

УДК 504.064.2

Т.І. КРИВОМАЗ

РАДІАЦІЙНИЙ КОНТРОЛЬ МІКСОМІЦЕТІВ ЛІСОПАРКОВИХ ТЕРИТОРІЙ КИЄВА

***Анотація.** Дане дослідження є вкладом у формування паспорту екологічної безпеки міксоміцетів. В результаті вимірювання потужності амбієнтного еквівалента дози іонізаційного випромінювання виявлена стабільна реакція міксоміцетів лісопаркових територій Києва до дії радіації. Це свідчить про наявність ефективних захисних механізмів у досліджених видів слизовиків, що дозволяє їм пристосовуватись до несприятливих факторів навколишнього середовища і є однією з причин їх широкого розповсюдження. Факторами захисту від руйнуючого впливу радіації на молекулярному рівні у міксоміцетів, як і у грибів, можуть бути вторинні метаболіти. Виявлено, що темно-спорові види міксоміцетів, які містять особливу форму меланінових пігментів, більш стійкі до дії радіації, ніж види із сірим, жовтим та червоним забарвленням спорової маси. Окремі види міксоміцетів можуть бути використані для вирішення практичних завдань екологічної безпеки.*

***Ключові слова:** екологічна безпека, радіація, міксоміцети, біоіндикація, паспортизація.*

Радіоекологічна оцінка стану навколишнього середовища відіграє важливу роль в системі екологічної безпеки України, оскільки є одним з параметрів оцінки впливу радіаційного і хімічного факторів на живі об'єкти та екосистеми. Для комплексного аналізу впливу радіації на екосистеми необхідно визначити здатність живих об'єктів накопичувати та випромінювати радіацію. У зв'язку з цим, одним з актуальних завдань екологічної безпеки є дослідження адаптаційних механізмів біосистем до стресових умов навколишнього середовища. Певні живі організми здатні здійснювати процеси детоксикації шкідливих сполук, а також синтез та накопичення активних метаболітів. Відомо, що гриби проявляють унікальну стійкість до радіації шляхом безпосереднього зв'язування або фіксації радіонуклідів [1]. Вони також опосередковано можуть впливати на форму знаходження радіонуклідів в природному середовищі та їх рухливість у ґрунтах та лісовій підстилці [2]. Міксоміцети (слизовики, Mucoromycetes) – це грибоподібні протисти, які поєднують в собі ознаки грибів та тварин. На вегетативній стадії життєвого циклу, що представлена плазмодієм, вони здатні активно пересуватись у ґрунті або всередині детритних субстратів, живлячись мікроскопічними організмами та органічними рештками. В лісовій підстилці та ґрунті слизовики відіграють роль біоконцентраторів, що здатні накопичувати елементи та сполуки в концентраціях, які перевищують їх вміст в навколишньому середовищі [3]. На генеративній стадії міксоміцети утворюють плодові тіла (спорофори) на відмерлій деревині, опалому листі та інших субстратах. Висуваються гіпотези щодо здатності міксоміцетів накопичувати радіонукліди та наявності у цих організмів особливих адаптаційних механізмів захисту проти впливу радіації [4].

У різних структурах міксоміцетів виявлено більше 100 біоактивних вторинних метаболітів [5]. До продуктів життєдіяльності міксоміцетів належить широке коло метаболітів первинного та вторинного обміну, яке включає як прості (органічні кислоти, спирти, цукри та ін.), так і складні (антибіотики, токсини, пігменти та ін.), які виступають в ролі стимуляторів та інгібіторів різноманітних реакцій. Серед них особливе місце займають пігменти, зокрема меланіни. Це високополімерні сполуки, що утворюються при ферментативному окисленні фенолів та/або індолів і надають забарвлення клітинам та тканинам [6]. Розрізняють коричневі та чорні меланіни – єумеланіни, а також жовті – феомеланіни. У багатьох видів меланіни є важливим фактором захисту від несприятливих умов зовнішнього середовища, надаючи змогу пристосовуватись до екстремальних умов існування. Наявність меланінів дозволяє видам існувати в умовах високої інсоляції, УФ-випромінювання, висушування, заморожування, різких перепадів температури, низьких концентрацій органічних речовин, а також високих концентрацій солей, важких металів та радіонуклідів [7].

У грибів підвищення вмісту меланіну є ознакою розвитку протирадіаційного захисного механізму, оскільки відмічено, що під впливом радіації у складі мікобіоти збільшується кількість меланіновмісних видів [8]. Експериментально доведено, що темнозабарвлені спори грибів виявляють стійкість до УФ-випромінювання, в той час як непігментовані форми гинуть протягом кількох хвилин, що пояснюється потужною антиокисною і антирадикальною активністю меланін-глюканового комплексу. Як правило, в екстремальних умовах підвищується співвідношення меланізованих грибів в мікобіоті, наприклад, в повітряному середовищі меланіновмісних спор грибів більше, ніж у ґрунті [9].

Меланінові пігменти виявлені у представників різних груп живих організмів, в тому числі у клітинній стінці спор та інших структурах грибоподібних протистів міксоміцетів [10]. Яскраво-жовтий плазмодій *Fuligo septica* при повільному висушуванні та нестачі поживних речовин перетворюється у склероцій, колір якого може змінюватись від жовтого, помаранчевого до коричневого. Колір залежить від утворення вільних радикалів меланіну, і тільки жовтий склероцій здатен відновлювати свою життєздатність, знову перетворюючись за сприятливих умов у плазмодій [11]. Меланіни характерні не тільки для темноспорових міксоміцетів порядків Physarales та Stemonitales, але й для видів з яскравим забарвленням спор з Liceales та Trichiales. На відміну від меланінів тварин, які належать до однорідної групи, меланіни міксоміцетів дуже різноманітні з точки зору біосинтезу [12].

Дослідження адаптаційних механізмів міксоміцетів допоможе з'ясувати роль меланінових пігментів у захисті від дії стресових факторів. Широке розповсюдження цих організмів та їх вміння пристосовуватись до різноманітних умов навколишнього середовища дозволяє використовувати їх як модельні об'єкти, зокрема для комплексної оцінки радіаційного впливу.

Мета дослідження. Метою дослідження є визначення адаптаційних властивостей міксоміцетів до дії радіації шляхом вимірювання потужності еквівалентної дози іонізаційного випромінювання.

Матеріали та методи. Матеріалом для дослідження були 100 гербарних зразків, що належать до 30 видів міксоміцетів. Зразком вважають окремі плодові тіла або колонію спорофорів, які колекціонують разом з частиною

субстрату і зберігають у окремому контейнері. Польові дослідження тривали протягом 1994–2014 рр. на території наступних лісопаркових зон м. Києва: національного природного парку «Голосіївський», ландшафтного парку «Лиса гора», Маріїнського парку, Гідропарку, парку «Нивки», парку на Татарці, парку Національного музею народної архітектури та побуту «Пирогів», Святошинського лісу, Пуща-Водицького лісу. Для видової ідентифікації зразків міксоміцетів використовувався визначник «LesMuxhomycètes» [13]. Вимірювання потужності еквівалентної дози іонізаційного випромінювання проводились в лабораторії кафедри охорони праці та навколишнього середовища факультету інженерних систем та екології Київського національного університету будівництва і архітектури.

Метод вимірювання потужності амбієнтного еквівалента дози (ПАЕД) іонізаційного випромінювання ґрунтується на прямому вимірюванні ПАЕД на поверхні обстежуваних об'єктів [14]. Вимірювання ПАЕД гербарних зразків міксоміцетів проводилось за допомогою дозиметричного приладу SMG-2 в режимі радіометра. Прилад реєструє ПАЕД гамма-, бета- та рентгенівського випромінювання (від 0,01 до 999 мкЗв/год) з енергією гамма-випромінювання (від 0,1 до 1,25 МеВ). На основі даних реєстрації на дисплеї дозиметричного приладу, через 60 секунд після початку виміру, відображається потужність еквівалентної дози гамма-, бета-випромінювання. Детектор розміщують на мінімальній можливій відстані від об'єкту (до 1,0 см), при цьому здійснюється 30 одиничних вимірювань для кожного зразка. Перевагою для використання цього приладу є те, що у процесі вимірювання не пошкоджуються гербарні зразки, а завдяки компактності дозиметра, вимірювання можна проводити індивідуально для кожного гербарного зразка.

При виконанні вимірювань дотримуються вимог радіаційної безпеки відповідно до ДГН 6.6.1-6.5.001-98 «Норми радіаційної безпеки України» НРБУ-97 та ДСП 6Л 77-2005-09-02 «Державні санітарні правила 6. Радіаційна гігієна. Основні санітарні правила забезпечення радіаційної безпеки України». Обробку результатів вимірювань ПАЕД гамма-випромінювання виконують згідно з ДСТУ ГОСТ 8.207-2008 [14].

Еквівалентна доза відображає біологічний вплив опромінення на живі організми. По суті, біологічні ефекти, викликані будь-якими іонізуючими випромінюваннями, порівнюються з ефектом від рентгенівського і гамма-випромінювання. Ефективна доза відображає ризик виникнення віддалених наслідків опромінення для живих організмів та окремих їх органів і тканин із врахуванням їх радіочутливості.

$$H_T = \sum_R W_R D_{T,R}, \quad (1)$$

де H_T – доза в органах чи тканинах живих організмів, W_R – ваговий коефіцієнт, що відповідає певному виду випромінювання і відображає його здатність ушкоджувати певні тканини чи органи; $D_{T,R}$ – доза, що поглинута певним органом чи тканиною.

Поняття ефективної дози зрівнює типи іонізуючих випромінювань у плані їхньої потенційної здатності завдати шкоди організму. На жаль, еквівалентна та ефективна дози не можуть бути виміряні безпосередньо, тому для практичного використання застосовуються операційна дозиметрична величина –

амбієнтна доза. Амбієнтний еквівалент дози (H_d) визначається через фізичні характеристики поля випромінювання для практичного визначення ступеня шкоди, яку може заподіяти це випромінювання, тобто є операційним виразом ефективної та еквівалентної дози.

Амбієнтний еквівалент дози H_d – еквівалент дози, що був би створений в кулі діаметром 30 см з тканиноеквівалентного матеріалу щільністю 1 г/см^3 на глибині 10 мм від поверхні по радіусу, паралельному напрямку випромінювання, але протилежно йому направленому, в полі випромінювання, ідентичному що розглядається по складу, флюенсу і енергетичному розподілу, але мононаправленому і однорідному. Одиницею амбієнтного еквівалента дози в системі СІ є зіверт, що відображає біологічний вплив іонізуючого випромінювання, на відміну від фізичного, який характеризується поглинутою дозою випромінювання та вимірюється в греях. Один зіверт дорівнює еквівалентній дозі будь-якого виду випромінювання, поглиненої одним кілограмом біологічної тканини, що створює такий же біологічний ефект, як і поглинена доза в один грей рентгенівського або γ -випромінювань: $3\text{в} = \text{Дж} \cdot \text{кг}^{-1} = \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2}$ ($1 \text{ Зв} = 100 \text{ бер}$). Як правило, показники надаються у мілізівертах або мікрозівертах за годину (мкЗв/год). 1 мкР/год по біологічній дії приблизно дорівнює 0.01 мкЗв/год .

Потужність еквівалентної дози — це інтенсивність випромінювання, що утворюється за одиницю часу і характеризує швидкість накопичення дози. Потужність амбієнтного еквівалента дози H_d – відношення приросту амбієнтного еквівалента дози (dH_d) за інтервал часу dt до величини цього інтервалу:

$$H_d = dH_d/dt \quad (2)$$

Розраховують середньоарифметичне значення ПАЕД для кожного зразка і виду міксоміцетів, H (мкЗв/год), як середнє арифметичне результатів n одиничних вимірювань за формулою (1):

$$H = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n H_i \quad (3)$$

Відносне середньоквадратичне відхилення (СКВ, S) значення результатів вимірювань ПАЕД розраховують за формулою:

$$S = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (H_i - H)^2} \quad (4)$$

Значення відносного СКВ результату вимірювань ПАЕД гамма-випромінювання фону не повинно перевищувати 0,2: $S \leq 0,2$. Результати, що виходили за вказаний інтервал, до розгляду не приймалися.

Результати. В результаті проведеного радіаційного контролю 100 гербарних зразків 30 видів міксоміцетів, зібраних на території 9 лісопаркових зон м. Києва, було здійснено 3000 одиничних вимірювань ПАЕД (30 вимірювань для кожного зразка), які знаходились в діапазоні від 0,04

до 0,24 мкЗв/год. Згідно з регламентом НРБУ-97, значення радіаційних параметрів, встановлені ДСЕПІН 6.6.1.-079/211.3.9 001-02., не перевищують допустимі рівні. Нормальними показниками радіаційного навантаження від природних джерел випромінювання вважається 0,10–0,20 мкЗв/год, а рівень 0,20–0,30 мкЗв/год вважається припустимим – це формує відповідну середню еквівалентну дозу менш ніж 2 мЗв на рік.

Математичні очікування (середньоарифметичне значення ПАЕД), середньоквадратичне відхилення (СКВ) ПАЕД для 30 видів міксоміцетів наведені в Таблиці 1, що відображає результати 3000 одиничних вимірювань для 100 зразків міксоміцетів. За результатами обстеження більшість середніх значень ПАЕД знаходиться в діапазоні 0,12 та 0,13 мкЗв/год – по 30% від загальної кількості видів міксоміцетів, для 13% видів відмічено середнє ПАЕД 0,11 мкЗв/год, всього у двох видів було зареєстровано середнє ПАЕД відповідно 0,10 та 0,15 мкЗв/год, і тільки один вид показав максимальне середнє ПАЕД 0,16 мкЗв/год.

Стійкість грибів до впливу радіації пов'язують з наявністю у деяких видів серед вторинних метаболітів пігменту меланіну. Цей пігмент також міститься у спорах міксоміцетів, плодових тілах та плазмодіях представників цієї групи організмів, але поки що не встановлено кореляцію між наявністю меланінових пігментів у міксоміцетів та їх стійкістю до дії радіації. В наших дослідженнях при порівнянні даних для видів з різним забарвленням спор, виявлено збільшення середнього значення ПАЕД в залежності від кольору спор: жовтий → червоний → коричневий → чорний (рис. 1).

Таблиця 1. Результати вимірювань потужності амбієнтного еквівалента дози для міксоміцетів лісопаркових територій м. Київ

№	Види міксоміцетів	Кількість зразків	ПАЕД (мкЗв/год)	СКВ	Колір спорової маси	Скорочена назва виду
1	<i>Arcyria cinerea</i> (Bull.) Pers.	2	0,12	0,05	сірий	АС
2	<i>A. denudata</i> (L.) Wettst.	4	0,12	0,02	червоний	AD
3	<i>A. ferruginea</i> Saut.	2	0,12	0,04	червоний	AF
4	<i>A. obvelata</i> (Oeder) Onsberg	2	0,11	0,02	жовтий	AOб
5	<i>A. oerstedii</i> Rostaf.	1	0,12	0,02	червоний	AOе
6	<i>A. pomiformis</i> (Leers) Rostaf.	2	0,12	0,03	жовтий	AP
7	<i>Badhamia utricularis</i> (Bull.) Berk.	4	0,12	0,03	коричневий	BU
8	<i>Cribraria argillacea</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	2	0,1	0,03	жовтий	CA
9	<i>Fuligo cinerea</i> (Schwein.) Morgan	1	0,14	0,02	чорний	FC
10	<i>F. leviderma</i> H. Neubert, Nowotny & K. Baumann	1	0,16	0,03	чорний	FL
11	<i>F. septica</i> (L.) Wigg.	3	0,13	0,03	коричневий	FS
12	<i>Hemitrichia calyculata</i> (Speg.) M.L. Farr	6	0,12	0,03	жовтий	HCa
13	<i>H. clavata</i> (Pers.) Rostaf.	1	0,11	0,02	жовтий	HCl
14	<i>Lycogala epidendrum</i> (L.) Fr.	13	0,12	0,03	рожевий, сірий	LE

Продовження таблиці 1

№	Види міксоміцетів	Кіль- кість зразків	ПАЕД (мкЗв/год)	СКВ	Колір спорової маси	Скорочена назва виду
15	<i>Metatrichia vesparia</i> (Batsch) Nann.-Bremek.	15	0,13	0,04	червоний	MV
16	<i>Mucilagocrustacea</i> F.H. Wigg.	2	0,13	0,02	коричневий	MC
17	<i>Perichaena corticalis</i> (Batsch) Rostaf.	2	0,12	0,03	жовтий	PC
18	<i>P. depressa</i> Lib.	4	0,11	0,03	жовтий	PD
19	<i>Reticularia lycoperdon</i> Bull.	1	0,13	0,01	коричневий	RL
20	<i>R. splendens</i> Morgan	1	0,15	0,02	коричневий	RS
21	<i>Stemonitisaxifera</i> (Bull.) T.Macbr.	1	0,13	0,04	коричневий	SA
22	<i>S. fusca</i> Roth	5	0,14	0,03	коричневий	SF
23	<i>S. pallida</i> Wingate	1	0,13	0,02	коричневий	SP
24	<i>S. smitii</i> T.Macbr.	1	0,14	0,02	коричневий	SS
25	<i>Stemonitopsisaoena</i> (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek.	1	0,15	0,04	коричневий	SAm
26	<i>Trichia botrytis</i> (Gmel.) Pers.	1	0,1	0,03	жовтий	TB
27	<i>T. decipiens</i> (Pers.) T. Macbr.	8	0,13	0,03	жовтий	TD
28	<i>T. favoginea</i> (Batsch) Pers.	7	0,11	0,04	жовтий	TF
29	<i>T. scabra</i> Rostaf.	4	0,13	0,03	жовтий	TS
30	<i>T. varia</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	2	0,13	0,03	жовтий	TV

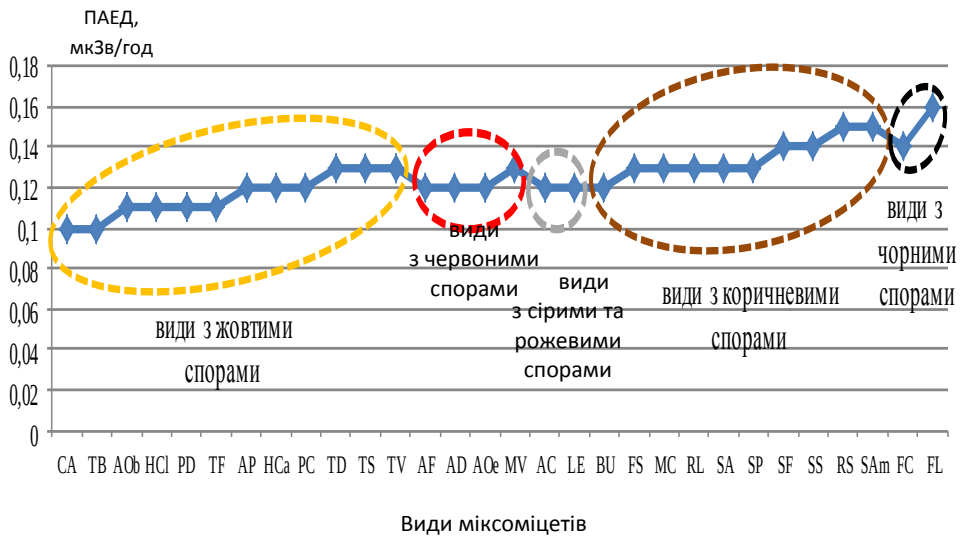


Рис. 1 – Залежність потужності амбієнтного еквівалента дози від вмісту пігментів у 30 видів міксоміцетів (повні назви наведені в таблиці 1)

Очевидно, що у темноспорових видів міксоміцетів концентрація меланіну має бути більшою, саме тому найвищі середні значення ПАЕД відмічені у *Fuligoleviderma* (0,16 мкЗв/год) з чорними спорами та у видів з коричневими спорами – *Stemonitopsisamoena* та *Reticulariasplendens* (по 0,15 мкЗв/год відповідно). Найнижчі середні значення ПАЕД зареєстровані у видів з жовтими спорами *Cribrariaargillacea* та *Trichiabotrytis* (по 0,10 мкЗв/год відповідно).

Моніторинг рівня ПАЕД в 9 лісопаркових зонах м. Києва протягом 1994–2008 рр. не виявив значних коливань в накопиченні дози випромінювання гербарними зразками міксоміцетів, зібраних в різні роки (рис. 2). В НПП «Голосіївський» середнє значення ПАЕД для міксоміцетів, виявлених у 1994 р., становить 0,13 мкЗв/год, а у 2008 – 0,12 мкЗв/год. З іншого боку, зразки слизовиків, відібрані в парку на Татарці у 1994 р. мають менше середнє значення ПАЕД – 0,11 мкЗв/год, ніж зразки, знайдені в тому ж самому місці у 2014 р. – 0,12 мкЗв/год. Схожа динаміка зміни накопиченої дози спостерігається і для міксоміцетів, виявлених у Гідропарку: середнє значення ПАЕД у 1994 р. – 0,13 мкЗв/год, у 2014 р. – 0,14 мкЗв/год. Це свідчить про те, що для моніторингу радіоекологічного стану екосистем доцільно вибирати певні види міксоміцетів, а не проводити загальний аналіз ПАЕД всіх виявлених зразків.

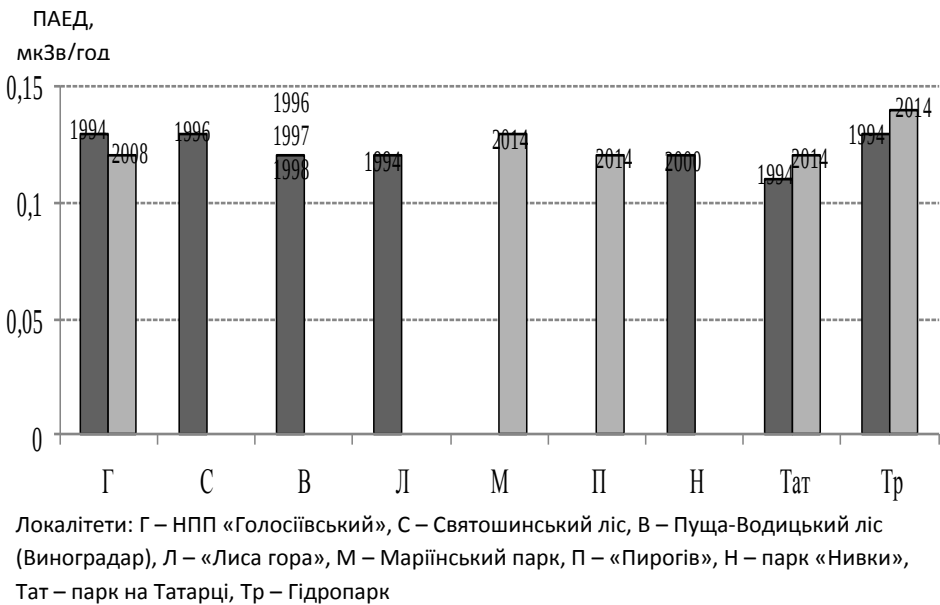


Рис. 2 – Моніторинг ПАЕД зразків міксоміцетів в лісопаркових зонах м. Київ

Оскільки гербарні зразки включали не тільки плодові тіла міксоміцетів, але й субстрати (переважно це фрагменти відмерлої деревини), то для виключення фонової інтерференції ПАЕД випромінювання субстрату, було проведено порівняння середніх значень ПАЕД зразків, в залежності від типів субстратів (рис. 3). Найменшим середнім значенням ПАЕД (0,10 мкЗв/год) характеризуються субстрати з *Betulapendula*, а найбільшим (0,13 мкЗв/год) – субстрати з *Quercusrobur*, *Populustremula*, *Populusalba*, *Pinussilvestris* та *Acerplatanoides*, зібрані в різні роки на різних територіях м. Києва. Кореляцій

ПАЕД видів міксоміцетів в залежності від видів субстратів виявлено не було, тому є підстави вважати, що дослідження виявили саме потужність еквівалентної дози міксоміцетів, а не субстратів, на яких вони утворили спорофори.

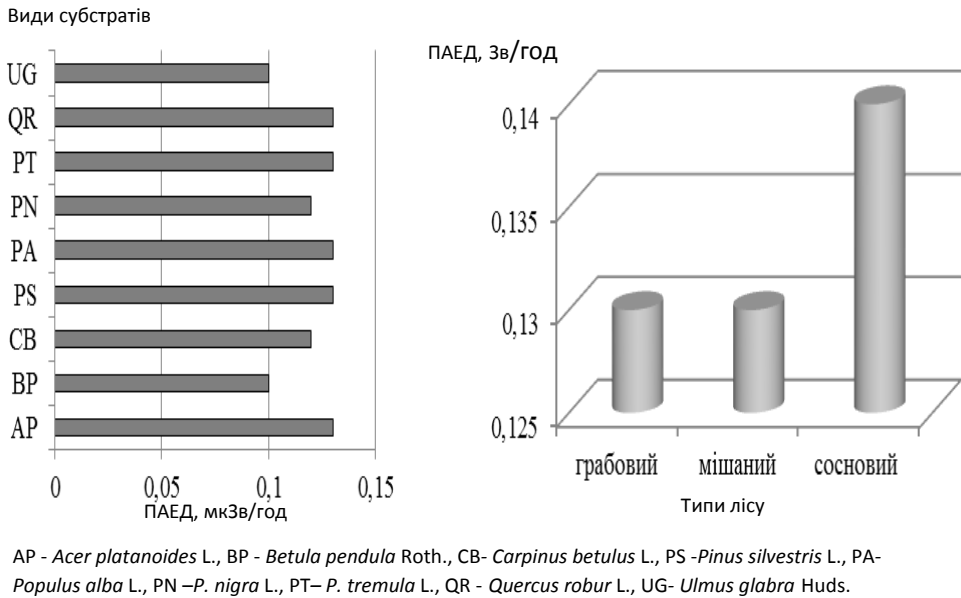


Рис. 3 – Середнє значення ПАЕД зразків міксоміцетів в залежності від виду субстратів та типу лісу

Для визначення впливу типу лісового угруповання, в якому було знайдено зразок, на рівень ПАЕД було проведено порівняння середнього значення накопиченої дози в трьох основних типах лісопаркових формацій, де проводились дослідження: грабовий, сосновий та мішаний ліс. З'ясувалось, що найбільше значення ПАЕД характерне для соснового лісу (близько 0,14 мкЗв/год), а у грабовому та мішаному – 0,13 мкЗв/год. Незначна різниця середніх значень ПАЕД свідчить про те, що міксоміцети доцільніше використовувати для локальної радіоекологічної оцінки, а не для глобальної характеристики великих територій.

Обговорення та висновки. Вивчення реакцій живих організмів на дію стресових факторів, зокрема радіації, має важливе значення для вирішення проблем екологічної безпеки навколишнього середовища. Припускається, що реакція міксоміцетів на дію стресових факторів навколишнього середовища проявляється в біосинтезі вторинних метаболітів, зокрема меланінових пігментів. Біологічно активні сполуки надають можливість витримувати конкуренцію з бактеріями, грибами та іншими мікроорганізмами, що мешкають у ґрунті та на детритних субстратах. Міксоміцети характеризуються високим рівнем адаптації до несприятливих умов, що забезпечує їх широке поширення в різноманітних екотопах всіх регіонів світу. Дослідження особливостей пристосування міксоміцетів до дії стресових факторів відкривають нові перспективи для практичного застосування їх специфічних адаптаційних механізмів у сфері екологічної безпеки.

Міксоміцети можуть стати новим об'єктом біоіндикації радіаційного забруднення і, можливо, перспективним об'єктом для біоремедіації радіаційно забруднених територій в лісових екосистемах. Особливості їх метаболізму, життєвого циклу та широке поширення надає можливість використовувати їх плодові тіла для практичного визначення ступеня шкоди, яку може заподіяти іонізуюче випромінювання. Проте перепонами до широкого використання міксоміцетів у якості біоіндикаторів радіації можуть бути невеликі розміри їх плодових тіл та складність їх виявлення і визначення. Однак серед міксоміцетів є види, які мають великі плодові тіла або утворюють великі колонії яскраво забарвлених спорофорів, добре помітних неозброєним оком. До таких видів, які, крім того, легко знайти та визначити в польових умовах, належать *Arcyriadenudata*, *A.obvelata*, *Fuligoseptica*, *Lycogalaepidendrum*, *Metatrichiavesparia*, *Mucilagocrustacea*, *Reticularialycoperdon*, *Stemonitisfusca*, *Trichiafavoginea*. Можливо, що деякі з цих видів у перспективі будуть використовуватись як біоіндикатори для дослідження дії різноманітних факторів на навколишнє середовище. Дане дослідження є вкладом у формування паспорту екологічної безпеки для міксоміцетів, який оцінює вплив цих організмів на інші види, людину та навколишнє середовище.

В результаті дослідження зроблені наступні висновки:

1. Міксоміцетам притаманні специфічні адаптаційні механізми захисту до дії несприятливих факторів навколишнього середовища, що дозволяє їм пристосовуватись до різних умов існування і є однією з причин їх широкого розповсюдження.

2. Адаптаційні механізми на молекулярному рівні можуть проявлятися у міксоміцетів шляхом синтезу вторинних метаболітів – пігментів та біологічно активних сполук.

3. Виявлено, що темноспорові види міксоміцетів більш стійкі до дії радіації, ніж міксоміцети із сірим, жовтим та червоним забарвленням спор, що обумовлено наявністю особливих форм меланіну в клітинній оболонці.

4. Окремі види міксоміцетів можуть бути використані для потреб вирішення практичних завдань екологічної безпеки, як біоіндикатори локального радіаційного стану навколишнього середовища, а також розглядаються перспективи використання міксоміцетів для біоремедіації.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Гроздинська Г., Сирчин С., Кучма М., Конішук В. Макроміцети – біоіндикатори забруднення радіоцезієм лісових екосистем України // Вісн. НАН України. – 2008. – № 9. – С. 26–37.
2. Steiner M., Linkov I., Yoshida S. The role of fungi in the transfer and cycling of radionuclides in forest ecosystems // J. Environ. Radioactivity. – 2002. – Vol. 58. – P. 217–241.
3. Keller H.W., Everhart S.E. Importance of Myxomycetes in Biological Research and Teaching // Fungi. – 2010. – 3(1). – P. 13–27.
4. Жданова Н. М. Моніторинг міксоміцетів при визначенні санітарного стану ґрунтів / Агроекологічний моніторинг та паспортизація сільськогосподарських земель. – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – С. 146–152.
5. Dembitsky V.M., Rezanka T., Spízek J., Hanus L.O. Secondary metabolites of slime molds (myxomycetes) // Phytochemistry. – 2005. – 66(7). – P. 747–69.
6. Plonka P.M., Grabacka M. Melanin synthesis in microorganisms — biotechnological and medical aspects // ActaBiochimicaPolonica – 2006. – Vol. 53 No. 3. – P. 429–443.

7. Calvo A.M., Wilson R.A., Bok J.W., Keller N.P. Relationship between secondary metabolism and fungal development // *MicrobiolMolBiol Rev.* – 2002. – 66(3). – P. 447–459.
8. Тугай Т.И., Жданова Н.Н., Желтоножский В.А., Садовников Л.В. Проявление радиоадаптивных свойств у микроскопических грибов, длительное время находившихся на территориях с повышенным радиационным фоном после аварии на ЧАЭС // *Радиационная биология. Радиоэкология.* – 2007. – В. 5., Т. 47. – С. 543–549.
9. Гесслер Н.Н., Егорова А.С., Белозерская Т.А. Меланиновые пигменты грибов в экстремальных условиях существования (обзор) // *Прикладная биохимия и микробиология.* – 2014. – № 2. – С.125–134.
10. Loganathan P., Kalyanasundaram I. The melanin of the myxomycete *Stemonitisherbat-ica* // *Act. Protoz.* – 1999. – 38(2). – P. 97–103.
11. Krzywda A., Petelenz E., Michalczyk D., Płonka P.M. Sclerotia of the acellular (true) slime mould *Fuligoseptica* as a model to study melanization and anabiosis // *CellMolBiol-Lett.* – 2008. – 13(1). – P.130–143.
12. Loganathan P., Paramasivan P., Kalyanasundaram I. Melanin as the spore wall pigment of some myxomycetes // *Mycological Research* – 1989. – Vol.92(3). – P. 286–292.
13. Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. *LesMyxomycètes*. 2 vol. – Delémont: FMBDS, 2011. – 1119 p., 544 plates.
14. Тимошенко М.М., Мінчук Г.Я. Робочий зошит з питань радіаційного контролю. – К.: ВАІТЕ, 2013. – 52 с.

Стаття надійшла до редакції 23.01.2015