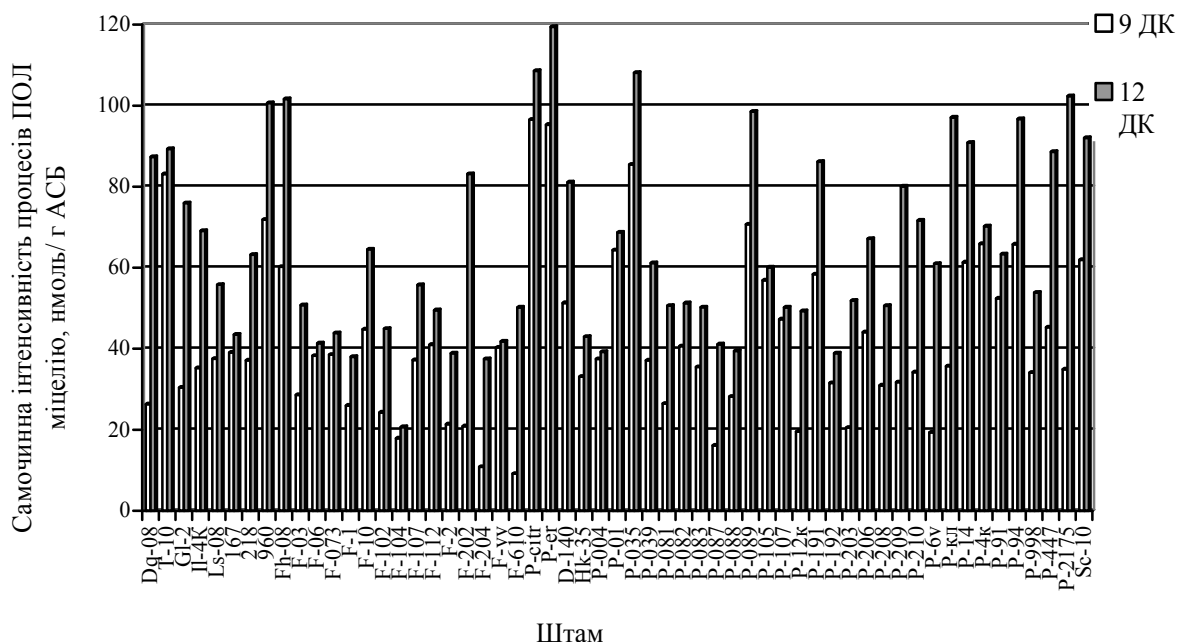


Рис. 2. Самочинна інтенсивність процесів ПОЛ міцелію штамів базидіоміцетів на 9-ту (9 ДК) та 12-ту (12 ДК) добу культивування (n = 3)

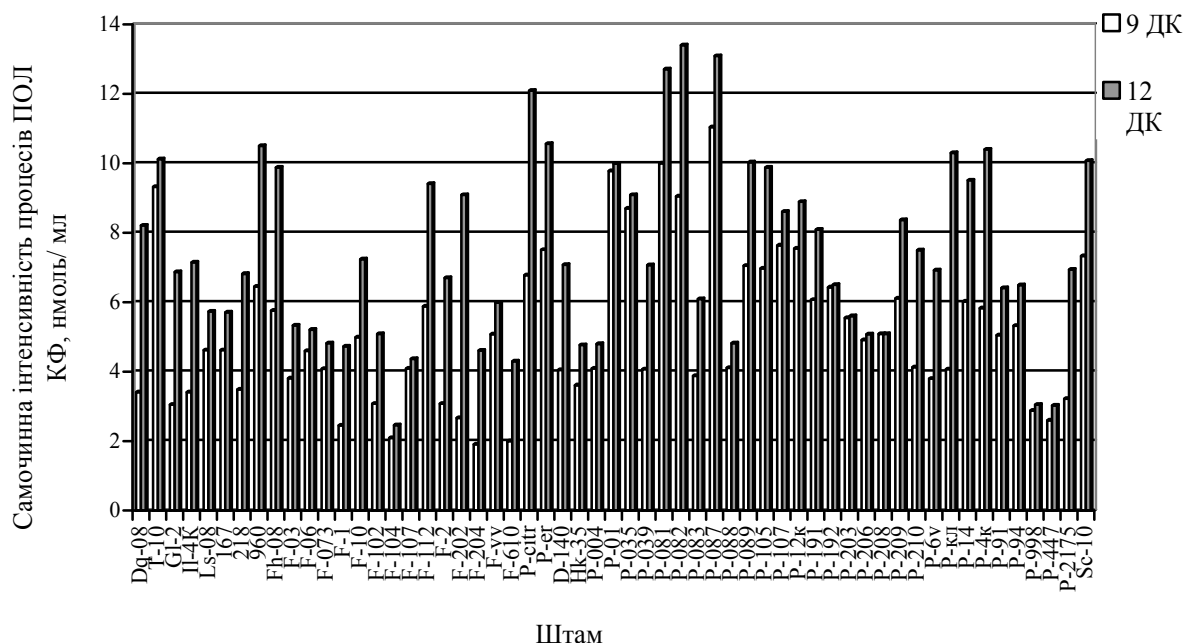


Рис. 3. Самочинна інтенсивність процесів ПОЛ КФ штамів базидіоміцетів на 9-ту (9 ДК) та 12-ту (12 ДК) добу культивування (n = 3)

Як уже зазначалося, вміст продуктів ПОЛ у культивальному фільтраті досліджуваних штамів значно нижчий за такий у міцелії та має тенденцію до їх збільшення на 12-ту добу культивування. Цьому є декілька причин: по-перше, клітини активно регулюють синтез і потрапляння цих продуктів назовні, по-друге, позаклітинні ензими та хімічно нестабільні АФК викликають спонтанні вільнорадикальні ланцюгові реакції руйнування сполук і їх подальший метаболізм, по-третє, глюкозо-пептонне се-

редовище не містить складних і хімічно стійких біополімерів, перетравлення яких інтенсифікувало б екзогенні процеси ПОЛ. Результати визначення вмісту продуктів ПОЛ в КФ дозволяють виділити культури, де рівень ТБК-АП значно відрізняється від середніх значень. Так, вісім штамів (960, P-citr, P-er, P-081, P-082, P-087, P-кл та P-4к) мають самочинну інтенсивність процесів ПОЛ КФ, яка перевищує позначку в 10 нмоль/мл, а три штами (P-447, P-998 та F-104) – яка не досягає рівня в 3 нмоль/мл.

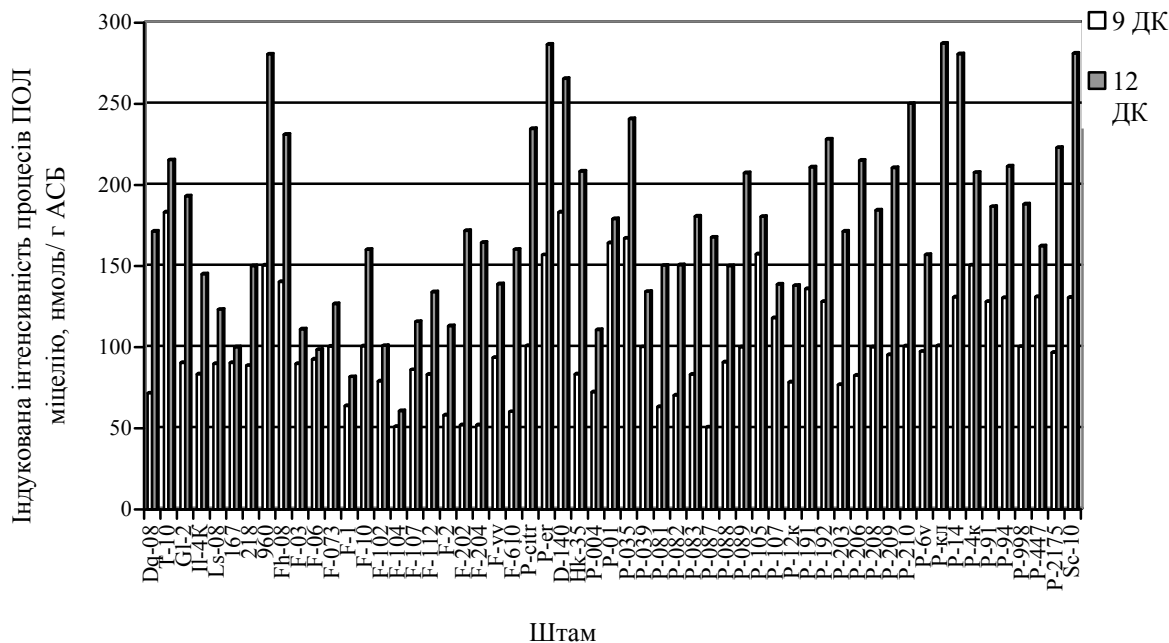


Рис. 4. Індукована інтенсивність процесів ПОЛ міцелію штамів базидіоміцетів на 9-ту (9 ДК) та 12-ту (12 ДК) добу культивування (n = 3)

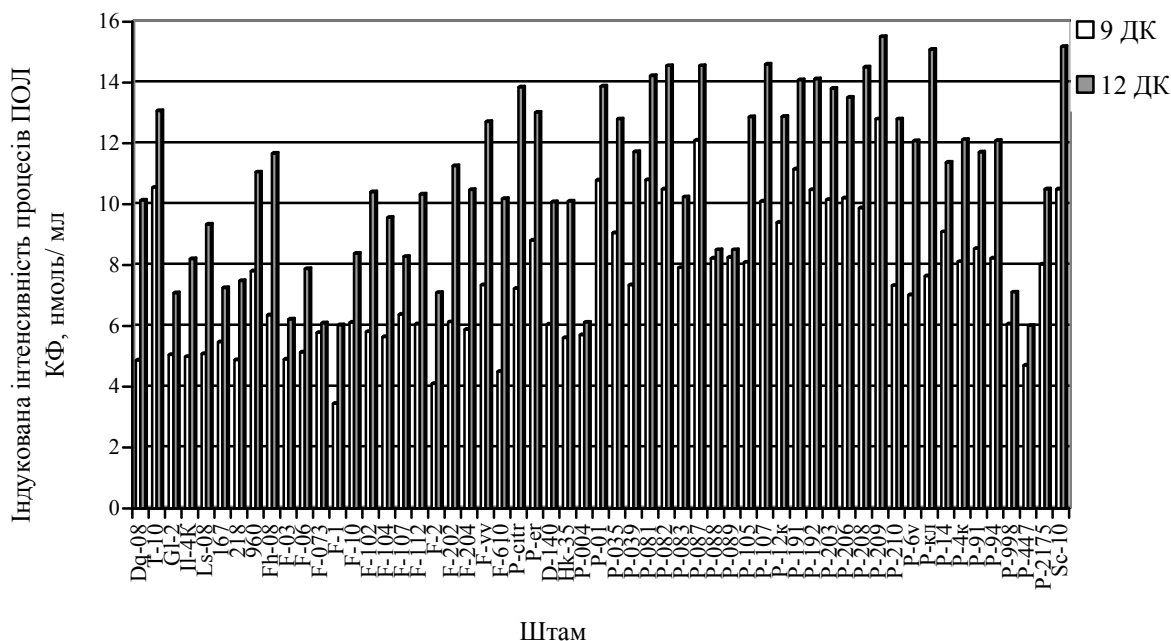


Рис. 5. Індукована інтенсивність процесів ПОЛ КФ штамів базидіоміцетів на 9-ту (9 ДК) та 12-ту (12 ДК) добу культивування (n = 3)

Індукція процесів ПОЛ дозволяє виявити ті або інші токсичні властивості речовин-індукторів чи продуктів ПОЛ, або з'ясувати стійкість (чи реакцію) проби до таких впливів (Fedotov, 2006; Pham-Huy et al., 2008). Результати

індукованої інтенсивності процесів ПОЛ міцелію (рис. 4) та КФ (рис. 5) штамів базидіоміцетів виявили різну відповідь мікологічного матеріалу на застосовані дії. В усіх варіантах дослідження А₁ спостерігалась особня для кожного штаму акти-

вація процесів ПОЛ. Як наслідок, співвідношення значень індукованої та самочинної інтенсивності процесів ПОЛ індивідуальне для кожного штаму, не залежить від його систематичного положення.

Узагальнюючи наявні літературні дані (Kapich, 2011; Wasser, 2011; Zhil'cova, 2011) та результати наших досліджень, треба зазначити, що існуючі нині уявлення про метаболічні процеси грибів в основному базуються на дослідженнях *in vitro*. Їх постановка у штучних умовах визначає певний природний метаболізм цих організмів. Як наслідок, накопичено значний експериментальний матеріал, який не завжди можна зіставити чи порівняти. Обґрунтоване використання показників прооксидантно-антиоксидантної системи, у тому числі інтенсивності ПОЛ, у діагностиці певних процесів у біотехнології та екології (Baraboy, 1991; Droge, 2002; Fedotov, 2006). Це ще раз підтверджує необхідність продовження дослідження культуральних характеристик різних систематичних груп грибів, які визнані перспективними об'єктами біотехнології.

Висновки

Найпродуктивніші за показником накопичення абсолютно сухої біомаси – штами *F. velutipes* F-610 та *P. eryngii* P-er. Найнижчі значення накопичення біомаси зафіксовані для штамів *P. ostreatus* P-14 і P-192 та *P. citrinopileatus* P-citr.

Виявлені групи культур базидіоміцетів із різним умістом ТБК-АП. Самочинна та індукована інтенсивність процесів ПОЛ у міцелії всіх досліджених штамів вища за цей показник у культуральному фільтраті.

Інтенсивність процесів перекисного окиснення ліпідів як міцелію, так і культурального фільтрату наростає з часом культивування, що можна пояснити зростаючою нестачею певних живильних речовин (перш за все вуглецевмісних) та збільшенням концентрації продуктів метаболізму у середовищі.

Співвідношення значень індукованої та самочинної інтенсивності процесів ПОЛ індивідуальне для кожного штаму, не залежить від його систематичного положення.

Зміщення прооксидантно-антиоксидантної рівноваги відносно стаціонарного (самочинного) рівня – ознака розвитку стрес-реакції. При цьому продукти ПОЛ можуть бути як індукторами, так і первинними медіаторами стресу як особливого стану біологічної системи.

Дослідження виконане в рамках програми прикладних досліджень Міністерства освіти і науки України (проект № 0115U000090). Висловлюємо щире подяку науковим співробітникам відділу мікології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України за співпрацю, надані матеріали Колекції культур шапинкових грибів (IBK), що має статус Національного надбання України.

Бібліографічні посилання

Baraboy, V.A., Orel, V.E., Karnaukh, I.M., 1991. *Perekisnoye okisleniye i radiatsiya* [Lipid peroxidation and radiation]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
Belozerskaya, T.A., Gessler, N.N., 2007. *Aktivnyye formy kisloroda i strategiya antioksidantnoy zashchity u gribov*

[Reactive oxygen species and antioxidant defense strategy in fungi]. *Prikladnaya Biokhimiya i Mikrobiologiya* 43(5), 565–575 (in Russian).
Chang, S.T., 2001. A 40-year journey through bioconversion of lignocellulosic wastes to mushrooms and dietary supplements. *Int. J. Med. Mushrooms* 3, 299–310.
Chayka, O.V., Fedotov, O.V., 2014. *Otsinka ekolohichnoho stanu dovkilliya z vykorystannyam prooksydantno-antyoksydantnoyi aktivnosti kul'tur bazydiomitsetiv* [The ecology estimation of environment state using prooxidant-antioxidant activity of Basidiomycetes cultures]. *Bioresursy i Pryrodokorystuvannya* 6, 5–11 (in Ukrainian).
Droge, W., 2002. Free radicals in the physiological control of cell function. *Physiol. Rev.* 82, 47–95.
Dudka, Y.A., Wasser, S.P., Ellanskaya, Y.A., 2003. *Metody eksperimental'noy mikologii* [Methods of experimental mycology]. Naukova Dumka, Kiev (in Russian).
Eriksson, K.E.L., Blanchette, R.A., Ander, P., 1990. *Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components*. Springer-Verlag, Berlin.
Fedotov, O.V., Chayka, O.V., Voloshko, T.E., Velyhods'ka, A.K., 2012. *Kolektsiya kul'tur shapynkovykh hrybiv – osnova mikolohichnykh doslidzhen' ta stratehiyi zberezheniya bioriznomanitya bazydiomitsetiv* [Culture Collection of mushrooms – the basis of mycological research and biodiversity conservation strategies Basidiomycetes]. *Visnyk Donets'koho Universytetu* 1, 209–213 (in Ukrainian).
Halliwell, B., 2006. Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme of aerobic life. *Plant Physiol.* 141, 312–322.
Kapich, A.N., 2010. Oxidizability of unsaturated fatty acids and of a non-phenolic lignin structure in the manganese peroxidase-dependent lipid peroxidation system. *Enzyme Microb. Technol.* 46(2), 136–140.
Kapich, A.N., 2011. Conjugation of lipid peroxidation with degradation of lignin in wood-destroying Basidiomycetes. *Microbial biotechnology: Fundamental and applied aspects: Trans. Sc. Papers.* 3, 316–335.
Kapich, A.N., 2011. *Sopryazheniye perekisnogo okisleniya lipidov s degradatsiyey lignina u derevorazrushayushchikh bazidiomitsetov* [Pair of lipid peroxidation degradation of lignin in wood-basidiomycetes]. *Mikrobnyye biotekhnologii: Fundamental'nyye i prikladnyye aspekty* 3, 316–335 (in Russian).
Kirk, P.M., Cannon, P.F., Minter, D.W., Stalpers, J.A., 2008. *Dictionary of the fungi*. CABI, Wallingford.
Kobzeva, T.V., Melnikov, A.R., Karogodina, T.Y., 2014. Stimulation of luminescence of mycelium of luminous fungus *Neonothopanus nambi* by ionizing radiation. *Luminescence* 29, 703–710.
Leonowicz, A., Matuszewska, A., Luterek, J., 1999. Biodegradation of lignin by white rot fungi. *Fungal Genet. Biol.* 27, 175–185.
Pham-Huy, L.A., He, H., Pham-Huyc, C., 2008. Free radicals, antioxidants in disease and health. *International Journal of Biomedical Science* 4, 89–96.
Pirog, T.P., Ignatova, O.A., 2009. *Zahal'na biotekhnolohiya* [General biotechnology]. NUHT, Kyiv (in Ukrainian).
Pozdnyakova, N.N., Nikiforova, S.V., Turkovskaya, O.V., 2010. Influence of PAHs on ligninolytic enzymes of the fungus *Pleurotus ostreatus* D1. *Cent. Eur. J. Biol.* 5(1), 83–94.
Prisedskiy, Y.G., 1999. *Statystychna obrobka rezul'tativ biolohichnykh eksperymentiv* [Statistical processing of biological experiments results]. Kassiopeya, Donetsk (in Ukrainian).
Stalnaya, I.D., Garishvili, T.G., 1977. *Metod opredeleniya malonovogo dial'degida s pomoshch'yu tiobarbiturovoy kisloty* [Method for determination of malondialdehyde using thiobarbituric acid]. *Sovremennyye Metody v Biokhimii* 1, 66–68 (in Russian).

- Vladimirov, Y.A., Archakov, A.I., 1972. *Perekisnoye okisleniye lipidov v biologicheskikh membranakh* [Lipid peroxidation in biological membranes]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Voloshko, T.E., Fedotov, O.V., 2011. *Skryninh shtamiv bazydiomitsetiv za aktyvnistyu antyoksydantnykh oksydoreduktaz* [Screening of basidiomycetes strains on the antioxidant activity of oxidoreductases]. *Microbiology and Biotechnology* 16, 69–81 (in Ukrainian).
- Wasser, S.P., 2011. Current findings, future trends, and unsolved problems in studies of medicinal mushrooms. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 89, 1323–1332.
- Wasser, S.P., Sytnik, M., Buchalo, A.S., Solomko, E.F., 2002. Medicinal mushrooms: Past, present and future. *Ukr. Bot. J.* 59(5), 499–524.
- Winqvist, E., Moilanen, U., Mettala, A., 2008. Production of lignin modifying enzymes on industrial waste material by solid-state cultivation of fungi. *Biochem. Eng. J.* 42, 128–132.
- Zhil'cova, Y.V., 2011. *Zavisimost' antioksidantno-prooksidantnogo ravnovesiya v makrofitah ot urovnya antropogennoj nagruzki* [Dependence of antioxidant-prooxidant balance in macrophytes from anthropogenic stress level]. *Tr. BGU* 6, 47–54.

Надійшла до редколегії 04.07.2016