

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДОНЕЦЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ВАСИЛЯ СТУСА
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМ. М. Г. ХОЛОДНОГО НАН УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

РЕШЕТНИК КАТЕРИНА СЕРГІЇВНА

УДК 582.28:635.8(043.5)


ДИСЕРТАЦІЯ
ВПЛИВ ЛАЗЕРНОГО ОПРОМІНЕННЯ МІЦЕЛІУ НА
ІНТЕНСИФІКАЦІЮ РОСТОВИХ ПАРАМЕТРІВ ДЕЯКИХ ВИДІВ
BASIDIOMYCOTA

03.00.21 – мікологія

Біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

 _____ К. С. Решетник

Науковий керівник: Приседський Юрій Георгійович, доктор біологічних наук

Київ – 2021

Всі примірники ідентичні 

АНОТАЦІЯ

Решетник К. С. Вплив лазерного опромінення міцелію на інтенсифікацію ростових параметрів деяких видів *Basidiomycota*. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (доктора філософії) за спеціальністю **03.00.21 «Мікологія»**. – Донецький національний університет імені Василя Стуса, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, Київ, 2021.

У дисертації представлені результати дослідження ростових, морфологічних та біосинтетичних процесів штамів видів *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill, *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. та *Schizophyllum commune* Fr. за дії лазерного опромінення довжиною хвилі 405 нм, 532 нм та 635 нм в умовах різних енергетичних доз (25,05–102,5 мДж/см²) та експериментальним шляхом визначено найкращу дозу опромінення (51,1 мДж/см²).

Досліджено вплив лазерного опромінення на швидкість радіального росту та морфологічні особливості міцелію досліджених грибів. У всіх варіантах дослідів з вивчення впливу лазерного опромінення на міцелій підібрані дози світла різних спектрів з однаковою щільністю енергії. Опромінення довжиною хвилі 532 нм та 635 нм виявилось оптимальним для росту міцелію штамів *P. ostreatus*. Крім того, нами вперше виявлено, що 532 нм та 405 нм є оптимальними для росту міцелію штамів *L. sulphureus* та *F. velutipes*, а 635 нм і 405 нм – для *S. commune*. Особливих відмінностей морфологічних характеристик колоній *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* за дії опромінення нами не було виявлено.

Вивчено вплив концентрації джерела глюкози на фотоіндуковану стимуляцію швидкості радіального росту міцелію. Для видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* встановлено, що використання фотоактивованого міцелію при культивуванні на середовищі зі зниженою

концентрацією глюкози сприяє зростанню фотостимулюючого ефекту.

Досліджено приріст біомаси міцелію за дії опромінення. Опромінення довжиною хвилі 532 нм виявилось оптимальним для синтезу біомаси міцелію штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus* та *P. ostreatus* (біомаса міцелію зросла на 71,4–93,6 %), а довжиною хвилі 635 нм – для *S. commune* (біомаса зросла на 75,3 %). Причому для видів *L. sulphureus* та *S. commune* зазначені результати отримані вперше.

Експериментальним шляхом показано, що ефект фотоіндукованої стимуляції швидкості росту міцелію знижується з часом. Встановлено, що зниження зазначеного фотостимулюючого ефекту на міцелій проявляється через 24 години зберігання у видів *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune*, а *F. velutipes* – в перші 24 години після опромінення. Через 48 годин ефект від впливу короткочасної фотостимуляції на міцелій повністю зникає, а швидкість росту міцелію в усіх досліджених видів знижується до рівня контролю.

Виявлено, що збільшена відносно контролю швидкість росту фотоактивованого міцелію зберігається впродовж двох пересівів культур *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* за умови, якщо перший пересів зроблено впродовж доби після опромінення міцелію.

Зниження фотостимулюючого ефекту на швидкість росту до рівня контролю спостерігалось під час третього пересіву для усіх досліджених видів.

Підвищення швидкості росту міцелію за дії опромінення дало змогу знизити кількість посівного міцелію при поверхневому культивуванні вищезазначених видів грибів. Зокрема, для штамів *L. sulphureus* та *S. commune* вперше показано, що фотоактивація міцелію дає змогу знизити кількість внесення інокулюму в середовище в 1,4 раза.

Уперше встановлено ефективність використання лазерного опромінення для збільшення кількості білка у міцелії для видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune*. Енергетична доза опромінення в усіх варіантах дослідження впливу світла на кількість білка була однаковою

(51,1 мДж/см²). Для *P. ostreatus*, *L. sulphureus* та *F. velutipes* найефективнішим є використання опромінення довжиною хвилі 532 нм, а для *S. commune* – 635 нм, вміст білка збільшився для усіх досліджених нами штамів на 20,2–36,3 %.

Уперше отримано результати дослідження синтезу екзополісахаридів штамми *S. commune* та ендо- і екзополісахаридів штамми *F. velutipes*, *P. ostreatus* за дії лазерного опромінення. Встановлено значне зростання кількості полісахаридів за дії опромінення довжиною хвилі 532 нм для *P. ostreatus*, *F. velutipes* та 635 нм для *S. commune*. Для *P. ostreatus* кількість ендо- та екзополісахаридів збільшилася на 30,5–42 %, для *F. velutipes* – на 45,2–51,2 %, а для *S. commune* кількість екзополісахаридів зросла на 70,7 %.

Уперше досліджено вплив концентрації глюкози на вміст та продуктивність каротиноїдів у міцелії *L. sulphureus* за дії лазерного опромінення. Для збільшення вмісту та покращення продуктивності каротиноїдів у міцелії *L. sulphureus* опромінення довжиною хвилі 532 нм було кращим, ніж 405 та 635 нм: вміст каротиноїдів у міцелії зріс на 66,1 %, а продуктивність зросла на 166,3 %. Досліджено, що використання фотоактивованого міцелію при культивуванні на середовищі зі зниженою на 20 % концентрацією глюкози сприяє зростанню вмісту каротиноїдів на 62,3 % відносно неопроміненого міцелію на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³.

Досліджено, що лазерне опромінення довжиною хвилі 532 нм, 635 нм та 405 нм веде до зростання каталазної активності культурального фільтрату та гомогенату міцелію досліджених штамів. Найбільшою реакцією у відповідь на опромінення довжиною хвилі 405 нм характеризувалися штами гриба *P. ostreatus* та *F. velutipes* (збільшення каталазної активності культурального фільтрату на 20,2–115,8 %, а каталазної активності гомогенату міцелію – на 29,6–123,2 % відповідно). Для гриба *L. sulphureus* доцільно використовувати опромінення довжиною хвилі 532 нм (збільшення каталазної активності

культурального фільтрату на 108,47 %, а каталазної активності гомогенату міцелію – на 112,82 %). Для гриба *S. commune* ефективним є використання опромінення довжиною хвилі 635 нм – показники активності каталази культурального фільтрату зросли на 104,6 %, а каталазна активність міцелію гомогенату зросла на 117,1 %. Причому для видів *L. sulphureus* та *S. commune* дані отримані нами вперше.

Отримано дані щодо впливу лазерного опромінення на пероксидазну активність міцелію та культурального фільтрату досліджуваних штамів. Для *P. ostreatus* та *F. velutipes* доцільно використовувати опромінення довжиною хвилі 405 нм – показники пероксидазної активності залежно від штаму зросли на 181,1 %–373,8 %. Для гриба *L. sulphureus* доцільно використовувати опромінення довжиною хвилі 532 нм: було зафіксовано збільшення пероксидазної активності майже на 375 %. Для гриба *S. commune* ефективним є використання опромінення довжиною хвилі 635 нм: показники пероксидазної активності зросли у різних штамів на 317 %–338,2 %. Для видів *L. sulphureus* та *S. commune* ці дані отримано вперше.

Ключові слова: фотостимуляція, LED лазери, лазерне опромінення, мікологія, полісахариди, *Flammulina velutipes*, *Laetiporus sulphureus*, *Pleurotus ostreatus*, *Schizophyllum commune*, міцелій, культурально-морфологічні особливості, швидкість росту, ферментна активність.

SUMMARY

Reshetnyk K. S. Influence of laser irradiation of mycelium on intensification of growth parameters of some species of Basidiomycota. – Manuscript.

The PhD thesis, speciality **03.00.21.** – «**Mycology**». – Vasyl'Stus Donetsk National University, M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

The dissertation presents the results of research of growth, morphological and biosynthetic processes of strains of *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill, *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. and *Schizophyllum commune* Fr. under the action of laser irradiation with a wavelength of 405 nm, 532 nm and 635 nm at different energy doses (25.05–102.5 mJ/cm²) and experimentally determined the best radiation dose (51.1 mJ/cm²).

The influence of laser irradiation on the radial growth rate and morphological features of the mycelium of the studied fungi was studied. In all variants of experiments to study the effect of laser radiation on the mycelium selected doses of light of different spectra with the same energy density. Irradiation with a wavelength of 532 nm and 635 nm was optimal for the growth of mycelium of *P. ostreatus* strains. In addition, we first found that 532 nm and 405 nm are optimal for the growth of mycelium of strains of *L. sulphureus* and *F. velutipes*, and 635 nm and 405 nm – for *S. commune*. We did not find any special differences in the morphological characteristics of the colonies of *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* and *S. commune* under the action of irradiation.

The effect of glucose source concentration on photoinduced stimulation of mycelial radial growth rate was studied. For species *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* it was found that the use of photoactivated mycelium when cultured on a medium with low glucose concentration contributes to the growth of the photostimulating effect.

The increase in mycelial biomass under the action of irradiation was studied. Irradiation with a wavelength of 532 nm was optimal for the synthesis of mycelial

biomass of strains *F. velutipes*, *L. sulphureus* and *P. ostreatus* (mycelium biomass increased by 71.4–93.6 %), and a wavelength of 635 nm – for *S. commune* (biomass increased by 75.3 %). Moreover, for the species *L. sulphureus* and *S. commune* these results were obtained for the first time.

It has been shown experimentally that the effect of photoinduced stimulation of the mycelium growth rate decreases over time. It was found that the reduction of this photostimulating effect on the mycelium is manifested after 24 hours of storage in species *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* and *F. Velutipes* – in the first 24 hours after irradiation. After 48 hours, the effect of the effects of short-term photostimulation on the mycelium completely disappears, and the growth rate of mycelium in all studied species is reduced to the level of control.

It was found that the increased growth rate of photoactivated mycelium persisted during two reseedings of cultures of *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* provided that the first reseedling was made within 24 hours after irradiation of the mycelium.

The reduction of the photostimulating effect on the growth rate to the level of control was observed during the third reseedling for all studied species.

Increasing the growth rate of mycelium under the action of irradiation, allowed to reduce the amount of seed mycelium during surface cultivation of the above species of fungi. Thus, for strains of *L. sulphureus* and *S. commune* it was shown for the first time that photoactivation of the mycelium can reduce the amount of inoculum in the environment by 1.4 times.

For the first time the efficiency of using laser irradiation to increase the amount of protein in the mycelium for species *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* was established. The energy dose of irradiation in all variants of the study of the effect of light on the amount of protein was the same (51.1 mJ/cm²). For *P. ostreatus*, *L. sulphureus* and *F. velutipes* the most effective is the use of irradiation with a wavelength of 532 nm, and for *S. commune* 635 nm – the protein content increased for all strains studied by 20.2–36.3 %.

For the first time, the results of the study of the synthesis of exopolysaccharides by strains of *S. commune* and endo- and exopolysaccharides by strains of *F. velutipes*, *P. ostreatus* under the action of laser irradiation were obtained. There was a significant increase in the amount of polysaccharides under the action of irradiation with a wavelength of 532 nm for *P. ostreatus*, *F. velutipes* and 635 nm for *S. commune*. For *P. ostreatus* the amount of endo- and exopolysaccharides increased by 30.5–42 %, for *F. velutipes* by 45.2–51.2 %, and for *S. commune* the amount of exopolysaccharides increased by 70.7 %.

The effect of glucose concentration on the content and productivity of carotenoids in the mycelium of *L. sulphureus* under the action of laser irradiation was studied for the first time. To increase the content and improve the performance of carotenoids in the mycelium of *L. sulphureus*, irradiation with a wavelength of 532 nm was better than 405 and 635 nm – the content of carotenoids in the mycelium increased by 66.1 % and productivity increased by 166.3 %.

It was investigated that the use of photoactivated mycelium in cultivation on a medium with a reduced concentration of 20 % glucose contributes to an increase in carotenoid content by 62.3 % compared to non-irradiated mycelium on a medium with a glucose concentration of 10 g/dm³.

It was investigated that laser irradiation with a wavelength of 532 nm, 635 nm and 405 nm leads to an increase in the catalase activity of the culture filtrate and mycelium homogenate of the studied strains. The largest response to irradiation with a wavelength of 405 nm was characterized by strains of the fungus *P. ostreatus* and *F. velutipes* (increase in the catalase activity of the culture filtrate by 20.2–115.8 %, and the catalase activity of the mycelium homogenate by 29.6–123.2 % in accordance). For the fungus *L. sulphureus* it is advisable to use irradiation with a wavelength of 532 nm (increase in the catalase activity of the culture filtrate by 108.47 %, and the catalase activity of the mycelium homogenate by 112.82 %). For the fungus *S. commune*, the use of irradiation with a wavelength of 635 nm is effective – the catalase activity of the culture filtrate increased by 104.6 %, and the catalase activity

of the mycelium of the homogenate increased by 117.1 %. Moreover, for the species *L. sulphureus* and *S. commune* the data were obtained by us for the first time.

Data on the effect of laser irradiation on the peroxidase activity of the mycelium and culture filtrate of the studied strains were obtained. For *P. ostreatus* and *F. velutipes* it is advisable to use irradiation with a wavelength of 405 nm – peroxidase activity, depending on the strain increased by 181.1 % – 373.8 %. For the fungus *L. sulphureus*, it is advisable to use irradiation with a wavelength of 532 nm – an increase in peroxidase activity by almost 375 % was recorded. For the fungus *S. commune*, the use of irradiation with a wavelength of 635 nm is effective – peroxidase activity increased in different strains by 317 % – 338.2 %. For *L. sulphureus* and *S. commune*, these data were obtained for the first time.

Key words: photostimulation, LED lasers, laser irradiation, mycology, polysaccharides, *Flammulina velutipes*, *Laetiporus sulphureus*, *Pleurotus ostreatus*, *Schizophyllum commune*, mycelium, cultural and morphological features, growth rate, enzyme activity.

СПИСОК РОБІТ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті в журналах, що індексуються Web of Science

1. Reshetnyk K., Prysedsky Yu., Yuskov D. The influence of laser irradiation on the development of vegetative micelium *Pleurotus ostreatus*. *Biologija*. 2019. Vol. 65, No 4. P. 243–250. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).

Статті у закордонних наукових виданнях, включених до інших міжнародних наукометричних баз даних

2. Reshetnyk K., Yuskov D. Modification of peroxidase activity of some stains of basidiomycota under the influence of laser radiation. The scientific heritage. *Biological Sciences*. 2019. Vol. 39, No 1. С. 12–14. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).

Статті у наукових фахових виданнях України

3. Решетник К. С. Вплив LED лазерів на ростові процеси макроміцета *Flammulina velutipes* (Curt.:Fr.) Sing. *Наукові доповіді НУБіП України*. 2019. Вип. 81(5). С. 1–8.
4. Reshetnyk K. The influence of laser irradiation on the content of carotenoids in the mycelium of fungi *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill. *Chornomorski Botanical Journal*. 2020. 16 (4). С. 333–342. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2020-16-4-6
5. Reshetnyk K. Analysis of the influence of laser irradiation on the accumulation of biomass and polysaccharides *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *ScienceRise: Biological Science*. 2020. No 3(24). С. 18–23.
6. Решетник К. С., Юськов Д. С. Каталазна активність макроміцета *Pleurotus ostreatus* (Jacq. Fr) P. Kumm. за дії лазерного опромінення. *ScienceRise: Biological Science*. 2019. Vol. 1. No 16. С. 30–36. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).
7. Решетник К. С., Юськов Д. С. Вплив лазерного опромінення на каталазну

- активність базидіоміцета *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. *Вісник Львівського університету. Серія: Біологічна*. 2019. №. 81. С. 3–11. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).
8. Решетник К. С., Юськов Д. С. Інтенсифікація росту базидієвого гриба *Schizophyllum commune* за допомогою лазерного опромінення. *Агроекологічний журнал*. 2020. № 2. С. 106–111. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).
9. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Вплив лазерного опромінення на накопичення біомаси та екзополісахаридів гриба *Schizophyllum commune* Fr. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Серія: Біологічні науки*. 2020. 1(389). С. 25–30. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).
10. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Ріст та культурально-морфологічні особливості деяких штамів *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill за дії лазерного опромінення. *Ukrainian Botanical Journal*. 2020. 77(6). С. 472–479. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.472> (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).

Матеріали доповідей наукових конференцій

11. Решетник К. С. Дослідження впливу лазерного опромінення на ростові характеристики гриба *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. Матеріали наукової конференції професорсько-викладацького складу, наукових працівників і здобувачів наукового ступеня за підсумками науково-дослідної роботи за період 2015–2016 рр. (Вінниця, 15–18 травня 2017 р.): у 2-х т. Т. 1. Вінниця, 2017. С. 23–24

12. Решетник К. С. Покращення ростових характеристик гриба *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing під дією лазерного опромінення. *Екологія Донбасу: уроки історії та виклики сьогодення*. Збірник тез доповідей Першої міжнародної науково-практичної конференції (Донецька область, Волноваський район смт. Графське 10–11 жовтня 2017 р.). Вінниця, 2017. С. 49–52.
13. Решетник К. С. Дослідження впливу лазерного опромінення на ростові характеристики гриба *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. *Актуальні проблеми ботаніки та екології*. Матеріали міжнар. конф. молодих учених (Луцьк, 5–10 вересня 2017 р.). Луцьк, 2017. С. 84.
14. Reshetnyk K. Investigation the effect of laser irradiation on the growth characteristics of *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *2ND International Conference «Smart Bio»* (Kaunas, 3–5 May 2018). Kaunas, 2018. P. 344.
15. Решетник К. С. Визначення ефективності використання опроміненого посівного міцелію для отримання біомаси грибів. *Актуальні питання розвитку Біології та Екології: VI Міжнародна наукова конференція студентів, аспірантів та молодих вчених*. Вінниця: 21–22 жовтня 2020 р. Вінниця, 2020. С. 59–61.
16. Решетник К. С., Юськов Д. С. Вплив лазерного опромінення на ростові параметри деяких штамів гливи звичайної *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *Шевченківська весна: досягнення біологічної науки / BioScience Advances*. Збірник тез XVI Міжнародної наукової конференції студентів та молодих вчених (Київ, 24–27 квітня 2018 р.). Київ, 2018. С. 74–75. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).
17. Решетник К. С., Юськов Д. С. Вплив лазерного опромінення на швидкість росту міцелію деяких штамів гливи звичайної *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології*. Матеріали V Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих вчених. Вінниця, 2018. С. 126–127. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).

Патенти

18. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Спосіб стимулювання росту дикаріотичного міцелію їстівного гриба гливи звичайної (*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm): пат. 124287 Україна. № у 201712431, від 14.12.2017, МПК (2018.01), Бюл. № 6, від 26.03.2018. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

19. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Деклараційний патент України на корисну модель № 124286. Спосіб стимулювання росту лікарського гриба *Schizophyllum commune* Fr. Заявка № у 201712427, від 14.12.2017, МПК (2018.01), Бюл. № 6, від 26.03.2018. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

20. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Деклараційний патент України на корисну модель № 124612. Спосіб стимулювання початкових етапів росту лікарського гриба *Schizophyllum commune* Fr. Заявка № у 201712432, від 14.12.2017, МПК (2017.01), Бюл. № 7, від 10.04.2018. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

21. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Деклараційний патент України на корисну модель № 124610. Спосіб стимулювання росту їстівного гриба гливи звичайної (*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm.). Заявка № у 201712425, від 14.12.2017, МПК (2018.01), Бюл. № 7, від 10.04.2018. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

22. Решетник К. С., Приседський Ю. Г., Юськов Д. С. Деклараційний патент України на корисну модель № 877419. Спосіб інтенсифікації ростових

параметрів вищого базидіального гриба *Flammulina velutipes*. Заявка № u 201811990, від 03.12.2018, МПК А01G 18/40 (2018.01), Бюл. № 7, від 09.04.2019. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

23. Решетник К. С., Юськов Д. С. Деклараційний патент України на корисну модель № 996219. Спосіб підвищення активності антиоксидантної системи базидіоміцета *Pleurotus ostreatus*. Заявка № u 201812553, від 17.12.2018, МПК А01G 18/40 (2018.01), Бюл. № 7, від 09.04.2019. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК СКОРОЧЕНЬ ТА УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ.....	18
ВСТУП.....	19
РОЗДІЛ 1. БАЗИДІЄВІ ГРИБИ – ПРОДУЦЕНТИ БІОЛОГІЧНО АКТИВНИХ РЕЧОВИН ТА ФАКТОРИ РЕГУЛЯЦІЇ ЇХНЬОЇ БІОЛОГІЧНОЇ АКТИВНОСТІ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ).....	25
1.1. Базидієві гриби – продуценти біологічно активних речовин з лікарськими властивостями.....	25
1.1.1. Ферментні системи базидієвих грибів.....	30
1.1.2. Каротиноїди.....	34
1.2. Механізм впливу лазерного опромінення.....	38
1.3. Загальна характеристика фоторецепторних систем грибів.....	42
1.4. Характер впливу світла на ріст та розвиток грибів.....	46
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	52
2.1. Матеріали досліджень.....	52
2.2. Методи лабораторних досліджень.....	53
2.2.1. Склад живильних середовищ.....	53
2.2.2. Ріст та морфологічні особливості штамів при культивуванні на живильних середовищах різного складу.....	54
2.3. Методи дослідження біосинтетичної активності базидієвих грибів.....	56
2.3.1. Визначення каталазної активності.....	56
2.3.2. Визначення пероксидазної активності.....	57
2.3.3. Визначення вмісту білка.....	58
2.3.4. Визначення вмісту каротиноїдів.....	59
2.3.5. Визначення вмісту полісахаридів.....	60
2.4. Методика опромінення міцелію грибів.....	60
2.5. Визначення ефективності впливу опромінення міцелію за допомогою LED	

лазерів.....	61
2.6. Статистична обробка експериментальних даних.....	65
РОЗДІЛ 3. РОСТОВІ ПАРАМЕТРИ МІЦЕЛІЮ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ ГРИБІВ ЗА ДІЇ ЛАЗЕРНОГО ОПРОМІНЕННЯ	66
3.1. Швидкість радіального росту міцелію досліджених видів грибів за дії лазерного опромінення.....	66
3.2. Морфологічні особливості міцеліальних колоній штамів <i>Pleurotus ostreatus</i> , <i>Flammulina velutipes</i> , <i>Schizophyllum commune</i> та <i>Laetiporus sulphureus</i> за дії лазерного опромінення.....	78
3.3. Вплив концентрації глюкози на фотоіндуковану стимуляцію швидкості радіального росту міцелію.....	87
3.4. Накопичення біомаси штамми досліджених видів базидієвих грибів за дії лазерного опромінення.....	94
3.5. Вплив лазерного опромінення на накопичення біомаси міцелію, який культивували на живильних середовищах зі зниженою концентрацією глюкози.....	100
3.6. Визначення ефективності використання опроміненого посівного міцелію для отримання біомаси грибів.....	108
3.7. Зміни фотоіндукованої активності міцелію в процесах зберігання та пересівів.....	112
РОЗДІЛ 4. БІОСИНТЕТИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ШТАМІВ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ ГРИБІВ ЗА ДІЇ ЛАЗЕРНОГО ОПРОМІНЕННЯ.....	117
4.1. Накопичення полісахаридів штамми <i>Pleurotus ostreatus</i> , <i>Flammulina velutipes</i> та <i>Schizophyllum commune</i> під впливом лазерного опромінення вегетативного міцелію.....	117
4.2. Вплив лазерного опромінення та концентрації глюкози на вміст каротиноїдів та продуктивність міцелію <i>Laetiporus sulphureus</i>	124

4.3. Вплив лазерного опромінення на кількість білка у міцелії <i>Pleurotus ostreatus</i> , <i>Flammulina velutipes</i> , <i>Schizophyllum commune</i> та <i>Laetiporus sulphureus</i>	132
РОЗДІЛ 5. ФОТОІНТЕНСИФІКАЦІЯ ФЕРМЕНТАТИВНОЇ АКТИВНОСТІ ШТАМІВ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ ГРИБІВ	138
5.1. Каталазна активність штамів досліджених видів грибів за дії лазерного опромінення.....	138
5.2. Пероксидазна активність штамів досліджених видів грибів за дії лазерного опромінення.....	145
ВИСНОВКИ	155
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	158
Додаток А. СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ ТА ВІДОМОСТІ ПРО АПРОБАЦІЮ РЕЗУЛЬТАТІВ ДИСЕРТАЦІЇ.....	195
Додаток Б. МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ КОЛОНІЙ ШТАМІВ <i>PLEUROTUS OSTREATUS</i> ЗА ДІЇ ЛАЗЕРНОГО ОПРОМІНЕННЯ.....	201
Додаток В. МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ КОЛОНІЙ ШТАМІВ <i>FLAMMULINA VELUTIPES</i> ЗА ДІЇ ЛАЗЕРНОГО ОПРОМІНЕННЯ.....	210
Додаток Г. МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ КОЛОНІЙ ШТАМІВ <i>SCHIZOPHYLLUM COMMUNE</i> ЗА ДІЇ ЛАЗЕРНОГО ОПРОМІНЕННЯ.....	217
Додаток Д. МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ КОЛОНІЙ ШТАМІВ <i>LAETIPORUS SULPHUREUS</i> ЗА ДІЇ ЛАЗЕРНОГО ОПРОМІНЕННЯ.....	222

ПЕРЕЛІК СКОРОЧЕНЬ ТА УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

- БАР – біологічно активні речовини
ГПС – глюкозо-пептонне середовище
КА – каталазна активність
КГА – картопляно-глюкозний агар
ККД – коефіцієнт корисної дії
КФ – культуральний фільтрат
МГ – міцеліальний гомогенат
ПА – пероксидазна активність
СА – агаризоване пивне сусло
СФ – спектрофотометр
УФ – ультрафіолетове випромінювання
FAD/FMN – флавінаденіндинуклеотид
LED – light-emitting diode
VVD – Vivid
WC-1 – White Collar-1
WC-2 – White Collar-2

ВСТУП

Актуальність теми. Базидієві гриби є цінним харчовим продуктом та важливим джерелом отримання природних фармакологічних речовин, які характеризуються антивірусними, імуномодулюючими, онкостатичними, тонізуючими, антисклеротичними та іншими властивостями (Ying et al., 1987; Stamets, 1993; Денисова, 1998; Бадалян, 2001; Wasser, 2002; Бухало и др., 2005).

Одним із важливих факторів, які необхідні для росту та розвитку плодових тіл грибів, є світло. Механізми фоторецепції грибів останнім часом є предметом інтенсивних досліджень (Nanba et al., 2002; Purschwitz et al. 2006; Дорошкевич, 2007; Nakazawa et al., 2008; Nakano et al., 2010; Miyazaki et al., 2011; Поєдинок, 2015). Характер впливу світла на розвиток грибного організму залежить від його спектральних характеристик та тривалості освітлення (Kamada et al., 2010). Доведено, що гриби можуть сприймати ультрафіолетове, синє, зелене, червоне і дальнє червоне світло, використовуючи для цього до 11 різних фоторецепторів (Yu, Fischer, 2019). Дослідження, проведені Т. Й. Кару (Karū, 1986, 2011), показали, що короткочасне (протягом кількох секунд) опромінення різних об'єктів, зокрема дріжджів, низькоінтенсивним лазерним світлом певної довжини хвилі у малих дозах ($102\text{--}103 \text{ Дж/м}^2$) сприяє виникненню ефектів, які зберігаються протягом тривалого часу. Враховуючи дані літератури щодо фоторецепції у грибів, можна зробити висновок про доцільність використання світла для регуляції морфогенезу і біологічної активності грибів, що може стати основою для створення більш ефективних технологій їхнього культивування. Це дасть змогу отримати нові знання щодо фізіології грибів та впливу світла на розвиток грибного організму. Крім того, це дасть змогу підібрати оптимальні режими освітлення, які можна буде використовувати для інтенсифікації ростових та біосинтетичних процесів, покращення морфологічних параметрів та активізації ферментів системи антиоксидантного захисту.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконувалася на кафедрі ботаніки та екології Донецького

національного університету імені Василя Стуса в рамках проєктів: НДР № 0115U000090 «Одержання ферментних препаратів, підвищення продуктивності базидіоміцетів за культивування на відходах в лабораторних та напівпромислових умовах», № 0117U002362 «Отримання антиоксидантів та розробка способів утилізації промислових відходів і біоіндикації на основі вивчення прооксидантно-антиоксидантної системи базидіоміцетів» та № 0120U102962 «Розробка способів підвищення продуктивності рослин і грибів за допомогою LED лазерних систем».

Мета та завдання дослідження. Метою дисертаційної роботи є дослідження біологічних особливостей штамів базидієвих грибів *Flammulina velutipes*, *Laetiporus sulphureus*, *Pleurotus ostreatus* та *Schizophyllum commune* у культурі за дії опромінення LED лазерами.

Для досягнення цієї мети вирішували такі завдання:

1) дослідити швидкість радіального росту та морфологічні особливості міцелію штамів базидієвих грибів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune* за дії лазерного опромінення різною довжиною хвилі;

2) вивчити особливості накопичення біомаси досліджених штамів грибів в умовах використання LED лазерів для фотостимуляції вегетативного міцелію;

3) визначити ефективність використання опроміненого різною довжиною хвилі посівного міцелію досліджених штамів для отримання біомаси;

4) визначити ефективні режими фотостимуляції вегетативного міцелію та встановити тривалість збереження фотоіндукційних змін при поверхневому культивуванні міцелію досліджених штамів грибів;

5) визначити вплив лазерного опромінення міцелію різною довжиною хвилі на вміст білків, полісахаридів, каротиноїдів та активність ферментів у біомасі досліджених штамів грибів.

Об'єкт дослідження – штами базидієвих грибів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune*.

Предмет дослідження – зміна біологічних особливостей базидієвих

грибів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* за дії LED лазерів.

Методи досліджень. У процесі вирішення завдань використано загальноприйняті мікологічні, фізіолого-біохімічні та статистичні методи досліджень.

Наукова новизна одержаних результатів. Під час виконання дисертаційної роботи отримано результати впливу опромінення LED лазерами довжиною хвилі 405 нм, 532 нм та 635 нм міцелію 5 штамів *F. velutipes*, 3 штамів *L. sulphureus*, 6 штамів *P. ostreatus* та 3 штамів *S. commune* на їхні біологічні особливості.

Досліджено ростові параметри та морфологічні особливості 17 штамів 4 видів базидієвих грибів за дії лазерного опромінення в умовах різних енергетичних доз опромінення (25,05–102,5 мДж/см²). Показано, що максимальна швидкість радіального росту штамів *P. ostreatus* та *L. sulphureus* спостерігалася за дії лазерного опромінення довжиною хвилі 532 нм, штамів *F. velutipes* – 405 нм, а штамів *S. commune* – 635 нм, при цьому найефективнішою була енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см².

Отримано результати щодо впливу концентрації глюкози на фотоіндуковану стимуляцію швидкості радіального росту міцелію. Для штамів видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune* встановлено, що використання фотоактивованого міцелію при культивуванні на живильному середовищі зі зниженою концентрацією глюкози (8 г/дм³ та 6 г/дм³) сприяє зростанню фотостимулюючого ефекту.

Досліджено вплив концентрації глюкози на фотоіндуковану стимуляцію накопичення біомаси міцелію штамів видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune*. Для культур *S. commune*, *L. sulphureus*, *F. velutipes* вперше встановлено, що використання опроміненого міцелію при культивуванні на середовищі зі зниженою концентрацією глюкози (8 г/дм³ та 6 г/дм³) сприяє кращому відгуку міцелію на опромінення та дає змогу нівелювати негативний вплив, спричинений зменшенням кількості глюкози в середовищі.

Уперше експериментально визначено, що стимулюючий ефект на ростові процеси вегетативного міцелію штамів видів *L. sulphureus* та *S. commune*, який досягається завдяки використанню LED лазерів з низькою енергетичною дозою опромінення (51,1 мДж/см²), зберігається протягом 24 годин.

Для штамів *L. sulphureus* та *S. commune* вперше досліджено, що фотоактивація міцелію дає змогу знизити вміст посівного матеріалу в живильному середовищі в 1,4 раза без зниження кількості біомаси.

Для видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* вперше визначено ефективність використання лазерного опромінення для збільшення вмісту білка в міцелії.

Уперше встановлено стимулюючий ефект на синтез екзополісахаридів штамами *S. commune* та ендо- і екзополісахаридів штамами *F. velutipes*, *P. ostreatus* за дії лазерного опромінення.

Уперше здійснено дослідження впливу концентрації глюкози на вміст та продуктивність каротиноїдів міцелію *L. sulphureus* за дії лазерного опромінення. Показано, що використання фотоактивованого міцелію при культивуванні на середовищі зі зниженою концентрацією глюкози (8 г/дм³ та 6 г/дм³) сприяє зростанню фотостимулюючого ефекту на накопичення каротиноїдів.

Для видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune* вперше показано можливість інтенсифікації ферментативної активності за допомогою лазерного опромінення.

Практичне значення одержаних результатів. Розроблено способи фотоінтенсифікації ростових та біосинтетичних процесів їстівних та лікарських грибів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune* за допомогою LED лазерів, які можуть використовуватися для отримання біологічно активних сполук та міцеліальної біомаси в біотехнологічних процесах, що захищено 6 деклараційними патентами України.

Уперше встановлена можливість використання лазерного опромінення для регуляції ферментативної активності видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*,

P. ostreatus та *S. commune*, що може бути використано під час культивування базидієвих грибів на середовищах різного складу для інтенсифікації процесів біоконверсії субстрату.

Запропоновані ефективні режими лазерного опромінення міцелію штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune* для збільшення кількості біомаси та вмісту біологічно активних речовин – полісахаридів і каротиноїдів.

Результати досліджень використовуються під час викладання курсів «Біотехнологія» та «Біотехнологія грибів» на кафедрі ботаніки та екології факультету хімії, біології і біотехнологій Донецького національного університету імені Василя Стуса.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням автора. Дисертантом розроблено і обґрунтовано концепцію роботи, сформульовано мету та поставлено ряд завдань, підібрано методи дослідження для виконання поставлених задач і самостійно виконано експерименти, які описані в цій дисертаційній роботі. Автором опрацьовано літературу за темою дисертаційної роботи. Узагальнення та інтерпретація даних були проведені із науковим керівником і висвітлені в спільних друкованих працях. Матеріали, опубліковані в співавторстві, містять пропорційний внесок здобувача.

Апробація результатів дисертації. Результати дисертаційної роботи у вигляді доповідей, тез і повідомлень доповідалися й обговорювалися на конференціях: Науковій конференції професорсько-викладацького складу, наукових працівників і здобувачів наукового ступеня за підсумками науково-дослідної роботи за період 2015–2016 рр. (Вінниця, 2017), Першій міжнародній науково-практичній конференції «Екологія Донбасу: уроки історії та виклики сьогодення» (Графське, 2017), Міжнародній конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Луцьк, 2017), XVI Міжнародній науковій конференції студентів та молодих вчених «Шевченківська весна: досягнення біологічної науки / BioScience Advances»: (Київ, 2018), 2ND

International Conference «Smart Bio» (Kaunas, 2018), V Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих вчених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології» (Вінниця, 2018), VI Міжнародна наукова конференція студентів, аспірантів та молодих вчених «Актуальні питання розвитку Біології та Екології» (Вінниця, 2020).

Публікації. За результатами дисертаційної роботи опубліковано 23 наукові праці, з них 8 статей у фахових виданнях, рекомендованих МОН України, 1 стаття в закордонному рецензованому журналі, що індексується Web of Science, 1 стаття в закордонному науковому виданні, включеному до інших міжнародних наукометричних баз даних, 7 тез доповідей у збірниках матеріалів конференцій та 6 патентів на корисну модель.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація викладена на 225 сторінках друкованого тексту та складається зі вступу, огляду літератури, матеріалів і методів досліджень, результатів досліджень, їхнього аналізу та обговорення, висновків, списку використаних джерел, який охоплює 344 посилання. Дисертаційна робота містить 50 рисунків, 4 таблиці та 5 додатків.

РОЗДІЛ 1. БАЗИДІЄВІ ГРИБИ ЯК ПРОДУЦЕНТИ БІОЛОГІЧНО АКТИВНИХ РЕЧОВИН ТА ФАКТОРИ РЕГУЛЯЦІЇ ЇХНЬОЇ БІОЛОГІЧНОЇ АКТИВНОСТІ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

1.1. Базидієві гриби – продуценти біологічно активних речовин з лікарськими властивостями

Перші згадки про використання грибів у традиційній народній медицині датуються ще епоєю неоліту. Досвід людства щодо використання грибів як джерела їжі чи з лікувальною метою формувався протягом тисячоліть (Wasser, 2010). Вчені сучасності у своїх дослідженнях перевірили та достовірно підтвердили значну частину стародавніх знань щодо лікарських властивостей грибів. Протягом останніх трьох десятиліть результати наукових досліджень все більше демонструють потужні та унікальні властивості речовин, які виділяють з ряду видів грибів (Wasser, 2010; Макромицеты..., 2016). Станом на сьогодні гриби є величезним і водночас малореалізованим джерелом нових потужних фармацевтичних продуктів. Препарати грибного походження використовуються у сучасній клінічній практиці в таких країнах, як-от Японія, Китай, Корея та деяких інших (Reshetnikov et al., 2001; Van Griensven 2009; Chang, Wasser, 2012; Макромицеты..., 2016). Гриби є невичерпним джерелом полісахаридів і полісахаридпротеїнових комплексів, які проявляють протиракові та імуностимулюючі властивості, що робить їх надзвичайно важливими для сучасної медицини. Значна частина базидієвих грибів у плодових тілах, міцелії та культуральній рідині містить багато різноманітних біологічно активних високомолекулярних та низькомолекулярних сполук, таких як тритерпени, лактони, алкалоїди та інші метаболіти (Anke, 1989; Zaidman et al., 2005; Wasser, 2010; Chang, Wasser, 2012; De Silva et al., 2013; Макромицеты..., 2016).

Станом на сьогодні активно зросли дослідження базидієвих грибів з огляду на досить широке їхнє використання, зокрема для виробництва продуктів харчування, ферментів, харчових добавок та фармацевтичних речовин (Wasser,

2002; Cohen et al., 2002). Відомо, що із грибів отримують багато біологічно активних сполук з унікальними властивостями. Серед них багато сполук, що знижують холестерин, мають антидіабетичні та імуномодулюючі й інші властивості. Деякі з цих речовин мають не лише фармацевтичні властивості, а й є новим класом харчових добавок або харчових препаратів. Найважливіші фармацевтичні препарати з лікарських грибів включають полісахариди, речовини з антиоксидантними властивостями та лектини (Guillot, Kanska, 1997; Wasser, 2002; Ng, 2004). Крім того, останнім часом спостерігається значний інтерес до використання грибів або грибних екстрактів як дієтичних добавок.

За останні кілька років були значно розширені дослідження біологічно активних сполук грибного походження. Це пов'язано з тим, що гриби містять біоактивні полімери, здатні підсилювати імунну систему організму, такі як полісахариди та полісахаридно-білкові комплекси (Wasser, 2002; Wasser, Weis, 1999; Wasser, Weis, 1999a), а також низькомолекулярні вторинні метаболіти та ферменти, що виявляють пряму протипухлинну активність (Ossowski, Lopez, 1996; Zaidman et al., 2005). Декілька класів грибних біополімерів, таких як-от білки, полісахариди, ліпополісахариди та глікопротеїни, були класифіковані як молекули, які також мають сильний вплив на імунну систему. Ці сполуки можуть відновлювати та посилювати імунологічні відповіді клітин (Rowan et al., 2003). З літературних джерел відомо, що полісахариди, виділені з грибів роду *Pleurotus*, є водорозчинними: β -(1 \rightarrow 3)/(1 \rightarrow 6)-глюкани, α -(1 \rightarrow 3)-глюкани і манногалактани. Встановлено, що макромолекула β -(1 \rightarrow 3)/(1 \rightarrow 6)-глюкану є розгалуженою, вона складається з D-глюкопіранозних залишків, які сполучені β -(1 \rightarrow 3)-глікозидними зв'язками до положень 0–6 моносахаридних залишків, в основному ланцюзі приєднані бічні відгалуження у вигляді D-глюкопіранозних залишків, пов'язаних β -(1 \rightarrow 3)-глікозидними зв'язками, які складаються з глюкози (Нікітіна, 2015). До полісахаридів *Flamulina velutipes* належать β -(1 \rightarrow 3)-глюкани, ксилманнани та галактоманноглюкани (Ikekawa et al., 1982; Smiderle

et al., 2006). Такий склад полісахаридів забезпечує прояв протипухлинної активності (Бадалян, 2000).

У плодових тілах *P. ostreatus* міститься багато біологічно активних речовин, які здатні попереджати і лікувати широкий спектр захворювань. Зокрема, дослідження показали, що високий вміст чистого протеїну (до 47,7 %) в плодових тілах *P. ostreatus* сприяє запобіганню та лікуванню гепатиту, виразки шлунка, знижує кількість холестерину в крові, допомагає нормалізувати тиск як у гіпертоніків, так і у гіпотоніків, надає протипухлинну дію, підвищує імунну стійкість організму (Бисько и др., 2003). У статті О. М. Алексеєнка зі співавторами досить добре проаналізовано та узагальнено харчові та лікувальні властивості плодових тіл грибів *P. ostreatus*. Зокрема встановлено, що у білках плодових тіл гливи є 18 амінокислот, 8 з яких є незамінними (ізолейцин, лейцин, лізин, метіонін, фенілаланін, триптофан, треонін, валін). Водорозчинні вітаміни, такі як-от В1, В2, В5, РР, В6, В7, аскорбінова та пантотенова кислота і жиророзчинні (кальциферол, ергостерол, токоферол) вітаміни забезпечують лікувальну цінність цього гриба (Алексеєнко и др., 2010).

Аналіз вмісту жирів гливи показує, що цей показник є досить високим, порівняно з овочевими культурами, – 5,4 % ліпідів. Причому в значних кількостях присутні стерини, фосфатиди, ефірні масла і поліненасичені жирні кислоти, які є незамінними для організму людини. Відомо, що ці кислоти забезпечують нормальний ріст тканин і обмін речовин, перешкоджають відкладенню холестерину (Сафрай, 2002).

Крім того, у плодових тілах *P. ostreatus* знайдено органічні кислоти і ферменти, що сприяють розщепленню жирів і глікогену (Сафрай, 2000). Міцелій *P. ostreatus* також є цінним джерелом вітамінів групи В, особливо ніюцину, вміст якого досить високий (Середа и др., 2000). Також у плодових тілах *P. ostreatus* міститься до 7–8% мінеральних речовин. До них належать: калій, який регулює роботу серцевого м'яза, фосфор, який бере участь в обміні речовин і входить до складу білків і нуклеїнових кислот, залізо, яке бере участь в утворенні

гемоглобіну і ряду ферментів, а також кальцій, кобальт, мідь, натрій і низка інших елементів, необхідних людському організму (Морозов, 2003).

З літературних джерел відомо, що міцелій *F. velutipes* містить у своєму складі вуглеводи, білки, ліпіди та вітаміни групи В та Е, аскорбінову кислоту, ергостерин та інші (Lee et al., 2009; Hassan 2012; Kalac, 2013). Дослідження біологічної активності різноманітних біологічно активних речовин *F. velutipes* – полісахаридів, протеїн-глюканових комплексів, стеролів, лектинів, пероксидаз, протеаз – показали їхню здатність спричинювати імуномодулювальну, протипухлинну, антиоксидантну, тромболітичну, фібринолітичну, гіпотензивну, антибактеріальну, протигрибкову, противірусну та мітотичну активність (Kim et al., 2002; Lee et al., 2009; Borhani et al., 2011).

З літературних джерел відомо, що гриб *S. commune* продукує біологічно активні речовини з протипухлинною активністю (Hobbs, 2005). Крім того, з полісахариду шизофілану цього виду гриба отримано препарат «Шизофілан», який сьогодні виготовляється японськими компаніями. Використовують цей препарат для лікування хворих, які перенесли протипухлинну терапію (Daba, Ezeronye, 2003). Шизофілан також відомий своєю здатністю підтримувати та посилювати клітинний імунітет та протипухлинні механізми (Suzuki, 2002), що робить його досить важливою речовиною, яку можна використовувати під час виробництва лікарських препаратів.

Протипухлинні властивості *S. commune* обумовлені не лише наявністю β -глюканів, а й активною діяльністю потужної ферментної системи, яка є характерною для базидієвих грибів (Treshalina et al., 2000).

Плодові тіла *L. sulphureus* давно відомі в народній медицині як лікарський засіб, який має антисептичні властивості (Булах, 2001). Це зумовлює активне вивчення цього виду для пошуку нових природних антибіотиків. У міцелії *L. sulphureus* виявлений широкий комплекс біологічно активних речовин: незамінні амінокислоти, ліпіди, каротиноїди і вітаміни, ненасичені жирні кислоти, стероїдні сполуки (ергостерин, тритерпенові кислоти), фосфоліпіди та

ін. (Гвоздкова и др., 2003). Значною мірою досліджено та охарактеризовано полісахариди гриба *L. sulphureus*. За результатами досліджень відомо, що клітинна стінка базидію *L. sulphureus* на 78–88 % складається з (1→3)- α -D-глюкану, має у своєму складі хітин та ламінаран, який належить до (1→3)- β -D-глюканів. Відомо, що 98,8 % всіх полісахаридів базидію цього гриба містять глюкозу. Крім того, полісахаридні фракції мають у своєму складі фукозу, манозу та галактозу у співвідношенні 18:35:41, які є компонентами полісахариду з (1→6)-зв'язаними α -D-галактопіранозою у головному ланцюзі та з L-фукопіранозою, α -D-манопіранозою і 3-O- α -манопіранозо-L-фукопіранозою у бокових ланцюгах (Агафонова, 2007; Дзигун, 2011). Протеїн-полісахариди базидію *L. sulphureus* на 84 % складаються з полісахариду і на 5 % – з протеїну. Фукоза (94,5 %) є основним компонентом полісахаридної частини. А протеїновий компонент містить у своєму складі аспарагінову та глютамінову кислоти, триптофан, серин, пролін, гліцин, аланін, аргінін, валін, метіонін, ізолейцин, лейцин, тирозин, фенілаланін і лізин (Kang et al., 1982). У складі базидію гриба *L. sulphureus* також виявлено ліпіди, на які припадає 0,60–1,03 %, у їхньому складі найбільше жирних кислот з довжиною ланцюга C₁₂–C₂₅ і переважають кислоти C₁₆–C₁₈-ряду. Майже 70 % ліпідного комплексу складають ненасичені жирні кислоти: пальмітолеїнова, цис-вакценова, олеїнова і лінолева. Вміст насичених жирних кислот становить 27,79–42,39 % від вмісту нейтральних ліпідів, ці кислоти представлені лауриноюю, міристиноюю, пентадекановою, пальмітиноюю, маргариновою, стеариноюю, арахіноюю, бегеновою, трикозановою, лігноцериновою і пентакозановою (Агафонова, 2007). Вміст ліпідів у міцелії *L. sulphureus* становить близько 20 % від сухої біомаси, серед яких найбільше лінолевої кислоти (65–70 % жирних кислот) (Гвоздкова и др., 2002). До складу пігментів базидію та міцелію *L. sulphureus*, які належать до каротиноїдів, входить каротиноїдна карбонова кислота (0,003 мг), яка отримала назву летипорксантин (Mishyn, Gvozdkova, 2004). Саме летипорксантин є складовою ліпофільної фракції оранжево-червоного кольору, яка екстрагується

хлороформом і дає характерний для каротиноїдів спектр поглинання в області 450 нм. А загальний вміст каротиноїдів у міцелії *L. sulphureus* досягає 10 мг/г сухої біомаси (Гвоздкова и др., 2002; Davoli et al., 2005; Дзигун, 2011). Ліпокаротиноїдний комплекс визначає біологічну активність міцелію цього гриба. Наявність у міцелії *L. sulphureus* вищезазначених сполук визначає його антиоксидантні властивості та може стати основою для розробки технології отримання біологічно активних добавок (Феофилова, 1994; Феофилова и др., 2001; Капич и др., 2004; Гвоздкова и др., 2007).

Відомо, що у Білорусі вже розроблена біологічно активна добавка «Летіпорін», що є сухим порошкоподібним міцелієм червоно-оранжевого кольору, який отримували шляхом глибинного культивування міцелію гриба *L. sulphureus* (Бабицкая и др., 2006). Варто зазначити, що БАД «Летіпорін» містить в своєму складі білки (до 22 %), амінокислоти (до 8 %), каротиноїди (до 12 мг/г), ліпіди (до 23 %), фосфоліпіди (до 1,8 %), ненасичені жирні кислоти (85 %), харчові волокна, вітамін С, мікро- і макроелементи. Ця добавка була перевірена в експериментах *in vivo*, де було виявлено загальнозміцнюючу, профілактичну, імуномодулюючу, антиоксидантну дію та гепатопротекторні властивості (Бабицкая и др., 2006). Крім того, відомо, що культуральний фільтрат гриба *L. sulphureus* може ініціювати перекисне окислення поліненасичених жирних кислот, зокрема лінолевої кислоти, яка переважає в ліпідах мембран цих грибів. Встановлено, що основну роль прооксидантного агента виконує лігнінолітичний фермент – Mn-пероксидаза. Цей фермент каталізує окислення Mn^{2+} з утворенням Mn^{3+} , який здатний до окислення фенольних сполук, що входять до складу лігніну (Прокопенко и др., 2000).

1.1.2. Ферментні системи базидієвих грибів

Протягом кількох десятиліть базидієві гриби розглядалися як біофабрики нових біоактивних речовин з великим потенціалом для біотехнологічних застосувань. Насправді, базидієві гриби є резервуаром для відкриття нових сполук, таких як-от антибіотики, ферменти, антиоксиданти, імуномодулятори та

протипаразитарні сполуки (Биологические...., 2012). Базидієві гриби відіграють вирішальну роль у балансі екосистем. Вони є основними розкладачами лігноцелюлозного матеріалу в наземних екосистемах і відіграють важливу роль у кругообігу вуглецю та інших поживних речовин. Ці гриби можуть колонізувати найрізноманітніші види деревини на різних стадіях розкладання (Moore et al., 2008). Станом на сьогодні гриби викликають великий інтерес як потенційні деградатори біомаси для широкомасштабних застосувань завдяки їхній здатності виробляти величезну кількість позаклітинних лігноцелюлолітичних ферментів. Лігнін є найскладнішим компонентом лігноцелюлозного матеріалу, виступає бар'єром для більшості розчинів або ферментів, зв'язуючись як з геміцелюлозою, так і з целюлозою, та перешкоджає проникненню лігноцелюлозних ферментів до внутрішньої лігноцелюлозної структури (Фенгел, Вегенер, 1988). Базидієві гриби значною мірою відповідають за ефективну деградацію лігніну в процесах гниття деревини завдяки активній дії ферментних систем (Dashtban et al., 2009).

Гриби мають два типи ферментативних систем: гідролітичну, яка виробляє гідролазу, що відповідає за деградацію полісахаридів, і унікальну окислювальну та позаклітинну лігнінолітичну систему, яка руйнує лігнін і відкриває фенольні кільця (Dashtban et al., 2009). Лігноцелюлозних залишків деревини, відходів сільського господарства, відходів лісового господарства та твердих побутових відходів особливо багато в природі, і вони є потенційними продуктами для біоконверсії (Dashtban et al., 2009). Нагромадження лігноцелюлозних матеріалів у великих кількостях у місцях, де залишки сільськогосподарських культур створюють проблему утилізації, призводить не лише до погіршення стану навколишнього середовища, а й втрати потенційно цінного матеріалу, який може бути використаний у виробництві паперу, виробництві палива з біомаси, компостуванні, кормах для тварин (Sanchez, 2009).

Базидієві гриби мають потужний комплекс ферментних систем, здатних розкласти органічні речовини (субстрат) (Chang, Miles, 1992). Субстратами, які

використовуються для вирощування грибів, зазвичай є сільськогосподарські, лісові та інколи промислові органічні відходи. Різноманітність цих відходів досить велика: солома (пшениця, рис, овес), тирса різних видів деревини (ялина, сосна, бук, береза), листя банану та бамбука, дерева, кора та стебла, кілька типів лушпиння, біомаса деяких кущів та ін. (Poppe, 2000; Bhattacharjya et al., 2015). Вирощування базидієвих їстівних грибів на лігноцелюлозних відходах є одним з економічно ефективних процесів переробки органічних речовин (Sinicyn et al., 1995; Poppe, 2000; Philippoussis et al., 2001; Obodai et al., 2003; Mandeel et al., 2005; Liang et al., 2009).

Враховуючи вищезазначене, використання базидієвих грибів може бути перспективним способом біоконверсії відходів сільського господарства, відходів лісового господарства та твердих побутових відходів.

З розвитком біотехнології базидієві гриби стають доступним джерелом ферментів різних класів. Завдяки здатності базидієвих грибів синтезувати позаклітинні ферменти, які характеризуються високою активністю і стабільністю, можна використовувати їхні ферментні комплекси для практичних цілей (Бекер, 1978). Станом на сьогодні проводиться інтенсивна розробка технологій з використанням базидієвих грибів та їхніх ферментів як для обробки лігноцелюлозних матеріалів, так і для утилізації лігнінвмісних відходів, що накопичуються в природі у величезних кількостях (Белова, Денисова, 2005).

Дереворуйнівні гриби відрізняються високим вмістом окислювально-відновних ферментів, передусім каталаз, пероксидаз, Mn-пероксидаз, тирозиназ і лакказ (Бабицкая, Щерба, 2002).

Різноманітне поєднання ферментативних комплексів лігнінруйнуючих грибів пов'язане передусім з екологічними особливостями грибів та їхньою трофічною спеціалізацією і є наслідком тривалої спільної еволюції рослин і грибів (Ауце и др., 1990). Представники різних таксономічних та екологічних груп мають подібні ферментні системи. Однак рівень активності позаклітинних ферментів має істотну штамову і видову специфічність (Бадалян, 2000).

Каталази – це клас ферментів, які каталізують розклад пероксиду водню, що утворюється у процесі біологічного окислення, на молекулярний кисень та воду, а також окислюють у присутності пероксиду водню низькомолекулярні спирти і нітрити. Ці ферменти були виділені та очищені з різних природних джерел, включно з тканинами тварин, рослинами та мікроорганізмами (Halliwell, 1990). Фізіологічно каталаза виконує роль регуляторів рівня H_2O_2 в органелах (Venkateshwaran et al., 1999).

Завдяки розвитку фармацевтичної мікології з'явилася можливість практичного використання базидієвих грибів, які здатні синтезувати ферменти, зокрема каталазу. Відомі способи отримання цього ферменту з грибів відділу Basidiomycota: *P. ostreatus*, *S. commune*, *Daedalea quercina* (L.) Pers., *L. sulphureus*, *F. velutipes*, *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With. Каталаза, отримана з цих грибів, активно використовується для виготовлення профілактичних та лікувальних медичних препаратів широкого спектра дії (Fedotov, 2009; Стручкова и др., 2010; Федотов та ін., 2013). Біосинтез та властивості каталаз грибного походження залишаються малодослідженими. Відомий спосіб підвищення каталазної активності міцелію *P. ostreatus* (у 2,4 раза) та культурального фільтрату (у 1,2 раза) шляхом внесення у живильне середовище сульфатів Mn^{2+} та Cu^{2+} у концентрації 8 мкмоль/л, проте такий спосіб потребує додаткових витрат (Волошко, Федотов, 2013). Встановлено вплив джерел вуглецевого живлення на каталазну активність культурального фільтрату та міцелію *P. ostreatus*: кращими вуглецемісними компонентами живильного середовища є сахароза, крохмаль, лактоза, арабіноза і глюкоза (Федотов, Брусніцина, 2009). Досліджено, що каталазна активність отриманого ферментного препарату штаму Р-01 *P. ostreatus* не поступається активності промислових препаратів (Федотов, Волошко, 2013).

Пероксидази (ЄС 1.11.1.7) є оксидоредуктазами, які каталізують відновлення пероксидів, таких як перекис водню (H_2O_2), і окислення різних органічних і неорганічних сполук (Hamid, Rehman, 2009; Chanwun et al., 2013).

Це гемові білки, які містять протопорфірин IX (III). Вони мають молекулярну масу в діапазоні від 30 до 150 кДа. Термін пероксидаза представляє групу специфічних ферментів, таких як пероксидаза NADH (нікотинамідаденіндинуклеотид) (EC 1.11.1.1), глутатіонпероксидаза (EC 1.11.1.9) і пероксидаза йоду (EC 1.11.1.8), а також безліч неспецифічних ферментів, які відомі як пероксидази (Hamid, Rehman, 2009).

Унікальна здатність дереворуйнівних грибів розкласти лігнін значною мірою обумовлена неспецифічними реакціями окислення, опосередкованими вільними радикалами, які здійснюються їхніми позаклітинними пероксидазами (Lundell et al., 2010). Пероксидаза окиснює димери лігніну, феноли, аміни, барвники та ароматичні спирти за відсутності Mn (II), фенольні і нефенольні субстрати. Крім того, відома ще одна пероксидаза у грибів роду *Agaricus*, яка каталізує окислення барвників і фенольних сполук (Hofrichter et al., 2010). Встановлено високу пероксидазну активність у базидієвих грибів *Phellinus igniarius* (L.) Quel., *P. ostreatus* та *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler (Федотов, 2016). Пероксидази дереворуйнівних грибів мають унікальну здатність розкласти безліч забруднюючих речовин, таких як діоксини, поліхлоровані дифеніли, нафтові вуглеводні, стоки промислових барвників, гербіциди та пестициди (Marco-Urrea, Reddy, 2012).

1.1.2. Каротиноїди

Каротиноїди – це терпеноїди, що виробляються бактеріями, водоростями, рослинами і грибами. Каротиноїди належать до пігментів, які забарвлені у жовтий, помаранчевий та червоний кольори. Специфічною ознакою каротиноїдів є наявність хромофора, який складається із низки кон'югованих подвійних зв'язків, кількість яких і визначає характер забарвлення пігменту (Cheng, 2007).

Уперше в науковий обіг термін «каротиноїди» був впроваджений вченим М. С. Цветом на початку ХХ ст., а каротин вперше було виділено з моркви німецьким хіміком та фармацевтом В. Г. Вакенродером у 1831 р. (Brudacher,

Weiser, 1985; Brown, 1987). Каротиноїди є найбільш поширеною групою природних пігментів, яких налічується більше ніж 600 різновидів. Полієновий ланцюг складає основу молекули каротиноїдів. Він складається з чотирьох ланок ізопрену, до кінців якого приєднані циклогексенові або інші аліфатичні залишки. Відомо, що попередниками вітаміну А є лише каротиноїди, до складу молекул яких входить кільце β -іонуна (3,4-дегідріонуна). Це кільце з'єднане з аліфатичним ланцюгом, який містить систему спряжених подвійних зв'язків (Салєба та ін., 2016). Каротиноїди поділяються на ненасичені вуглеводні та оксигеновмісні похідні (Блиновой, Яковлева, 1990) (рис. 1.1).



Рис. 1.1. Класифікація каротиноїдів

Поглинаючи енергію світла, молекули каротиноїдів переходять у високоенергетичний збуджений стан, тобто відбувається $\pi \rightarrow \pi^*$ перехід, в якому один з π -електронів подвійного зв'язку переходить на більш високоенергетичну π -орбіталь. Енергія π -електронів, які перебувають у збудженому стані, є невисокою, відповідно для їхнього переходу у стан збудження також потрібна незначна кількість енергії. Таку енергію мають фотони видимого діапазону в області 400–500 нм. Для ідентифікації каротиноїдів часто використовують зв'язок між спектром поглинання та структурою хромофора. Відомо, що каротиноїди мають особливу організацію збуджених синглетних (з високою енергією) і триплетних (з низькою енергією) орбіталей. Каротиноїди мають здатність до поглинання світла видимого діапазону, яке відбувається завдяки розширеному переходу зі синглетного стану S_0 в збуджений синглетний стан S_2 . Крім того, каротиноїди можуть виступати акцепторами уже утвореного

збудженого стану кисню. У процесі переходу каротиноїдів у триплетний стан з дуже низькою енергією відбувається розсіювання енергії збудженого стану у вигляді тепла (Britton, 1995).

Каротиноїди можуть перебувати у двох конфігураціях: цис- і трансконфігурація. У клітинах бактерій і грибів каротиноїди є лише у трансконфігурації, а у водоростей і вищих рослин – лише у цис-конфігурації (Yu et al., 2011). За впливу яскравого світла, високої температури, низького значення рН тощо каротиноїди мають здатність до ізомеризації у цис- і трансконфігурації відповідно.

Каротиноїди беруть участь у ключових процесах в клітинах рослин та водоростей: вони поглинають світлову енергію для використання у фотосинтезі та забезпечують фотозахист за допомогою нефотохімічного гасіння (Armstrong, Hearst, 1996). Проте роль каротиноїдів необмежена зазначеними процесами, і вони мають численні функції в клітинах гетеротрофних організмів, зокрема тварин і грибів. Зокрема, молекули каротиноїдів мають ефективну здатність поглинати молекулярний кисень і вільні радикали (Bejarano et al., 1991). Встановлено, що каротиноїди мають здатність інгібувати проліферацію злоякісних клітин (Jyonouchi et al., 2000). Крім того, вони здатні активізувати синтез цитокінів та інтерлейкінів (Abdel-Fatth et al., 1993; Wang et al., 2006), беруть участь у регуляції транскрипції генів (Obermuller-Jevic, Francz, 1999) та проявляють імуномодулюючу дію (Jyonouchi et al., 1991; Jyonouchi et al., 1994). У клітинах вони виконують багато фізіологічних функцій: зв'язують синглетний кисень, стабілізують біологічні мембрани, блокують світло УФ-діапазону (Catlett et al., 2003). Крім того, вони виконують провітамінну функцію – розпад ряду каротиноїдів у тканинах сприяє утворенню вітаміну А (Бриттон, 1986; Karich et al., 2008). В літературному огляді Л. В. Шевченко зі співавторами досить докладно наведено інформацію про джерела, способи отримання, фізичні, хімічні властивості каротиноїдів та їхні функції в організмі тварин. Також показано, що біологічна активність каротиноїдів визначається їхнім

походженням, дозою, наявністю кон'югатів, співвідношенням ізомерів, видовими та фізіологічними особливостями організму (Шевченко та ін., 2018).

Зазначимо, що роль каротиноїдів у грибних організмах мало досліджена. З літературних джерел відомо, що каротиноїдні пігменти є одними з важливих антиоксидантних засобів захисту у грибів (Гесслер и др., 2002; 2002а; Калинина и др., 2007). Каротиноїди у грибів беруть участь у захисті організму від дії несприятливих факторів зовнішнього середовища, стабілізують мембрани клітин. Вони відіграють важливу роль у процесах диференціації та у реакціях фототропізму і фототаксису (Гесслер и др., 2002; 2002а). У деяких грибах, таких як *Neurospora crassa* Shear & B.O. Dodg і *Gibberella fujikuroi* (Sawada) S. Ito, вони накопичуються в міцелії і конідіях, що приводить до інтенсивного забарвлення, а β -каротин, виділений з *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary (Georgiou et al., 2001a, Georgiou et al., 2001b, Zervoudakis, 2003) і *Botrytis cinerea* Pers. У *N. crassa* і *G. fujikuroi* показана наявність відповідних каротиногенних ферментів (Chen et al., 2009; Avalos, Estrada, 2010).

Каротиноїди є об'єктом біотехнології і широко використовуються в багатьох галузях промисловості, зокрема як барвники та антиоксиданти (Fedotov, 2009; Eldahshan et al., 2013). Зокрема, каротиноїди використовували для забарвлення карамельної маси (Салєба та ін., 2016), в технологіях макаронних та борошняних кондитерських виробів (Гревцева та ін., 2018). У праці В. І. Дейнеки зі співавторами досить докладно розглянуто будову та біологічні функції каротиноїдів з акцентом на ксантофіл, який останнім часом привертає увагу вчених. Оскільки каротиноїди мають різнопланову біологічну активність, їх також починають використовувати в програмах харчового дизайну (Дейнека и др., 2008).

Найбільшу біологічну цінність має саме β -каротин, який за рахунок окисного розщеплення в клітинах тварин перетворюється на ретинол (вітамін А). Цінність інших каротиноїдів, що містять кільце β -іонуна, дещо менша, і якщо коефіцієнт перетворення β -каротину на ретинол умовно прийняти за 100 %, то

цінність α -каротину складе 53 %, γ -каротину – 48 %, а криптоксантину – 40 % (Салєба та ін., 2016). Використання β -каротину досить широке. У харчовій промисловості він використовується як барвник (харчова добавка E160a), який добавляють у соки, йогурти, морозиво та інші харчові продукти (Ishida et al., 2004). Для одержання β -каротину використовують рослинну сировину, до якої належить морква, гарбуз, обліпиха, люцерна, а успіхи сучасної біотехнології уможливають виробництво каротину з інших джерел (Петрова, 2004). Такими джерелами можуть бути одноклітинні водорості, міцеліальні гриби, бактерії (Ковсман и др., 1997; Белова и др., 2000; Кунщикова и др., 2001; Камінська, Сологуб, 2004; Камінська, 2005). Штами гриба *Blakeslea trispora* Thaxt. є досить хорошими продуцентами β -каротину і лікопіну (Терєшина и др., 1994; Авчиев и др., 2003; Mantzouridoua, Tsimidou 2007; Примова, Висоцький, 2008; Терєшина и др., 2010). Зокрема, β -каротин, одержаний з культури *Blakeslea trispora* Thaxt., використовують для забарвлення масла, маргарину, сиру, морозива і в невеликій кількості як вітамінний додаток у продуктах харчування (Кричковська, 2003). Варто зазначити, що технологія отримання мікробіологічних каротиноїдів є екологічно чистою через відсутність шкідливих викидів і застосування неагресивних хімічних речовин. Розширення сфер застосування каротиноїдів натурального походження та збільшення асортименту вже існуючої продукції, у складі якої є β -каротин, потребує збільшення об'ємів, вдосконалення промислового виробництва та пошуку нових альтернативних джерел отримання каротину.

1.2. Механізм впливу лазерного опромінення

Станом на сьогодні застосування лазерного опромінення в біологічних дослідженнях все частіше привертає увагу вчених. Особливістю лазерного світла є його монохроматичність (складається з хвиль однакової довжини) та когерентність (поширення хвиль світла чітко впорядкованих у часі і просторі), з огляду на що лазерний промінь має високу концентрацію світлової енергії. Основними характеристиками LED лазера є його енергія (E), потужність (P)

опромінення, коефіцієнт корисної дії (ККД), довжина хвилі опромінення λ . Енергія (E), потужність (P) і тривалість (τ) опромінення зв'язані між собою співвідношенням: $P(\text{Вт}) = E/\tau$ (Дж/с) (Шмирлова та ін., 2019). Враховуючи вищезазначене, вченими інтенсивно розробляється концепція прямої дії лазерного опромінення на біологічний об'єкт унаслідок поглинання лазерного опромінення на молекулярному рівні (Karu, 1986). Механізм впливу лазерного опромінення на клітини досить складний, досі залишилося багато питань, які потребують подальшого вивчення та аналізу. Через різноманітність та особливості будови клітин механізм проходження лазерного опромінення крізь них різний. Одним із параметрів, які впливають на взаємодію світла з клітиною, є довжина хвилі світла, інтенсивність, довжина та частота повторення імпульсів та інші параметри, що залежать від джерела опромінення. Також важливим чинником є ціла низка параметрів самої клітини, зокрема пігментація та ступінь однорідності клітини.

Лазерне опромінення та клітини тканин можуть взаємодіяти по-різному. Така взаємодія може супроводжуватися процесами розсіювання, відбивання та передачі енергії світла (Брилль, 2000). Одним із переважаючих ефектів впливу лазерного опромінення є поглинання. Як відомо, біологічним об'єктом поглинається лише частина опромінення. В даному випадку важливим є коефіцієнт поглинання опромінення біооб'єктом. Обмежуючим фактором щодо глибини проникнення опромінення в тканину є ступінь поглинання світла у пігментному хромофорному шарі. Однією із основних причин втрати енергії лазерного опромінення у процесі взаємодії з біологічним об'єктом є відбивання. Чим більшим є кут падіння променів, тим суттєвіше зростає коефіцієнт відбивання. Енергія лазерного опромінення також втрачається під час розсіювання, коли промені лазера зустрічають на своєму шляху структурні компоненти клітини (органели, мембрани та цитоплазму). Чим більше у тканині, що зазнала дії опромінення, неомогенних структур, тим більшим буде показник заломлення. Якщо довжина хвилі лазера буде більшою, ніж розмір частинки, то

інтенсивність розсіювання буде зменшуватися (Захаров и др., 1989; Кагу, 1989; Пантьо та ін., 2009).

Коли поглинається квант світла, то один із електронів атома, що розміщений на нижньому енергетичному рівні, переходячи на верхній рівень, переводить молекулу в синглетний або триплетний стан збудження.

На клітинному рівні лазерне світло має здатність відновлювати мембранний та генетичний апарат клітини, знижувати рівень перекисного окислення ліпідів через активацію ферментів антиперекисного захисту шляхом підвищення антиоксидантного та протекторного захисту. Наслідком цих процесів є зростання окисно-відновного потенціалу та кисисного запасу в тканинах, що стимулюються через синтез нуклеїнових кислот, структурних білків та білків регуляторів, у результаті чого посилюються процеси тканинного дихання (Hillenkamp, 1987; Быков, 2006).

Розрізняють первинні та вторинні механізми впливу лазерного опромінення на клітину (Кагу, 1989). До первинних механізмів належать процеси активації дихального ланцюга, які є результатом зміни редокс-властивостей його компонентів (електронів) під час збудження та збільшення концентрації супероксидного аніона. Також результатом первинних механізмів впливу лазерного опромінення є зміна біохімічної активності та посилення генерації синглетного кисню та вивільнення NO, який є регулятором активності цитохром-с-оксидази у клітині. Відомо, що короткочасне локальне нагрівання біологічних молекул шляхом поглинання світла обумовлює зміну конформації білків та активності ферментів. Зміни у клітинах, що відбуваються після поглинання кванта (фотона) світла, називають вторинними. Вони пов'язані переважно із поглинанням світла у мітохондріях. Це приводить до змін у гомеостазі самих клітин, основними з яких є зростання концентрації АТФ та Ca^{2+} , активізація Na^+ , K^+ -АТФ-ази і трансмембранних йонних потоків, крім того відбувається деполяризація мембрани клітини (Кагу, 1989; Пантьо та ін., 2009).

Аналіз літературних даних показує, що станом на сьогодні відомо про три теорії, які пояснюють механізм дії низькоінтенсивного лазерного опромінення на клітинному рівні (Тучин, 1995; Самойлов, 2000). Перша теорія називається біофізичною. Відповідно до цієї теорії лазерне опромінення (тобто хвилі світла певної довжини та когерентності) впливає на електричний потенціал клітинної мембрани. Як наслідок, виникає фотоефект, який відбувається завдяки первинному поглинанню кванта світла молекулою-акцептором та забезпечує її перехід у збуджений стан. Під час цього процесу між ділянками об'єкта, який опромінюється, виникає різниця потенціалів, а завдяки фотоелектрорушійній силі активуються фізіологічні процеси у клітині. Існує інша теорія, яку називають теорією фізичного та біохімічного впливу. Відповідно до цієї теорії механізм дії лазерного опромінення реалізується завдяки фотоакцепції за допомогою ферментів, таких як каталаза, нікотинамідфосфат (НАД)-оксидаза, дегідрогеназа, цитохромоксидаза, фосфатаза, НАДФдегідрогеназа, глутатіонпероксидаза. Крім того, відповідно до цієї теорії реалізація фотоакцепції відбувається також завдяки речовинам, таким як порфірин, церулоплазмін та гемоглобін, які містять у своєму складі йони металів. Механізм фотоакцепції діє у такий спосіб: енергія лазерного опромінення поглинається вищезазначеними ферментами, які активують систему антипероксидного захисту, переходячи в активний стан. Зазначені ферменти відіграють важливу роль у білково-вуглеводному обміні, контролюють процес проходження енергетичних та метаболітичних процесів у клітині. Доказом цієї теорії є той факт, що за дії лазерного опромінення низької інтенсивності дійсно зростає активність ферментів у клітині. З джерел літератури відомо, що активність таких ферментів, як каталаза, супероксиддесмутаза, глутатіонредуктаза та глутатіонпероксидаза підвищується за дії гелій-неонового лазера (632,8 нм) (Тучин, 1995; Самойлов, 2000). Третя теорія має назву молекулярно-структурних змін клітинних мембран. Ця теорія конкретизує місцезнаходження впливу лазерного опромінення. Отож, досліджено декілька механізмів впливу лазерного

світла на плазматичну клітинну мембрану. До них належать акцепція та рецепція квантів світла. Відповідно, коли світло потрапляє на клітинну мембрану та акцептується фоторецепторами, у клітині відбуваються фотохімічні зміни. Зокрема, відбувається стимуляція мітохондрій та процесів мікроциркуляції, а також покращується робота трансмембранних йонних каналів (Тучин, 1995; Самойлов, 2000).

1.3. Загальна характеристика фоторецепторних систем грибів

Відомо, що гриби реагують на світло за допомогою фоторецепторів. Фоторецептори – це білки, які містять світлочутливі хромофори, які модулюють їхню біологічну активність після фоторецепції (Herrera-Estrella, Horwitz, 2007). Відомо, що реакцію на синє світло забезпечують фоторецепторні білки White Collar та криптохроми, опсини реагують на зелене світло, а фітохроми забезпечують реакцію клітин на червоне світло. Крім того, вплив світла на розвиток грибів є результатом узгодженої регуляції транскрипції та активації шляхів передачі сигналу (Cortochano, 2019).

Першим етапом сприйняття світла є фізична реакція, тобто поглинання фотонів органічною молекулою з подальшими конформаційними змінами білка та перетворенням в біохімічні реакції, такі як фосфорилування. Встановлено, що фоторецептори складаються з апопротеїну і хромофору, який реагує на світло певної довжини хвилі за допомогою поглинання фотона з певною кількістю енергії шляхом ізомеризації або відновлення (Negemann, 2008). Пов'язані структурні зміни у хромофорі викликають конформаційні зміни в апопротеїні, що приводить до передачі сигналу через вихідні домени – якщо вони є, – або через міжбілкову взаємодію. Характеристики поглинання значною мірою визначаються хромофором, але білковий каркас також має важливе значення. Хромофори пов'язані висококонсервативними (вхідними) доменами в різних фоторецепторах: флавінаденіндинуклеотид (FAD/FMN) зв'язаний з доменом LOV (light-oxygen-voltage) у багатьох неспоріднених білках (LOV) для сприймання синього світла (Heintzen, 2012). Досліджено, що ретиналь

пов'язаний з доменом родопсину та опсину для виявлення зеленого світла. А фікобілін зв'язується за допомогою трикомпонентного домену PAS-GAF-PHY в фітохром для виявлення червоного або дальнього червоного світла. FAD належить до фотокаталітичного хромофора та виступає як антенний пігмент, пов'язуючи фітохром і FAD, які зі свого боку зв'язують домени в криптохромі, які є чутливими до ближнього УФ або синього світла (350–500 нм). Відомим є той факт, що всі хромофори піддаються зворотньому фотоциклу. Зокрема, поглинання фотона приводить до конформаційних змін, які згодом відновлюються незалежно від світла. Фітохроми є винятком, тому що вони існують у двох різних світлопоглинаючих формах – Pr і Pfr, які поглинають червоне і дальнє червоне світло відповідно. Відповідно, ці фітохроми здатні відчувати зміни в співвідношенні червоного і дальнього червоного світла (Heintzen, 2012).

Станом на сьогодні відомо кілька класів фоторецепторів синього світла, які були ідентифіковані в грибах. White Collar Orthologs – це група генів фоторецепторів, до яких належить перший клонований грибний фоторецепторний ген (WC-1) з хлібної цвілі *Neurospora crassa* (Ballario et al., 1996). З літературних джерел відомо, що White Collar (WC)-1 – це фоторецептор флавінового типу, який містить у своєму складі FAD-хромофор. Фоторецептор WC-1, крім фоторецепторної функції, виконує роль фактора транскрипції (Ballario et al., 1996). Іншим білком, який бере участь у передачі сигналів синього світла, є фоторецептор WC-2, який також виконує роль фактора транскрипції та утворює комплекс з WC-1, який локалізується в ядрі та здатнен зв'язуватися з промоторами генів, що забезпечують відповідь клітини на стимуляцію синім світлом (Ballario et al., 1996; Losi et al., 2003; Schwerdtfeger, Linden, 2003). Ще одним фоторецептором синього світла є VVD. Це залежний від WC-1 фоторецептор синього світла (Schwerdtfeger, Linden 2001, 2003), який пригнічує світлові реакції організму і необхідний для вимірювання змін інтенсивності світла (Tisch, Schmoll, 2010).

Фоторецепторами синього світла також вважаються флавопротеїни, зокрема криптохроми. Криптохроми – це клас світлочутливих білків, N-кінцевий домен яких є гомологом фотоліази, що зв'язаний з двома хромофорами: FAD і МТНН (Losi et al, 2003). Фотохімічна активність флавіну обумовлена його переходом з основного стану в збуджений синглетний, а потім у триплетний стан, який відрізняється високою каталітичною активністю (Schmid, 1987). Є припущення, що криптохроми походять від фотоліаз, але досить часто втрачають здатність до відновлення ДНК і, замість цього, виконують функцію світлочутливих білків. Фотоліази схожі за будовою з криптохромами, але у клітинах виконують функцію відновлення пошкоджень ДНК, використовуючи для цього енергію світла. Механізм фоторепарації відбувається за такою схемою: фермент з групи фотоліаз специфічно зв'язується з пошкодженою ділянкою ДНК, активується квантами світла і відщеплюється. Відщеплюючись, фермент одночасно роз'єднує димери, нормальна структура ДНК відновлюється (Kim et al., 2014). Відомо досить багато експериментальних підтверджень щодо ролі флавінів в механізмах рецепції світла в діапазоні 365–475 нм. Зокрема азид натрію та йодид калію, які можуть зменшувати збуджений стан флавіну, є сильними інгібіторами процесів, які контролюються синім світлом (Schmid, 1987; Карандашов, 2013). Використання структурного аналога рибофлавіну – розеофлавіну викликало індукування фотофізіологічних процесів у *N. crassa*. Зокрема, під час опромінення клітин світлом у зоні поглинання цього аналога (540 нм) відбувалося зміщення фази циркадного ритму утворення конідій та пригнічення конідіогенезу. Дефіцит флавінів у клітинах *N. crassa* викликає зсув фази циркадного ритму конідіації та каротиногенезу (Schmid, 1987; Карандашов, 2013).

Згідно з дослідженнями вчених, відомо, що багато видів грибів реагують на червоне світло за допомогою білків фітохромів. Фітохром – хромопротеїд, що має синьо-зелене забарвлення. Його хромофор – це незамкнутий тетрапірол. Білкова частина фітохрому складається з двох субодиниць. Фітохром існує у

двох формах (Φ_{600} і Φ_{730}), які можуть переходити одна в іншу, змінюючи свою фізіологічну активність. У процесі опромінення червоним світлом (660 нм) фітохром Φ_{660} переходить у форму Φ_{730} . Трансформація приводить до оборотних змін конфігурації хромофора і поверхні білка. Форма Φ_{730} фізіологічно активна, контролює багато реакцій і морфогенетичні процеси, темпи метаболізму, активність ферментів тощо (Idnurm, Neitman, 2005).

Механізм сприймання зеленого світла функціонує за допомогою родопсину, який являє собою складну молекулу хромопротеїну, що містить одну хромофорну групу і водонерозчинний мембранний білок опсин. Опсин – це невеликий білок, поліпептидний ланцюг якого складається з 348 амінокислотних залишків, розташованих в семи спіралях. Ретиналь з'єднаний з амінокислотним залишком лізином, який знаходиться в сьомій спіралі. Перетворення енергії світла в хімічну відбувається за рахунок протонної провідності у родопсині. Ретиналь перекриває центральний канал родопсину і, поглинаючи квант світла, ізомеризується, а потім депротонується (скидає протон). Ці процеси супроводжуються зміною взаємодії ретиналю з білком і конформації білка. Депротонування хромофорної групи приводить до переносу протона, а також виникнення трансмембранної різниці потенціалів на мембрані фоторецептора за рахунок зсуву протона в мембрані (Avalos, Estrada, 2010). Ретинальвмісний білок родопсин поділяється на 2 типи: бактеріородопсин, який належить до родопсинів I типу – він виявлений серед архей, рослин та грибів та здійснює процес безкисневого фотосинтезу (фотоенергетичний процес) у архей. Зоровий пігмент родопсин належить до родопсинів II типу, він є G-білок-зв'язуючим рецептором та здійснює процес фоторецепції (фотоінформаційний процес). Він характерний для ссавців (Островский, 2011). Функціонально родопсин був пов'язаний з зеленим світлом фототаксису грибів *Blastocladiomycete*, *Allomyces reticulatus* Emerson & Robertson і *Blastocladiella emersonii* Cantino & Hyatt, реагуючи на спектр світла з довжиною хвилі 536 нм (Avalos, Estrada, 2010). Родопсин, виявлений нещодавно в грибах, не має домену GC і, ймовірно, більш схожий на

бактеріородопсин, який функціонує як світлорегулюючий протонний насос (Avalos, Estrada, 2010).

1.4. Характер впливу світла на ріст та розвиток грибів

Станом на сьогодні відомо, що світло має значний вплив не лише на розвиток грибного організму. Відомо, що лазерна рефлексотерапія чинить вплив на рефлекторні та нейрогуморальні реакції організму. Зокрема, стимулюється синтез гормонів, покращується циркуляція крові та лімфи в тканинах (Іньюшин, Чекуров, 1975; Анищенко и др., 1991; Рассохин, 2001). Крім того, опромінення, впливаючи на сполучну тканину організму, має здатність підвищувати імунний статус та активізує захисні реакції організму. Відомо про позитивний вплив опромінення на якість еритроцитів, мікросудин та покращення мікроциркуляції крові, здебільшого на ділянках запалення (Михайлюк та ін., 2006; Асимов и др., 2007). Опромінення також може змінювати характеристики біологічно активних точок (БАТ) організму, чинити позитивний вплив на рух іонів. Як наслідок, відбувається посилення щільності та рухливості носіїв струму в БАТ завдяки активізації клітинних та міжклітинних потенціалів (Михайлюк та ін., 2006).

Світло також є одним з найважливіших факторів росту та розвитку рослинного організму. Особливо важливим для розвитку рослин є фотосинтетично активне світло (від 380 до 710 нм) та фізіологічно активне (від 300 до 800 нм). Відомо, що синє, фіолетове (380–490 нм) та червоне (600–720 нм) світло забезпечує процес фотосинтезу, стимулює синтез білків та є регулятором швидкості розвитку рослин (Воскресенская, 1975; Воскресенская и др., 1990; Тихомиров и др., 1991). Відомо про реакцію рослин на дію довгохвильової і частково середньохвильової УФ-радіації (286–300 нм). УФ-С-проміння (200–280 нм) негативно діє на рослинні організми. УФ-В-радіація (280–320 нм) чинить специфічний, але не завжди руйнівний вплив на рослини, а УФ-А випромінювання (320–390 нм) є безпечним для живих організмів (Мейер, Зуйтц, 1952). Згідно з дослідженнями Н. В. Катаєвої зі співавторами (Катаева, 1981), синє світло є основною умовою морфогенезу рослин. Відомо про стимуляцію

закладки вегетативних бруньок у рослин в умовах *in vitro* за допомогою синього світла, а розвитку генеративних органів – під дією червоного (Константинова и др., 1998). Крім того, світло є необхідною умовою для регуляції росту та розвитку рослин в умовах *in vitro* (Morgan, 1993). Встановлено, що світло різного спектру регулює ріст і розвиток, фотосинтетичні процеси та продуктивність рослин картоплі як *in vivo*, так і *in vitro* (Дорофеев и др., 2011; Карначук и др., 2011).

У процесах росту та розвитку грибів сонячне світло регулює різноманітні біологічні процеси, включно з циркадними ритмами, морфогенезом, тропізмом і синтезом пігментів. Зазвичай грибний організм реагує на світло, індукуючи чи інгібуючи статевий розвиток, утворення конідій чи змінюючи циркадні години та затримуючи вивільнення спор (Corrochano 2007). Крім того, відбувається гіперполяризація клітинної мембрани (Potapova et al. 1984; Gresik et al. 1991), зміни внутрішньоклітинних рівнів АТФ і циклічного аденозинмонофосфату (цАМФ), а також спостерігалася підвищена швидкість споживання кисню і розпаду глікогену (Farkas et al., 1990).

Світло функціонує як сигнал, що надає інформацію про середовище зростання (під землею / на поверхні чи у повітрі). Щоб гарантувати оптимальне поширення безстатевих і статевих спор вітром і біотичними факторами, репродуктивні структури зазвичай ростуть у напрямку світла – з огляду на те, що гриби реагують на світло. Прикладами позитивного фототропізму є реакція спорангіофорів на світло грибів відділу *Zygomycota*, наприклад *Phycomyces blakesleeanus* Burgeff та фототропізм у аскоміцету *N. crassa*: обидві відповіді запускаються синім світлом (Harding, Melles, 1983; Idnurm, Heitman, 2010). Навпаки, негативний фототропізм є рідкісним явищем, обмеженим зародковими трубками декількох рослинних патогенів і спорангіофорів *P. blakesleeanus* (Carlile, 1965).

Ультрафіолетове світло може бути шкідливим, оскільки продукти модифікації ДНК фотохімічних реакцій можуть передаватися наступному

поколінню у вигляді мутації. Видиме світло не тільки забезпечує раннє попередження про наявність ультрафіолетового випромінювання і подальші пошкодження, а й сприяє здатності цих організмів справлятися з абіотичним стресом загалом (Berrocal-Tito et al., 1999; Lamb et al., 2011; Esquivel-Naranjo et al., 2016). Отже, здатність більшості грибів сприймати і реагувати на світло сприяє їхньому виживанню і пристосованості до умов навколишнього середовища. Світлові реакції у грибів можуть бути надзвичайно швидкими (наприклад фототропізм), що спостерігалися понад 150 років тому, а викликані світлом зміни в морфології грибів були описані для багатьох грибів (Betina, Zajacova, 1978; Corrochano, 1988; Поєдинок, 2015). Відгуки грибних організмів на дію світла можуть бути викликані дуже слабким освітленням і потребують лише від кількох наносунд до хвилин впливу (Horwitz et al., 1990; Corrochano, 2007). Довгострокові ефекти світла залежать здебільшого від генетичного перепрограмування грибного генома і зазвичай охоплюють серйозні зміни в експресії генів.

Особливості сприйняття світла грибами, які постійно повинні адаптуватися до мінливих умов, може стати перспективним об'єктом досліджень (Fuller et al., 2015). Більшість грибів реагують на світло, і важливо зауважити, що тільки в деяких випадках аналіз світлових реакцій проводився з використанням певних довжин хвиль (тобто світлодіодів або монохроматичних фільтрів) (De Fabo et al., 1976; Galland, Lipson, 1985; Corrochano et al., 1988; Bejarano et al., 1991; Baugram et al., 2008). Станом на сьогодні механізми світлової фотостимуляції є предметом інтенсивних досліджень (Rubinov, Afanasev, 2005; Zalevsky, Belkin, 2011). Відомо, що розвиток плодових тіл базидієвих грибів залежить, між іншим, від світлих або світло-темних циклів (Kües, 2000). Вчені відзначили 60 років тому, що в лабораторних умовах грибу *Cyathus stercoreus* (Schwein.) De Toni необхідне світло для того, щоб почати плодоношення (Lu, 1965). Пізніше було показано, що утворення і розвиток примордіїв *Coprinopsis macrorhizus* (Pers.) Rea, а також час мейозу залежать від світла (Morimoto, Oda, 1973; Lu et al., 2003).

Дикаріотичний міцелій під дією синього світла може утворювати оїдії *Coprinus cinereus* (Schaeff.) Gray (Kertesz-Chaloupkova, 1998). Для деяких видів грибів світло є необхідним для спороношення та росту, для інших видів воно інгібує ці процеси, також відомі види грибів, на спороношення яких світло не має впливу (Жданова, Василевская, 1982).

У геномі базидієвих грибів *Coprinopsis cinerea* (Schaeff.), *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler і *Pleurotus ostreatus* виявлені фоторецепторні гени, що кодують рецептори, відповідальні за сприйняття синього світла. Дослідження генома цих грибів також дало змогу виявити фоторецепторні гени, які кодують білки, чутливі до червоного світла (Galagan et al., 2003; Kamada et al., 2010). Зелене світло сприймається опсиновими системами на основі ретиналю, біологічні функції яких ще потребують з'ясування (Yu, Fischer, 2019).

У літературі досить багато інформації щодо спектральної чутливості грибів і механізмів фоторецепції синього і червоного світла (Moore et al., 2008; Moore et al., 2011; Corrochano, 2011). Набагато менше відомостей щодо чутливості грибів до зеленого світла та його практичного використання під час культивування грибів. Відомо, що зелене світло інгібувало проростання спор *Pleurotus sapidus* Sacc. (McCracken, 1982). Також відомо, що світло з довжиною хвилі 530 нм використовували для стимуляції росту і біосинтетичної активності грибів з роду *Aspergillus* у процесі глибинного культивування (Горнова, 2002). Встановлено, що величина ефекту стимуляції залежить також і від інтенсивності світла даної довжини хвилі (Кару, 1986.). Відомий спосіб активації проростання базидіоспор *Hericiium erinaceus* (Bull.) Pers. і росту отриманих із цих базидіоспор моноспорових культур, основою якого був вплив на базидіоспори лазерного випромінювання (He-Ne лазер) у червоній області спектру в дозах від 45 до 230 мДж/см². Результатом є збільшення кількості пророслих спор у 10–10⁵ разів у різних штамів, зменшення часу їхнього проростання та збільшення швидкості росту моноспорових культур (Поєдинок, 2015).

У дослідженнях із впливу світла низької інтенсивності (230 мДж/см²) з

різними спектральними характеристиками на проростання спор грибів, проведених Н. Л. Поєдинок, встановлено, що відсоток проростання базидіоспор досліджених штамів *P. ostreatus* після опромінення когерентним і некогерентним світлом у синій та червоній частині спектра достовірно не відрізнялися. Однак, швидкість росту моноспорових ізолятів, отриманих зі спор, опромінених лазерним світлом у цих діапазонах довжини хвиль, майже у 3 рази вища, ніж після опромінення світлодіодами (Поєдинок, 2015).

Наявність і функціонування різних фоторецепторів у грибних клітинах і низький поріг для деяких реакцій на світло передбачає, що світло використовується як джерело екологічної інформації. Зв'язок між світлом, фоторецепторами і стресом можна інтерпретувати як механізм, який використовує світловий сигнал, щоб передбачити і підготувати грибний організм до подальшого стресу (Vitalini et al., 2007). При цьому світло є надійним сигналом про зміни температури, осмотичного стресу, окисного стресу і шкідливого ультрафіолетового випромінювання. Така сигналізація може відбуватися багато разів протягом дня, коли гіфи ростуть на субстраті або в циркадних ритмах як система сигналізації, яка щоранку готує гриби до денного стресу. Однак, останні дані вказують на те, що надмірне світло може також безпосередньо викликати клітинний стрес (тобто, виробництво H_2O_2 та інших активних форм кисню), які можуть активувати фоторецептори і сприяти руйнуванню клітин (Vitalini et al., 2007).

Світло є основним джерелом енергії для життя на землі та основним сигналом навколишнього середовища для організмів усіх царств життя. У грибів світло може регулювати ріст, напрямок росту, безстатеве і статеве розмноження й утворення пігментів, які є важливими аспектами для виживання і поширення видів. Ці процеси мають негативні наслідки для багатьох аспектів людського життя, оскільки неконтрольоване розмноження патогенних грибів може призвести до захворювань рослин, тварин і зокрема людини. З іншого боку, гриби є необхідним компонентом екосистем, основним деструктором відмерлої

рослинної біомаси, а також важливим об'єктом біотехнології, харчової і фармацевтичної промисловості, як продуценти біологічно активних метаболітів та сполук технічного застосування. Розуміння ролі екологічних сигналів у розвитку грибів життєво важливе для збільшення користі і зниження витрат, які необхідні для культивування грибів.

Враховуючи дані літератури щодо фоторецепції у грибів, можна зробити висновок про доцільність використання світла для регуляції їхнього морфогенезу і біологічної активності, що може стати основою для створення ефективніших технологій культивування грибів. Використання штучного світла для стимулювання біологічних процесів у грибівництві станом на сьогодні обмежене методами, які потребують тривалого освітлення культур на різних стадіях морфогенезу, що призводить до додаткових витрат енергії.

Варто зауважити, що використання гелій-неонових та аргонових лазерів, які мають великі габарити та значну енергоємність, ускладнює технологію стимулювання процесів росту та розвитку грибів. Незважаючи на важливість світла для розвитку грибів, багато що ще належить визначити, щоб висвітлити механізми, які використовуються грибами для сприйняття і реагування на світло.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Матеріали досліджень

Для проведення експериментальних досліджень були використані штами базидієвих грибів, таких як *Flammulina velutipes*, *Laetiporus sulphureus*, *Pleurotus ostreatus* та *Schizophyllum commune*, які належать до Колекції культур шапинкових грибів кафедри ботаніки та екології Донецького національного університету імені Василя Стуса (Федотов та ін., 2012). Разом у різних експериментах було вивчено 17 штамів 4-х видів базидієвих грибів. Систематичне положення досліджених видів встановлено та перевірено згідно з базою даних Index Fungorum (табл. 2.1).

Таблиця 2.1. Список досліджених видів та штамів базидієвих грибів

Вид	Номер Штаму	Рік і місце збору вихідного матеріалу у природі, субстрат
Біологічна класифікація		
1	2	3
Царство Fungi		
Відділ Basidiomycota		
Клас Agaricomycetes		
Порядок Agaricales		
Родина Physalacriaceae		
<i>Flammulina velutipes</i> (Curtis) Singer	F-03	2002, ДБС, яблуня
	F-107	2004, НПП «СГ», верба
	F-vv	2002, Дн, тополя
	F-103	2010, ДБС, верба
	F-04	2002, Дн, яблуня
Родина Polyporaceae		
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.) Murrill	Ls-16	2016, Вн, каштан
	Ls-17	2016, Вн, тополя
	Ls-18	2015, Вн, тополя
Родина Pleurotaceae		
<i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm.	P-191	2007, КЛ, ІВК, тополя
	P-192	2007, КЛ, ІВК, тополя
	P-6v	2006, Дн, тополя
	P-154	2006, СЛ, тополя
	P-155	2006, СЛ, тополя
	P-108	2008, СЛ, ІВК, липа
Родина Schizophyllaceae		
<i>Schizophyllum commune</i> Fr.	Sc-01	2016, Вн, береза
	Sc-02	2016, Вн, тополя
	Sc-03	2016, Вн, липа

Примітка. Назви джерел надходження і місця збору вихідного матеріалу скорочені у такий спосіб: Вн – м. Вінниця; ДБС – Донецький ботанічний сад НАН України, м. Донецьк; Дн – м. Донецьк; ІВК – Національна колекція культур шапинкових грибів Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України; КЛ – Краснолиманське (Лиманське) лісництво, Донецька обл.; НПП «СГ» – національний природний парк «Святі гори»; СЛ – Слов'янське лісництво, Донецька обл.

Кількість штамів, які були використані на окремих етапах дослідження, обумовлена конкретною метою і описана у відповідних розділах.

2.2. Методи лабораторних досліджень

2.2.1. Склад живильних середовищ

У дослідженнях були використані такі живильні середовища (г/дм³):

1) глюкозо-пептонне середовище (ГПС): глюкоза – 10,0; пептон – 3,0; КН₂РО₄ – 0,6; К₂НРО₄ – 0,4; MgSO₄ 7·H₂O – 0,5; CaCl₂ – 0,05; ZnSO₄·7 H₂O – 0,001, дистильована вода – до 1 дм³; рН=5,5–5,8 (Методы..., 1982);

2) глюкозо-пептонне середовище агаризоване (ГПСА): глюкоза – 10,0; пептон – 3,0; КН₂РО₄ – 0,6; К₂НРО₄ – 0,4; MgSO₄ 7·H₂O – 0,5; CaCl₂ – 0,05; ZnSO₄·7 H₂O – 0,001; агар-агар – 15,0; дистильована вода – до 1 дм³; рН=5,5–5,8 (Методы..., 1982);

3) картопляно-глюкозний агар (КГА): картопля – 200,0; глюкоза – 10,0; агар-агар – 10,0; дистильована вода – до 1 дм³; рН=5,5–5,8. Картоплю варили в 1 дм³ дистильованої води протягом години, відвар фільтрували, фільтрат доводили дистильованою водою до 1 дм³ та використовували для приготування живильного середовища КГА (Методы..., 1982).

Усі середовища готували та стерилізували за загальноприйнятими методиками. Кислотність живильних середовищ визначали потенціометричним методом з використанням рН-метра марки «рН-340» (Методы..., 1982; Бухало и др., 2004).

2.2.2. Ріст та морфологічні особливості штамів при культивуванні на живильних середовищах різного складу

Вивчення швидкості росту вегетативного міцелію досліджених штамів проводили на картопляно-глюкозному агарі (КГА) з різними концентраціями глюкози (10, 8, 6 і 4 г/дм³). Культивування проводили за температури 26±2 °С в термостаті. Диски міцелію діаметром 5 мм вирізали стерильною сталеву трубною на відстані 8–10 мм від краю активного росту колонії та поміщали у центр чашки Петрі діаметром 90 мм. Радіуси колоній вимірювали в чотирьох взаємно перпендикулярних напрямках на 2, 4, 6, 8, 10 та 12-ту добу культивування. Для розрахунку швидкості радіального росту (V_R , мм/доба) будували криві залежності радіуса міцеліальної колонії від часу культивування. У фазі лінійної залежності приросту радіуса від часу визначали швидкість росту за формулою:

$$V_R = \frac{R_1 - R_0}{t_1 - t_0}, \quad (2.1)$$

де R_1 – радіус колонії в кінці фази лінійного росту, R_0 – радіус колонії на початок фази лінійного росту, $t_1 - t_0$ – тривалість лінійної фази росту (доба) (Соломко та ін., 2000; Ломберг, 2005).

Спостереження за ростом колоній припиняли після повного заростання чашки Петрі міцелієм. Дослідження культурально-морфологічних характеристик колоній проводили кожні 2–3 дні культивування впродовж 12 діб (Бухало, 1988). Морфологічна характеристика колоній охоплювала опис текстури, забарвлення, щільності, зональності, реверзumu краю колонії та його зовнішньої лінії (Бондарцев, 1954; Stalpers, 1978).

Для вивчення кількості біомаси вегетативний міцелій вирощували у поверхневій культурі на глюкозо-пептонному середовищі в колбах Ерленмейера об'ємом 0,25 дм³, що містили 0,05 дм³ живильного середовища. Культивування проводили за температури 26±2 °С в термостаті. Інокулюм, вирощений на ГПСА, вносили в кількості 5 міцеліальних дисків (6 % від об'єму середовища) діаметром 5 мм. Рівень накопичення біомаси визначали ваговим методом,

висушуючи міцелій до постійної маси за температури (105 ± 1) °C. Концентрацію біомаси розраховували в грамах абсолютно сухої речовини на 1 дм³ середовища (Методы..., 1982).

Для визначення ефективності використання опроміненого посівного матеріалу використовували міцелій, опромінений в оптимальному для кожного виду гриба режимі, та неопромінений міцелій (контроль). Міцелій культивували у поверхневій культурі на глюкозо-пептонному середовищі в колбах Ерленмейєра об'ємом 0,25 дм³, що містили 0,05 дм³ живильного середовища. Культивування проводили за температури 26 ± 2 °C в термостаті. Інокулюм, вирощений на ГПСА, вносили в кількості 3-х міцеліальних дисків (3,6 % від об'єму середовища), в кількості 5-ти міцеліальних дисків (6 % від об'єму середовища) та в кількості 7-ми міцеліальних дисків (8,4 % від об'єму середовища). Діаметр кожного міцеліального диска складав 5 мм. За контроль вважали неопромінений міцелій у кількості 7-ми міцеліальних дисків (8,4 % від об'єму середовища).

Для вивчення фотоіндукованої активності міцелій віком 8 діб, опромінений в оптимальному для кожного виду режимі, зберігали 24 години в темряві за температури +5 °C. Посів на живильне середовище здійснювали відразу після опромінення і потім через кожні 24 години. Міцелій культивували у поверхневій культурі на глюкозо-пептонному середовищі в колбах Ерленмейєра об'ємом 0,25 дм³, що містили 0,05 дм³ живильного середовища. Культивування проводили за температури 26 ± 2 °C в термостаті. Показником активності посівного міцелію вважали накопичення біомаси на певний об'єм середовища. Контролем був неопромінений міцелій, який також зберігали в темряві за температури +5 °C.

Для вивчення динаміки фотоіндукованої активності міцелію досліджених видів грибів при пересівах було проведено ряд послідовних пересівів опроміненого міцелію. Відбір міцелію для подальшої інокуляції і визначення накопичення біомаси проводили в стаціонарній фазі росту. Міцелій

культивували у поверхневій культурі на глюкозо-пептонному середовищі в колбах Ерленмейєра об'ємом 0,25 дм³, що містили 0,05 дм³ живильного середовища. Культивування проводили за температури 26±2 °С в термостаті. Показником активності посівного міцелію вважали накопичення біомаси на певний об'єм середовища. Контролем виступав неопромінений міцелій.

2.3. Методи дослідження біосинтетичної активності базидієвих грибів

2.3.1. Визначення каталазної активності

Для вивчення каталазної активності базидієвих грибів міцелій культивували у поверхневій культурі в колбах Ерленмейєра на стандартному глюкозо-пептонному живильному середовищі, об'єм якого складав 0,05 дм³. Тривалість культивування – 12 діб, що зумовлено максимумом каталазної активності саме в період експоненціального росту (Voloshko, Fedotov, 2013). Культивування проводили за температури 26±2 °С в термостаті. Міцелій від культурального фільтрату відділяли за допомогою паперового фільтра. З міцелію готували міцеліальний гомогенат. Для цього розтирали у фарфоровій ступці міцелій з дистильованою водою у співвідношенні 1:1 (г:мл). Гомогенат фільтрували через паперовий фільтр в чисту суху пробірку. В чисту суху пробірку наливали 0,1 мл культуральної рідини або міцеліального гомогенату і додавали 2 мл 0,03 % розчину Н₂О₂. В контрольну пробу, замість культуральної рідини, вносили 0,1 мл дистильованої води. Через 10 хв реакцію зупиняли 1 мл 4 % молібдату амонію. Каталазну активність визначали у міцелії (водна витяжка, на одиницю маси, г) та культуральному фільтраті (на одиницю об'єму, см³) спектрофотометричним методом, який заснований на здатності пероксиду водню утворювати з солями молібдену стійкий забарвлений комплекс. Інтенсивність забарвлення вимірювали на спектрофотометрі за довжини хвилі 410 нм супроти нульової проби з дистильованою водою. Каталазну активність розраховували за формулою (Волошко, Федотов, 2011):

$$KA = (A_k - A_d) \cdot V \cdot t \cdot k \cdot p \text{ (мкат/дм}^3\text{)}, \quad (2.2)$$

де: KA – каталазна активність (мкат/дм³), A_k та A_d – екстинкція контрольної та дослідної проб, V – об'єм проби, що вносили (0,1 см³), t – час інкубації (600 с), k – коефіцієнт мілімолярної екстинкції перексиду водню, що дорівнює 22,2·10³ мМ⁻¹·см⁻¹, p – коефіцієнт розведення.

За одиницю KA приймали ту кількість ферменту, яка бере участь у перетворенні 1 мкат перекису водню за 1 секунду за заданих умов.

2.3.2. Визначення пероксидазної активності

Для вивчення пероксидазної активності базидієвих грибів міцелій культивували поверхнево в колбах Ерленмейєра на стандартному глюкозо-пептонному живильному середовищі, об'єм якого складав 0,05 дм³. Тривалість культивування – 12 діб. Культивування проводили за температури 26±2 °С в термостаті. Міцелій відділяли від культурального фільтрату за допомогою паперового фільтра. З міцелію готували міцеліальний гомогенат. Для цього розтирали в фарфоровій ступці міцелій з дистильованою водою у співвідношенні 1:1 (г:мл). Гомогенат фільтрували через паперовий фільтр в чисту суху пробірку. В пробірки наливали 0,5 мл розчину культуральної рідини або міцеліального гомогенату, 3 мл 1 % о-діанізидинового реактиву, води до об'єму 4,8 мл і 0,2 мл 0,05 % розчину Н₂О₂. Температура розчинів складала 20 °С. Після цього пробірки занурювали у водяну баню та інкубували 5 хв. Реакцію зупиняли додаванням 50 % розчину сірчаної кислоти до об'єму 10 мл. Пероксидазну активність визначали у міцелії (водна витяжка, на одиницю маси, г) та культуральному фільтраті (на одиницю об'єму, см³). Метод базується на вимірі за допомогою спектрофотометра за довжини хвилі 460 нм в кюветі 10 мм, інтенсивності забарвлення продукту окиснення о-діанізидину перекисом водню. Одиниця активності пероксидази відповідає кількості ферменту, що окиснює 1 мкм о-діанізидину за 1 хвилину. Пероксидазну активність мікологічного матеріалу розраховували за формулою (Волошко, Федотов, 2011):

$$PA = \frac{E \cdot V_1}{K_1 \cdot K_2 \cdot V_2 \cdot t} \times p, \quad (2.3)$$

де, E – екстинкція; V_1 – об’єм забарвленої проби; V_2 – об’єм КФ або МГ; K_1 – коефіцієнт мікромольної екстинкції (0,0128); K_2 – коефіцієнт для перерахунку см³ у л (1 000); t – час інкубації (5 хв.); p – розведення.

2.3.3. Визначення кількості білка

Для визначення кількості білка міцелій культивували у поверхневій культурі в колбах Ерленмейєра на стандартному глюкозо-пептонному живильному середовищі, об’єм якого складав 0,05 дм³. Тривалість культивування – 12 діб. Культивування проводили за температури 26±2 °С в термостаті. Міцелій відділяли від культурального фільтрату за допомогою паперового фільтра. Підготовлений міцелій гриба в кількості 1 г гомогенізували в ступці з додаванням 10 мл дистильованої води (для альбумінів) або 10 % розчину NaCl (для глобулінів) та відцентровували в центрифугі за 2 500 об/хв (центрифуга лабораторна ОПН-8, діаметр ротора 19 см). Для визначення кількості білка використовували метод біуретової реакції. Аналіз проводили згідно зі схемою (табл. 2.2).

Таблиця 2.2. Схема проведення дослідів

	Кількість розчину, мл					
	Калібрувальна чи дослідна проба			Холоста проба		
	Макро	Напів-мікро	Мікро	Макро	Напів-мікро	Мікро
Калібрувальний чи дослідний розчин	0,08	0,04	0,02	–	–	–
Фізіологічний розчин	–	–	–	0,08	0,04	0,02
Біуретовий реактив	4,00	2,00	1,00	4,00	2,00	1,00

У першу пробірку вносили 0,1 мл дистильованої води (контроль), у другу – 0,1 мл стандартного розчину білка (50 г/дм³), в інші пробірки – по 0,1 мл

досліджуваного розчину білка. У кожен пробірку додавали по 5 мл біуретового реактиву, перемішували, витримували 30 хв за кімнатної температури. Виміряли оптичну щільність калібрувальної або дослідної проби проти холостої проби за довжини хвилі (540–560 нм) в діапазоні 0–1.0 од. опт. щільності. Розрахунок концентрації загального білка проводили за формулою:

$$C = \frac{E_{\text{дос}}}{E_{\text{кал}}} \times 50, \text{ де:} \quad (2.4)$$

C – концентрація загального білка в дослідній пробі, г/дм³;

50 – концентрація загального білка в калібрувальному розчині, г/дм³;

$E_{\text{дос}}$ – оптична щільність дослідної проби, од. опт. щільності;

$E_{\text{кал}}$ – оптична щільність калібрувальної проби, од. опт. щільності.

2.3.4. Визначення вмісту каротиноїдів

Для вивчення загального вмісту каротиноїдів міцелій штамів Ls-17, Ls-16, Ls-18 гриба *L. sulphureus* культивували поверхнево в колбах Ерленмейера на глюкозо-пептонному живильному середовищі з різними концентраціями глюкози (10 г/дм³, 8 г/дм³, 6 г/дм³, 4 г/дм³), об'єм якого складав 0,05 дм³. Тривалість культивування – 12 діб. Культивування проводили за температури 26±2 °С в термостаті. Для визначення загального вмісту каротиноїдів міцелій гомогенізували шляхом розтирання у стерильній ступці та екстрагували спиртом у співвідношенні 1:10. Суміш центрифугували протягом 10 хвилин за 2 000 об/хв (центрифуга лабораторна ОПН-8, діаметр ротора 19 см). Визначення кількості каротиноїдів проводили в міцелії – на одиницю маси, г – спектрофотометричним методом та розраховували за модифікованою формулою Ветштейна (Wettstein, 1957).

$$C = 4,69 \times D_{440,5} \quad (2.5)$$

де C – концентрація пігменту; $D_{440,5}$ – оптична густина розчину за довжини хвилі $\lambda = 440,5$ нм.

Потім вираховували вміст пігменту в дослідному матеріалі в перерахунку на суху масу (Мусієнко та ін., 2001):

$$A = \frac{C \cdot V}{n \cdot 1000}, \quad (2.6)$$

де A – вміст пігментів у дослідному зразку; C – концентрація пігменту, знайдена за модифікованою формулою Ветштейна, мг/дм³; V – об'єм екстракту, см³; n – навіска дослідного зразка, г; 1 000 – коефіцієнт для перерахунку концентрації пігментів на 1 см³.

2.3.5. Визначення вмісту полісахаридів

Для кількісного визначення ендopolісахаридів брали подрібнену наважку сухого міцелію у кількості 100 мг, перенесли в пробірку об'ємом 20 мл, додавали 5 мл 1 М NaOH, закривали пробкою та екстрагували в термостаті за 60 °С протягом 1 год, періодично перемішуючи. Отриманий екстракт центрифугували 20 хв за 6 000 об/хв (центрифуга лабораторна ОПН-8, діаметр ротора 19 см). Осад відділяли, вміст ендopolісахаридів у супернатанті визначали фенол-сірчанним методом (Варбанец и др., 2006).

Для визначення концентрації екзopolісахаридів спочатку проводили осадження 5 мл культуральної рідини 10 мл 96 % етанолу та відстоювання протягом доби за (4±1) °С, після чого осад відокремлювали центрифугуванням впродовж 25 хвилин за 6000 об/хв (центрифуга лабораторна ОПН-8, діаметр ротора 19 см), розчиняли в 5 мл гарячої дистильованої води та відбирали 2 мл розчину, в якому визначали кількість екзopolісахаридів фенол-сірчанним методом (Варбанец и др., 2006).

2.4. Методика опромінення міцелію базидієвих грибів

Для вивчення впливу лазерного опромінення на ріст та біосинтетичну активність досліджених грибів вегетативний міцелій культивували протягом 7 діб на агаризованому середовищі (КГА) у стандартних чашках Петрі (діаметром 9 см).

Для лазерного опромінення вегетативного міцелію використовували пристрій, який був сконструйований співробітниками кафедри ботаніки та екології ДонНУ імені Василя Стуса. Пристрій складається з восьмигранної дзеркальної призми, що сприймає промінь LED лазерів: BRP-3010-5, з випромінюванням червоного спектра з довжиною хвилі 635 нм; BBR-3010-5 з випромінюванням синього спектра з довжиною хвилі 405 нм та BGP-3010-5 з випромінюванням зеленого спектра з довжиною хвилі 532 нм (виробник лазерів BOB LASER Co., Китай) і відбиває його на транспортерну стрічку, на якій розміщується чашка Петрі з міцелієм. Потужність кожного лазера становить 100 мВт. LED лазери, які були використані у наших дослідженнях, належать до напівпровідникових лазерів. Вони працюють завдяки прямому електричному збудженню, тобто перетворюють електричну енергію в світло без газового розряду. Пристрій напівпровідникового лазера являє собою лазерний діод. Лазерний напівпровідниковий діод виготовлений на основі кристала нітриду індію-галію (InGaN) – він випромінює синє світло; на основі фосфідів алюмінію-галію-індію (AlGaInP) – випромінює зелене світло та на основі арсеніду-галію-алюмінію (AlGaAs) – випромінює червоне світло. Крім того, додаючи специфічні суміші фосфору до високоенергетичних синіх та ультрафіолетових світлодіодів можна створити інші спектри світла. Освітлення з різними спектрами може відображати різні піки випромінювання на різних довжинах хвиль. Зокрема, ультрафіолетова область спектра знаходиться нижче 400 нм, синя область спектра – між 400 і 499 нм, зелена область – між 500 і 599 нм, червона область – між 600 і 699 нм, а далека червона область зустрічається вище 700 нм (Klase et al., 2015). Для перетворення електричної енергії в світло кристал легують із двох сторін у такий спосіб, щоб з одного боку вийшла n-область, а з іншого – p-область, відповідно отримують p-n перехід. Утворений напівпровідниковий діод також виконує функцію оптичного резонатора. Оптичний резонатор складається з двох плоскопаралельних дзеркал, одне з яких частково пропускає випромінювання. Для цього торцеві сторони пластини

полірують. Внаслідок цього фотон, потрапивши всередину пластини під прямим кутом до полірованих торців, буде багаторазово відбиватися. В напівпровідниковому лазері випромінювання викликається вимушеною (індукованою) рекомбінацією. Тобто, коли електрон і дірка знаходяться на близькій відстані в активній зоні, і через цю область пройде квант світла певної (резонансної) частоти, то рекомбінація відбудеться вимушено. При цьому виділиться ще один квант світла, з такими ж параметрами, як і квант, який викликав рекомбінацію. Індуковане випромінювання є монохроматичним і когерентним. Довжина хвилі випромінювання лазерного діода залежить від ширини зони між енергетичними рівнями р- і n-областей напівпровідника. Виходячи з кристала напівпровідника когерентне світло розсіюється у всі сторони. Отже, для формування вузьконаправленого пучка потрібно застосовувати збираючі лінзи (Шмирьова та ін., 2019). Пристрій для опромінення має два електродвигуни, що відповідають за рух дзеркальної призми та транспортерної стрічки. Керування пристроєм здійснюється за допомогою панелі управління, оснащеної кнопками для регулювання часу опромінення та вибору необхідного лазера з відповідною довжиною хвилі світла (рис. 2.1).

Міцелій опромінювали у такий спосіб: відкрита чашка Петрі з міцелієм рухається на транспортерній стрічці під променем світла з встановленою довжиною хвилі: 635, 405 та 532 нм, отримуючи необхідну енергетичну дозу опромінення ($25,05\text{--}102,5\text{ мДж/см}^2$), залежно від мети нашого дослідження. Опромінення міцелію тривало 5 с (тривалість руху чашки транспортерною стрічкою становила 90 с), 10 с (тривалість руху чашки транспортерною стрічкою становила 180 с), 15 с (тривалість руху чашки транспортерною стрічкою становила 270 с) та 20 с (тривалість руху чашки транспортерною стрічкою становила 360 с). Потім за допомогою стерильної сталеві трубки з колонії міцелію вирізали міцеліальні диски діаметром 5 мм та здійснювали інокуляцію на живильне середовище відповідного складу. Для інокуляції контрольних чашок Петрі застосовували неопромінену культуру.

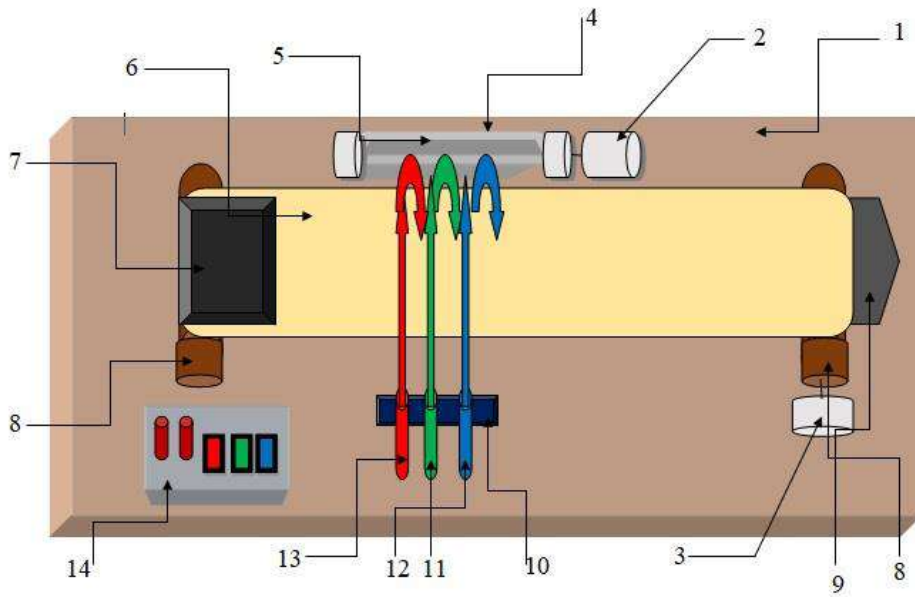


Рис. 2.1. Пристрій для опромінення міцелію монохроматичним світлом за допомогою LED лазерів: 1 – платформа для кріплення пристрою, 2 – електродвигун 1, 3 – електродвигун 2, 4 – захисна кришка для дзеркальної призми, 5 – дзеркальна призма, 6 – транспортерна стрічка, 7 – бункер для опромінених об’єктів, 8 – валик, який рухає транспортерну стрічку, 9 – платформа для опромінених об’єктів, 10 – штатив для кріплення LED лазерів, 11 – LED лазер BGP–3010–5 з випромінюванням зеленого спектру з довжиною хвилі 532 нм, 12 – LED лазер BVP–3010–5 з випромінюванням синього спектру з довжиною хвилі 405 нм, 13 – LED лазер BRP–3010–5 з випромінюванням червоного спектру з довжиною хвилі 635 нм, 14 – панель управління

Опромінення міцелію проводилося у таких режимах (табл. 2.3).

Таблиця 2.3. Режими опромінення міцелію досліджених видів грибів

Варіант опромінення	Тривалість опромінення, с			Енергетична доза опромінення, мДж/см ²
	Червоне світло (635 нм)	Синє світло (405 нм)	Зелене світло (532 нм)	
1	2	3	4	5
1 (контроль)	0	0	0	0

Продовження таблиці 2.1

1	2	3	4	5
2	5	0	0	25,05
3	0	5	0	25,05
4	0	0	5	25,05
5	10	0	0	51,1
6	0	10	0	51,1
7	0	0	10	51,1
8	15	0	0	77,3
9	0	15	0	77,3
10	0	0	15	77,3
11	20	0	0	102,5
12	0	20	0	102,5
13	0	0	20	102,5

Потужність кожного лазера становила 100 мВт. Щільність енергії лазерного опромінення розраховували за такими формулами (Вакарчук, 2012):

- 1) кількість енергії опромінення одного фотона світла за певної довжини хвилі (E):

$$E = \frac{hc}{\lambda}, \quad (2.7)$$

де: h – стала Планка, Дж/с; c – швидкість світла, м/с; λ – довжина хвилі світла, м;

- 2) кількість фотонів світла за певної довжини хвилі за даний проміжок часу (N):

$$N = \frac{Pt\lambda}{hc}, \quad (2.8)$$

де: h – стала Планка, Дж/с; c – швидкість світла, м/с; λ – довжина хвилі світла, м;

P – потужність лазера, Вт; t – час, с;

- 3) щільність енергії опромінення (W):

$$W = \frac{E_{\gamma}}{S}, \quad (2.9)$$

де: E_{γ} – енергетична доза опромінення, Дж; S – площа опромінення, см².

Енергетична доза опромінення (енергія світла, яка потрапляє на одиницю площі) визначалася як добуток щільності енергії та часу опромінення. Енергетична доза опромінення залежно від схеми експерименту була у межах

25–102,5 мДж/см².

2.5. Визначення ефективності впливу опромінення міцелію за допомогою LED лазерів

Ефективність впливу лазерного опромінення визначали як % зміни, порівняно з контролем (контроль приймали за 100 %), аналізуючи ростові процеси вегетативного міцелію, кількість накопиченої біомаси та інших біологічно активних речовин базидієвих грибів після опромінення.

2.6. Статистична обробка експериментальних даних

Статистична обробка проводилася за допомогою пакетів статистичних програм, створених на кафедрі фізіології та біохімії рослин Донецького національного університету імені Василя Стуса (Приседський, 1999, 2005). Повторюваність дослідів трикратна.

РОЗДІЛ 3. РОСТОВІ ПАРАМЕТРИ МІЦЕЛІЮ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ ГРИБІВ ЗА ДІЇ ЛАЗЕРНОГО ОПРОМІНЕННЯ

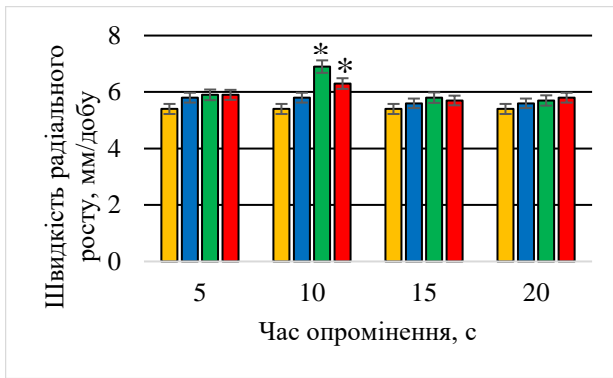
3.1. Швидкість радіального росту міцелію досліджених видів грибів за дії лазерного опромінення

Станом на сьогодні відомий вплив низькоінтенсивного світла на лінійний ріст та накопичення біомаси різними видами грибів: *Agaricus bisporus* (J.E. Lange) Imbach, *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst, *Hericium erinaceus* (Bull.) Pers., *Inonotus obliquus* (Fr.) Pilat, *Lentinula edodes* (Poeyedinok et al., 2000; 2003). Досліджено позитивний вплив опромінення на врожайність гриба *P. ostreatus* (Поєдинок, 2015). Також було встановлено, що лазерне опромінення в дозах 45–230 мДж/см² стимулює проростання спор та ріст міцелію у *Hericium erinaceus* (Poeyedinok et al., 2001). За даними Н. Л. Поєдинок, базидієві гриби на різних стадіях онтогенезу є чутливими до червоного (625 та 632,8 нм), синього (463 та 488 нм) та зеленого (522 та 514,5 нм) світла низької інтенсивності у видимому діапазоні довжини хвиль з різними спектральними та енергетичними характеристиками (Поєдинок, 2015). Крім того, досліджено, що зміни ростової активності спор і вегетативного міцелію грибів, які викликані короткочасним опромінюванням світлом низької інтенсивності, передаються на наступні фази онтогенезу і не потребують подальшої активізації світлом (Поєдинок, 2015). Дані літератури вказують на те, що фоторецепторна система грибів адаптована до світла в діапазоні довжин хвиль від 350 до 730 нм (Corrochano, 2007). Причому, вплив світла на розвиток грибів визначається як видовою, так і штамовою приналежністю (Горовой, 1989). Враховуючи дані літератури, які були отримані іншими дослідниками щодо чутливості фоторецепторної системи грибів, та технічні характеристики використаних у наших дослідженнях напівпровідникових лазерів, нами було обрано спектральний ряд когерентного світла з відповідними довжинами хвиль (червоне (635 нм), синє (405 нм) і зелене (535 нм) світло).

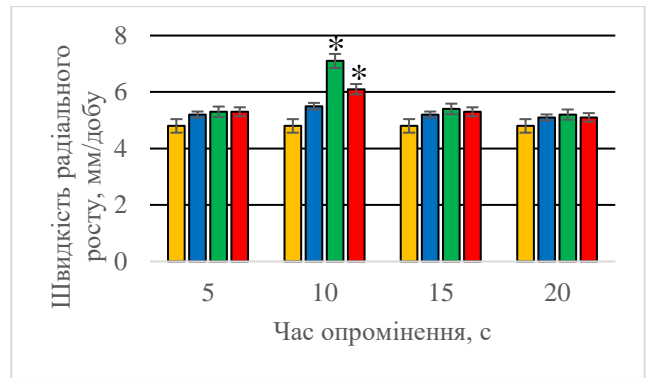
Аналіз результатів наших досліджень для штамів грибів *F. velutipes*,

L. sulphureus, *P. ostreatus* та *S. commune* показує, що швидкість росту міцелію, який не було опромінено (контроль) для усіх досліджених нами штамів (крім F-107, F-vv, S.c.-01, S.c.-02 та S.c.-03), складала $4,2 \pm 0,49$ – $6,6 \pm 0,61$ мм/добу (рис. 3.1, 3.2, 3.4). Отримані нами показники швидкості росту міцелію майже для усіх штамів є дещо нижчими, а для штамів Ls-16, Ls-17 та Ls-18 вони збігаються з даними літератури (Соломко та ін. 2000; Дзигун, 2020; Ліновицька, 2020). Враховуючи загальноприйняті критерії, які використовують під час розгляду життєвих стратегій міцеліальних грибів (Великанов, Сидорова, 1983), та дані літератури (Ломберг, 2005), більшість із наших культур належать до групи штамів, що ростуть із середньою швидкістю росту. До повільноростучих штамів, узагальнена швидкість росту яких була нижчою за 4 мм/добу (0,17 мм/год), належать лише штами F-107, F-vv, S.c.-01, S.c.-02 та S.c.-03 (рис. 3.2, 3.3).

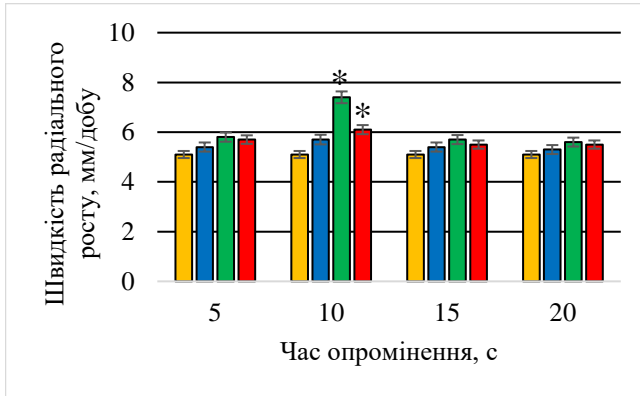
Для усіх досліджених штамів *P. ostreatus* нами була встановлена закономірність щодо чутливості міцелію до дії опромінення зеленим, червоним та синім світлом протягом 10 с (енергетична доза опромінення $51,1$ мДж/см²). Було показано, що швидкість радіального росту міцелію за дії зеленого світла для усіх штамів гриба *P. ostreatus* (крім штаму P-192) зростала в межах від $44 \pm 3,1$ % до $47,9 \pm 2,8$ %, відповідно в межах статистичної похибки можна констатувати, що реакція штамів була однаковою. Винятком був штам P-192, швидкість росту якого збільшилася лише на $27,7 \pm 2,4$ %, порівняно з контролем (рис. 3.1). Дія опромінення червоним світлом збільшувала швидкість росту для усіх досліджених штамів *P. ostreatus* в межах від $12,9 \pm 3$ % до $20 \pm 3,1$ %, а для штаму P-6v цей показник збільшився на $27 \pm 2,8$ % (рис. 3.1). Опромінення світлом довжиною хвилі 405 нм протягом 10 с викликало зростання швидкості росту міцелію для усіх досліджених штамів цього виду в межах від $7,4 \pm 2$ до $14,5 \pm 2,3$ % відповідно. Опромінення міцелію тривалістю 5 с, 15 с та 20 с світлом довжиною хвилі 405 нм, 532 нм та 635 нм з енергією опромінення 25,05, 77,3 та 102,5 мДж/см² не чинило суттєвого впливу на швидкість радіального росту усіх досліджених штамів *P. ostreatus* (рис. 3.1).



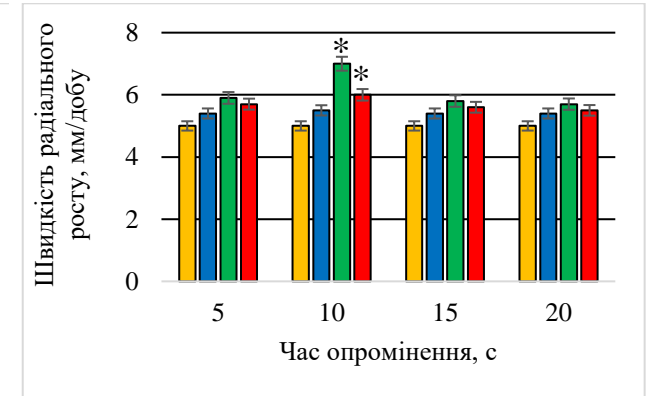
штам P-192



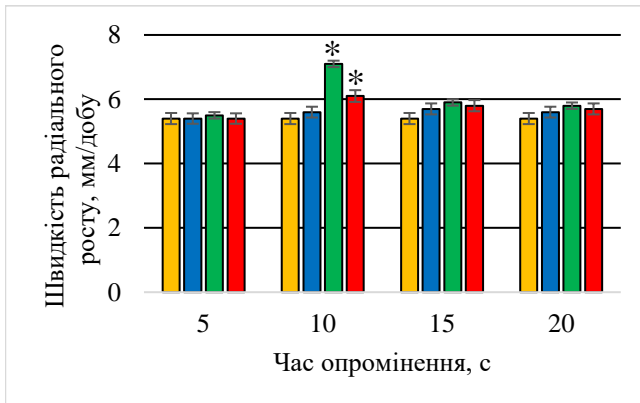
штам P-6v



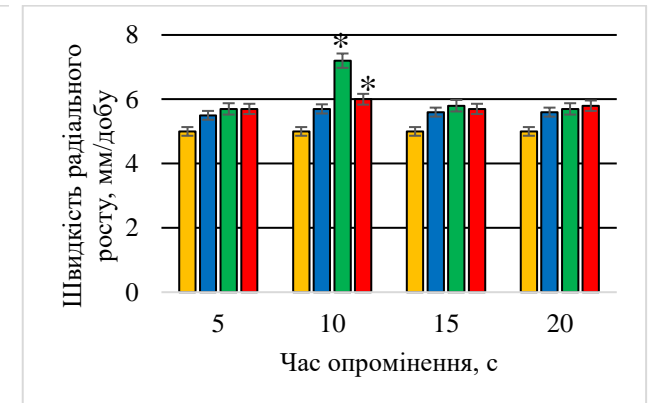
штам P-191



штам P-154



штам P-155



штам P-108

Рис. 3.1. Вплив лазерного опромінення на швидкість радіального росту міцелію штамів гриба *Pleurotus ostreatus* на картопляно-глюкозному живильному середовищі: ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Згідно з дослідженнями Н. Л. Поєдинок, опромінення когерентним світлом довжиною хвилі 632,5 нм збільшувало швидкість росту моноспорових ізолятів *P. ostreatus* майже на 180 %, під час культивування на агаризованому пивному суслі (7° за Баллінгом), опромінення некогерентним світлом довжиною

хвилі 625 нм сприяло пришвидшенню росту міцелію майже на 60 %, а опромінення світлом когерентним (488 нм) та некогерентним (463 нм) сприяло покращенню росту міцелію моноспорових ізолятів в межах 20 %, при цьому була використана енергія опромінення 230 мДж/см² (Поєдинок, 2015). Порівнюючи отримані нами результати з результатами Н. Л. Поєдинок, можна припустити, що міцелій *P. ostreatus* чутливий саме до довжини хвилі когерентного світла 632,5 нм, оскільки наші дані (використана нами довжина хвилі світла 635 нм) значно менші (збільшення на 12,9 % – 27 %, порівняно з контролем). Крім того, нами було вперше виявлено реакцію міцелію штамів *P. ostreatus* на когерентне зелене світло довжиною хвилі 532 нм (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²) – швидкість росту міцелію зросла на 47,9 % відповідно до контролю.

Для штамів гриба *F. velutipes* вплив опромінення синім, зеленим та червоним світлом тривалістю 5 с (виняток синє світло), 15 с та 20 с (енергетична доза опромінення 25,05, 77,3 та 102,5 мДж/см²), так само, як і для штамів *P. ostreatus*, був несуттєвий, і швидкість росту міцелію майже не відрізнялася від контролю (рис. 3.2а, 3.2б). На відміну від *P. ostreatus*, для штамів гриба *F. velutipes* ефективним було опромінення синім світлом протягом 10 с (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²). За дії цього режиму опромінення швидкість радіального росту міцелію найбільше зросла для штаму F-107 – 73,5±2,5 %, порівняно з контролем, для штамів F-vv та F-103 швидкість росту зростала в межах від 52,6±2,7 до 54,5±3,1 % відповідно до контролю, а найменше для штамів F-03 та F-04 – від 31,8±3 до 38,1±2,5 % (рис. 3.2а).

Крім того, нами була виявлена реакція міцелію у відповідь на дію синього світла протягом 5 с з енергетичною дозою опромінення 25,05 мДж/см². Зокрема, за цього режиму стимуляції було встановлено найбільше зростання швидкості росту міцелію для штаму F-107 – на 58,8±2,1 % більше за контроль, трохи повільніше ріс міцелій інших штамів – на 22,7±2,7 %–45,4±3,1 % швидше контрольного варіанта. Варто зазначити, що лазерне опромінення міцелію

зеленим світлом протягом 10 с (енергетична доза опромінення $51,1 \text{ мДж/см}^2$) для *F. velutipes*, так само, як і для *P. ostreatus*, було ефективним та сприяло зростанню швидкості росту міцелію. Зокрема, швидкість росту найкраще зростала для штаму F-107 (на $67,6 \pm 2,8 \%$, порівняно з контролем), а найменше для штаму F-04 (на $22,7 \pm 3,1 \%$ відповідно до контролю) (рис. 3.2б). Відповідно, враховуючи статистичну похибку, реакція штамів була майже однаковою на дію опромінення синім світлом тривалістю 5 та 10 с і зеленим тривалістю 10 с для усіх штамів, крім штаму F-107 – для нього найефективнішим було опромінення синім та зеленим світлом лише протягом 10 с (рис. 3.2а).

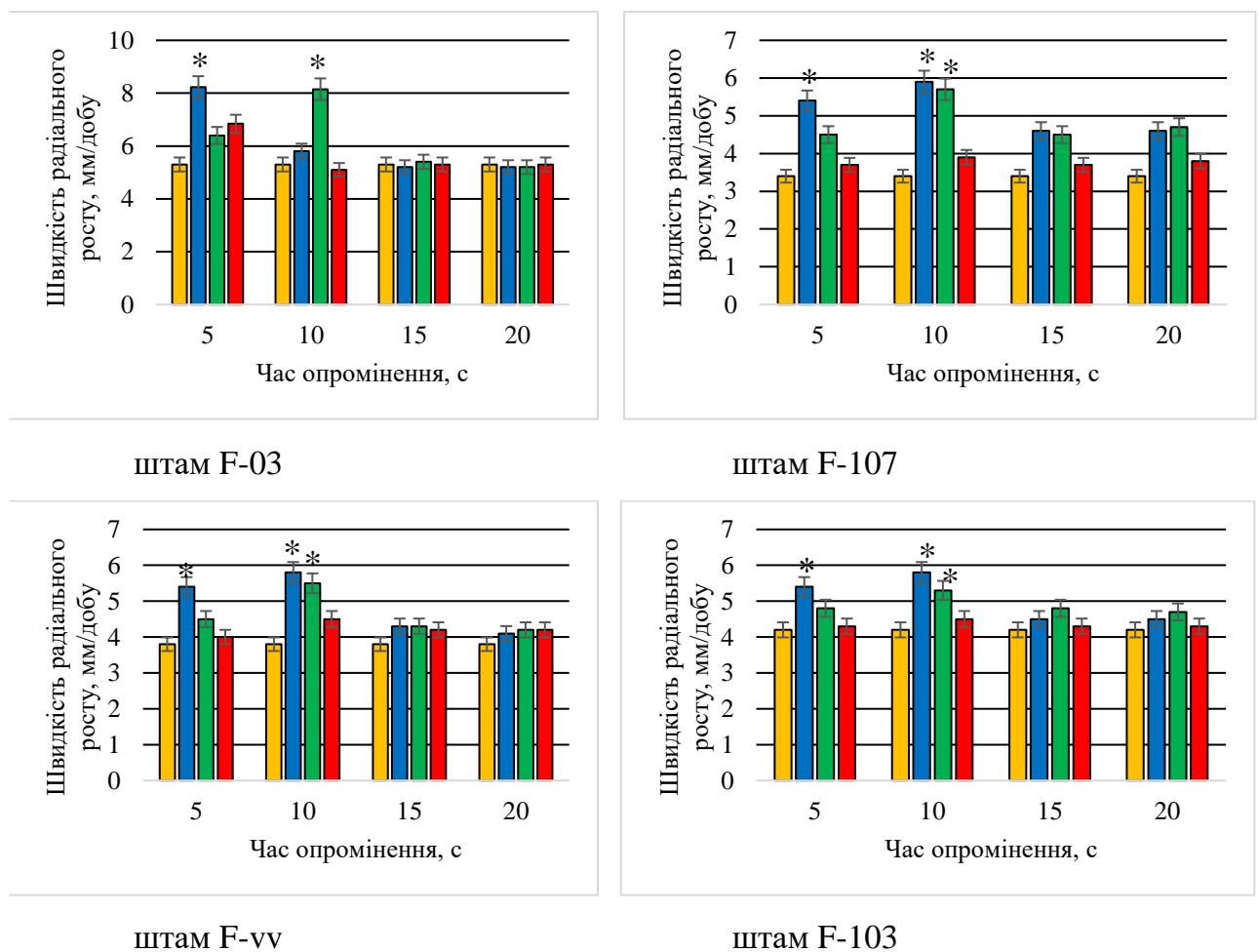
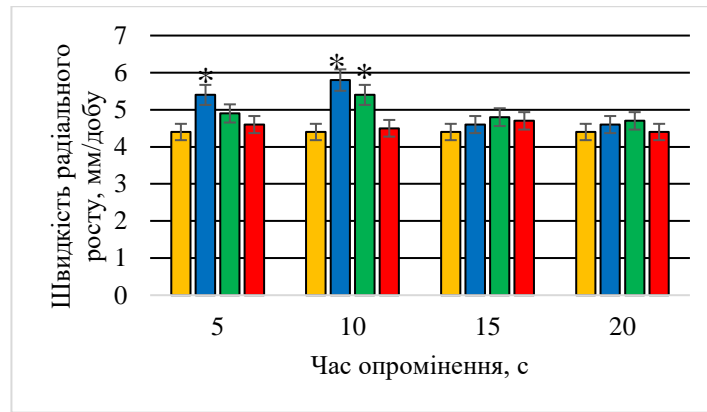


Рис. 3.2а. Вплив лазерного опромінення на швидкість радіального росту міцелію гриба *Flammulina velutipes* на картопляно-глюкозному живильному середовищі: ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем



штам F-04

Рис. 3.26. Вплив лазерного опромінення на швидкість радіального росту міцелію гриба *Flammulina velutipes* на картопляно-глюкозному живильному середовищі: ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$ порівняно з контролем

Варто зазначити, що опромінення червоним світлом протягом 10 с для штамів гриба *F. velutipes*, на відміну від *P. ostreatus*, навпаки, викликало незначне зростання швидкості росту міцелію для усіх досліджених штамів (рис. 3.2). В літературі є лише поодинокі відомості з вивчення впливу світла для цього виду гриба. Згідно з дослідженнями Н. Л. Поєдинок, з вивчення короткочасного низькоінтенсивного опромінення монохроматичним світлом довжиною хвилі 488,0 і 632,8 нм у дозах від 45 до 230 мДж/см² збільшувалася кількість пророслих спор у *F. velutipes*, а опромінення світлом з довжиною хвилі 514 нм у тих самих дозах було для *F. velutipes* пригніблюючим (Поєдинок, 2015). Проте швидкість росту міцелію, отриманого з цих спор та культивованого на агаризованому пивному суслі (7 ° за Баллінгом), зростала у межах 30 % при використанні когерентного світла довжиною хвилі 632,8 нм, а при використанні когерентного світла довжиною хвилі 488 нм – на 40 %. А застосування некогерентного світла довжиною хвилі 463 нм стимулювало ріст моноспорових ізолятів в межах 20 %. Аналізуючи та порівнюючи отримані нами результати з даними Н. Л. Поєдинок, можна зробити припущення, що міцелій *F. velutipes* значно краще сприймає когерентне світло довжиною хвилі саме 405 нм –

швидкість росту міцелію зросла на 58,8 % (енергетична доза опромінення 25,05 мДж/см²) та на 73,5 % (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²). Крім того, нами було вперше виявлено реакцію міцелію штамів *F. velutipes* на когерентне зелене світло довжиною хвилі 532 нм (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²) – швидкість росту міцелію зросла на 66,7 % відповідно до контролю.

Для гриба *S. commune* нами було встановлено, що реакція штамів на дію опромінення зеленим світлом протягом 5, 10, 15, та 20 с з енергетичною дозою опромінення 25,05–102,5 мДж/см² суттєво відрізнялася від реакції штамів гриба *F. velutipes* та *P. ostreatus*. Зокрема, швидкість росту міцелію за дії зеленого світла для штамів гриба *S. commune* майже не відрізнялася від контролю. Крім того, реакція міцелію *S. commune* на опромінення синім та червоним світлом протягом 15 та 20 с так само, як і для штамів грибів *F. velutipes* та *P. ostreatus*, була незначною, і швидкість росту міцелію не перевищувала контроль (рис. 3.3).

Опромінення червоним світлом протягом 10 с (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²) позитивно впливало на швидкість росту міцелію як *P. ostreatus*, так і *S. commune*. Зокрема, для штамів гриба *S. commune* за дії опромінення червоним світлом найкраща реакція у відповідь спостерігалася для штаму S.c.-03 – швидкість радіального росту міцелію зросла на 84,3±2,4 %, порівняно з контролем. Для штамів S.c.-01 та S.c.-02 швидкість росту збільшилася на 73,5±2,9 % та на 63,8±1,8 % відповідно. Лише для штамів *S. commune* нами була виявлена реакція міцелію у відповідь на дію опромінення довжиною хвилі 635 нм протягом 5 с (енергія опромінення 25,05 мДж/см²). Зокрема, за цього режиму опромінення швидкість росту міцелію зростала на 46,8±2,1 %, 41,1±1,6 % та на 33,3±2,4 % для штамів S.c.-03, S.c.-01 та S.c.-02 (рис. 3.3). Опромінення синім світлом протягом 10 с також впливало на швидкість росту міцелію не лише для *F. velutipes*, а й для штамів гриба *S. commune*. Зокрема, найбільше швидкість росту зросла для штаму S.c.-03 (на 71,8±2,6 %, порівняно з контролем), а найменше – для штаму S.c.-02 (на

52,7±1,9 % більше за контроль) (рис. 3.3). Відповідно, враховуючи статистичну похибку, можна констатувати, що вплив опромінення довжиною хвилі 635 нм та 405 нм протягом 10 с був майже однаковий для усіх штамів гриба *S. commune* (рис. 3.3).

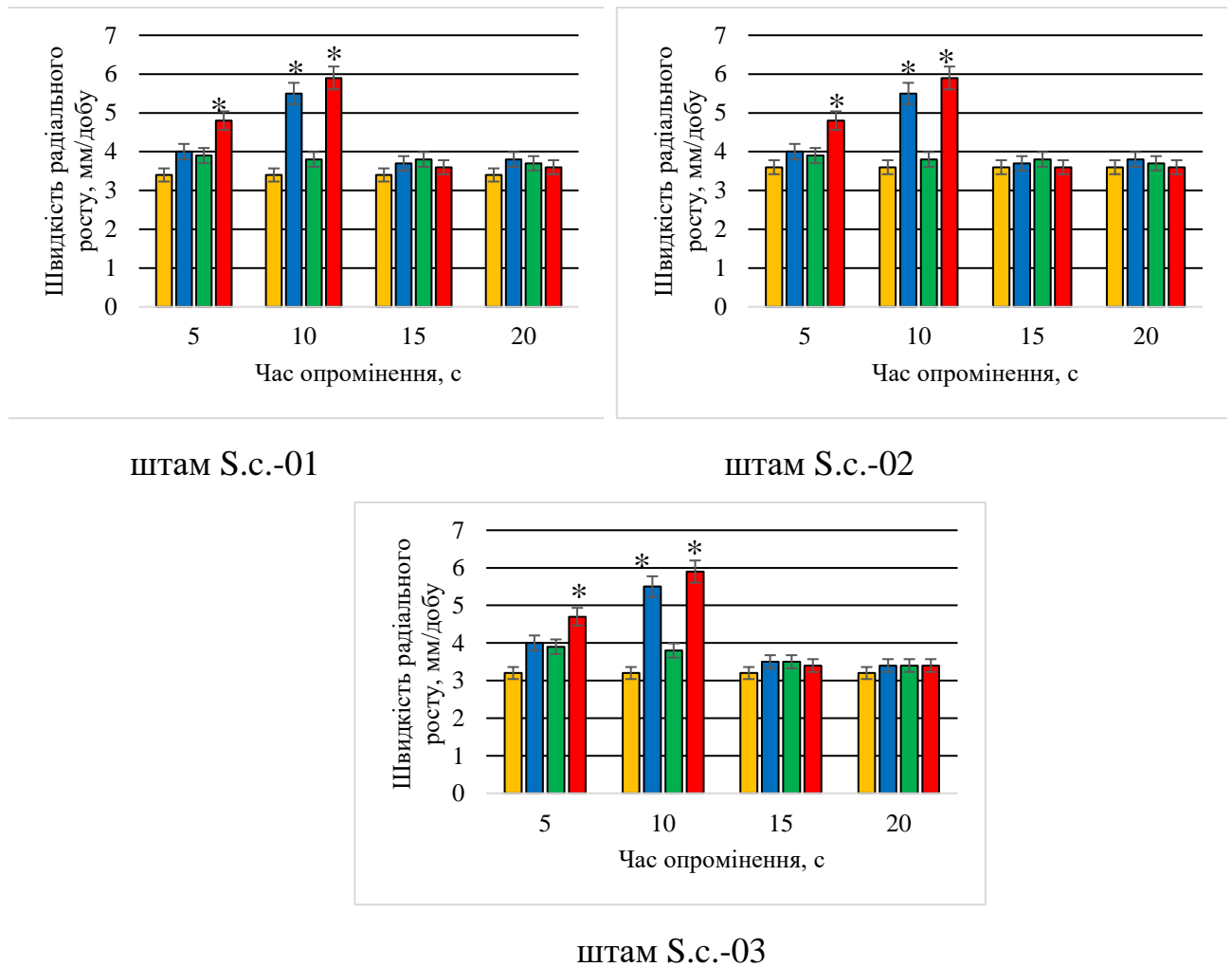


Рис. 3.3. Вплив лазерного опромінення на швидкість радіального росту міцелію гриба *Schizophyllum commune* на картопляно-глюкозному живильному середовищі: ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

У літературних джерелах відсутня інформація щодо вивчення впливу світла на ріст та біосинтетичну активність гриба *S. commune*. Отож, нами вперше отримані результати, які дають змогу стверджувати, що ефективним для усіх досліджених штамів цього виду є опромінення міцелію червоним та синім

світлом (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²).

Для штамів гриба *L. sulphureus* реакція міцелію на дію опромінення довжиною хвилі 532 нм протягом 10 с (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²) збігалася з реакцією штамів грибів *F. velutipes* та *P. ostreatus*, але швидкість росту у відсотковому співвідношенні дещо різнилася. За дії цього режиму опромінення швидкість радіального росту міцелію найбільше зросла для штаму Ls-16 – на 66,7±2,2 % більше за контроль, а найменше ріст міцелію збільшився для штаму Ls-17 – на 23,4±2,8 %, порівняно з контролем (рис. 3.4).

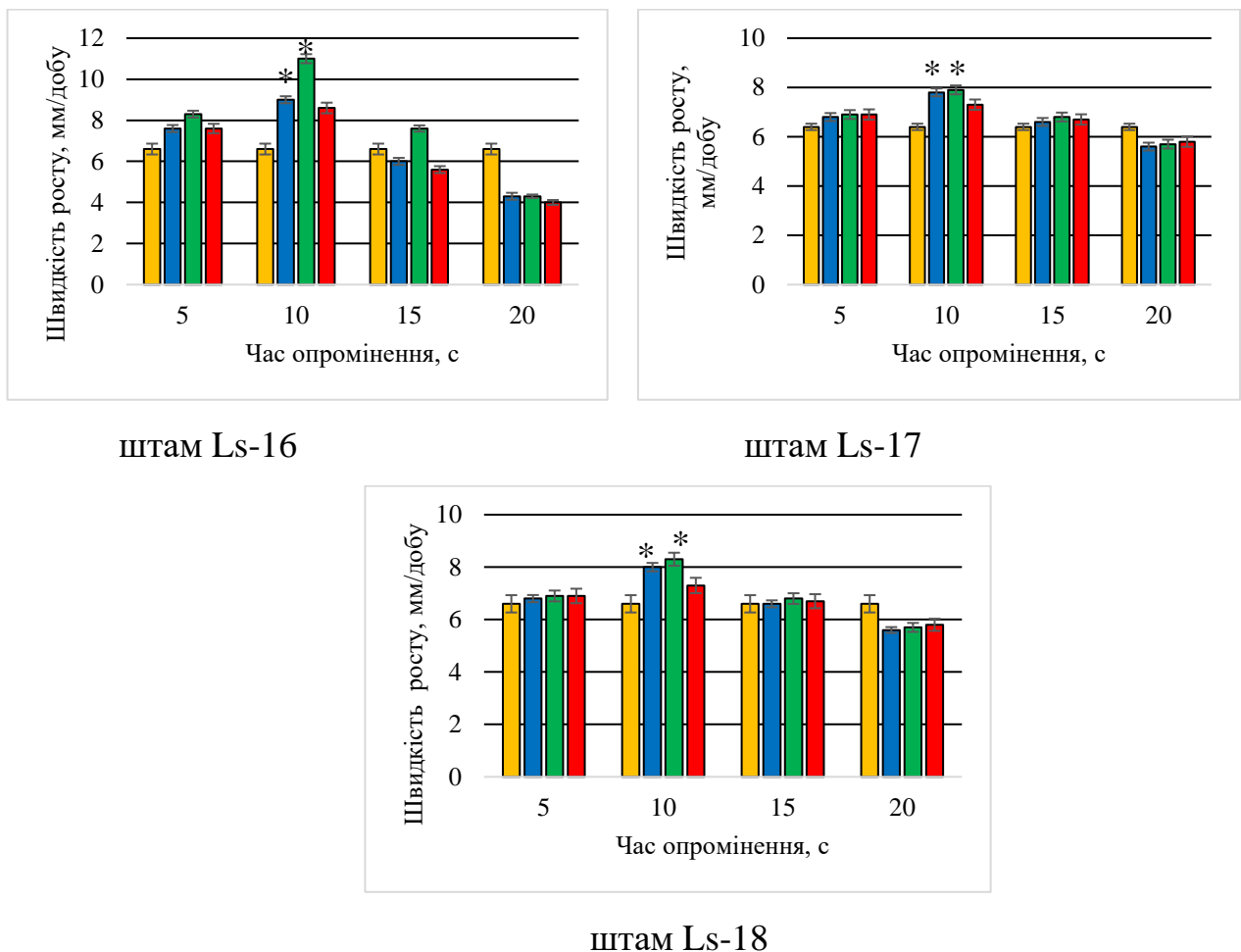


Рис. 3.4. Вплив лазерного опромінення на швидкість радіального росту міцелію гриба *Laetiporus sulphureus* на картопляно-глюкозному живильному середовищі: ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Лазерне опромінення синім світлом протягом 10 с також чинило стимулюючий вплив на ріст міцелію *L. sulphureus*, проте реакція міцелію була

трохи меншою, ніж для штамів *F. velutipes* та *S. commune*. Зокрема, швидкість росту для усіх досліджених штамів цього виду зростала в межах від $21,8 \pm 2,3$ % до $36,4 \pm 3,1$ %. Нами було відзначено для штамів гриба *L. sulphureus* реакцію міцелію також і на опромінення довжиною хвилі 635 нм протягом 10 с, проте вона була дещо меншою, порівняно з реакцією штамів видів *S. commune* та *P. ostreatus*. Зокрема, опромінення міцелію червоним світлом викликало зростання швидкості росту міцелію для усіх досліджених штамів *L. sulphureus* від $10,6 \pm 2,4$ % (штам Ls-18) до $30,3 \pm 1,8$ % (штам Ls-16) відповідно. Вперше лише для штаму Ls-16 гриба *L. sulphureus* нами була виявлена реакція міцелію одночасно на опромінення довжиною хвилі 405 нм, 532 нм та 635 нм протягом 5 с (енергетична доза опромінення $25,05$ мДж/см²). Зокрема, швидкість росту міцелію зростала від $15,1 \pm 2,1$ до $25,7 \pm 2$ % (рис. 3.4). Також лише для штамів гриба *L. sulphureus* нами встановлено, що опромінення довжиною хвилі 405 нм, 532 нм та 635 нм протягом 20 с, а для штаму Ls-16 опромінення синім та червоним світлом протягом 15 с, чинило інгібуючий вплив на ріст міцелію, відповідно швидкість росту була нижчою за контроль. Схожою для штамів гриба *L. Sulphureus*, порівняно з штамами видів *F. velutipes* та *S. commune*, є реакція на опромінення протягом 5 с (штами Ls-17 та Ls-18) та 15 с (крім штаму Ls-16) довжиною хвилі 405 нм, 532 нм та 635 нм. Зокрема, за дії цих режимів опромінення зростання швидкості росту, порівняно з контролем, не відбувалося (рис. 3.4). Оскільки в літературних джерелах відсутня інформація про вивчення впливу світла для даного виду гриба, відповідно нами вперше було встановлено, що лазерне опромінення міцелію зеленим та синім світлом ефективно впливає на ростові процеси штамів гриба *L. sulphureus*.

Згідно з даними літератури, дослідження впливу опромінення за допомогою світлодіодних лазерів червоного (635 нм) та синього (405 нм) світла з потужністю 100 мВт проводили на насінні рослин *Helianthus annuus* L., *Brassica napus* L., *Sinapis alba* (L.) Rabenh. Результати досліджень вказують на позитивний ефект лазерного опромінення довжиною хвилі 635 нм та 405 нм на

початкові етапи розвитку рослин. Доведено позитивний вплив червоного світла на ростові показники надземної частини вивчених рослин та вплив синього лазера на ріст кореневої системи рослин *Helianthus annuus*, *Brassica napus*, *Sinapis alba* (Приседський, Гутянська, 2017). Отже, довжина хвилі 405 нм та 635 нм позитивно впливали як на ріст грибного міцелію, так і на ріст рослин, що вказує на універсальність дії світла на клітини організму рослин та грибів.

Застосування LED лазерів дало змогу одержати статистично достовірні, відтворювані результати з впливу світла на швидкість росту міцелію штамів грибів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* при поверхневому культивуванні на агаризованому середовищі (КГА). Аналіз отриманих нами результатів дослідження дав змогу визначити реакцію різних штамів досліджених видів грибів на дію лазерного опромінення. Реакція різнилася залежно від виду гриба. Нами встановлено ефективні режими фотоактивації міцелію для стимуляції ростових процесів видів *F. velutipes* та *P. ostreatus*, причому для видів *L. sulphureus* та *S. commune* результати отримані нами вперше.

Для *P. ostreatus* ефективним є використання опромінення зеленим світлом (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²) – для штаму Р-6v швидкість радіального росту міцелію зросла на 47,9 %. Менш ефективним, порівняно з зеленим, було опромінення міцелію червоним світлом з такою ж енергією опромінення – швидкість росту міцелію збільшилася на 27 %. Для гриба *L. sulphureus* нами вперше було встановлено, що найефективнішим є опромінення зеленим світлом тривалістю 10 с – для штаму Ls-16 швидкість радіального росту міцелію зросла на 66,7 %. Для *F. velutipes* доцільно використовувати опромінення синім світлом з такою ж енергією опромінення – для штаму F-103 швидкість радіального росту міцелію зросла на 73,5 % та опромінення зеленим світлом – швидкість росту міцелію зросла до 67,6 %. Для лікарського гриба *S. commune* нами вперше отримані результати, які дають змогу стверджувати, що ефективним є опромінення міцелію червоним та синім світлом (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²) – для штаму S.c.-03 швидкість

радіального росту міцелію зросла на 71,8–84,3 %, порівняно з контролем. Для вищезгаданих видів та їхніх штамів було встановлено найкращу реакцію у відповідь на дію світла. Для інших досліджених видів та штамів зміна швидкості радіального росту була дещо меншою. Це, можливо, пояснюється індивідуальною реакцією штамів на дію світла певної довжини хвилі, яка пов'язана з їхніми біологічними особливостями, які сформувалися внаслідок тривалого впливу різних екологічних факторів. Отримані нами результати дослідження щодо впливу лазерного опромінення можна пояснити з погляду теорії про універсальні механізми фотоіндукції (Кару, 2008), відповідно до якої результатом первинних механізмів впливу лазерного випромінювання є зміна біохімічної активності та посилення генерації синглетного кисню та вивільнення NO, який є регулятором активності цитохром-с-оксидази у клітині. Крім того, включаються і вторинні механізми впливу опромінення, а саме зміни у клітинах, що відбуваються після поглинання кванта (фотона) світла. Вони пов'язані в основному із поглинанням світла у мітохондріях. Наслідком цього є зміни у гомеостазі самих клітин: зростання концентрації АТФ та Ca^{2+} , активізація Na^+ , K^+ -АТФ-ази і трансмембранних йонних потоків, крім того відбувається деполяризація мембрани клітини. Існує інший механізм, який, на нашу думку, більш точно може пояснювати вплив короткотривалого опромінення тривалістю 5–10 с. Зокрема встановлено, що вже через 2 хвилини після сигналу синього світла виявлено транскрипти. Sommer зі співавторами підраховали, що протягом 30 хвилин у *N. crassa* регулюються 60–80 генів (Sommer et al., 1989). Однак D. Tisch та M. Schmoll (Tisch, Schmoll, 2010) припускають, що ініціація транскрипції після освітлення вже починається набагато раніше – достатньо лише 2 с світла, щоб викликати споруляцію у *Trichoderma viride* Pers. Відповідно, транскрипція генів, що беруть участь у цьому процесі, запускалася лише двома секундами світла (Betina and Zajacova, 1978; Tisch, Schmoll, 2010). Крім того, досить широко досліджено роль фоторецепторного гена WC-1 у *N. crassa* при реакції його на світло (Lewis et al., 2002), і з'ясовано функції гомологів WC-1,

WC-2 і VVD в масштабі всього генома у *Trichoderma spp.* і *T. aroviride*. Показано, що ці гомологи регулюють експресію генів не тільки у відповідь на синє світло, але і на червоне світло, і що відповідні сигнальні шляхи взаємопов'язані (Tisch, Schmoll, 2010). Також дослідження циркадних ритмів в *N. crassa* показало, що процесинг та утворення рибосомальної РНК, а не лише транскрипція білок-кодуєчих генів, знаходяться під контролем циркадних ритмів, що показує досить цікавий механізм посттранскрипційної регуляції генів, які контролюються циркадними ритмами (Dong et al., 2008; Tisch, Schmoll, 2010). На підтвердження цього відкриття D. Tisch та M. Schmoll наводять дані про світлозалежний сплайсинг гена гідрофобіну (*tvsrh1*) *Trichoderma viride* (Vargovic et al., 2006; Tisch, Schmoll, 2010). Відповідно, враховуючи вищезазначене, ми можемо припустити, що фотостимуляція ростових процесів, яка викликана за допомогою короткочасного лазерного опромінення, відбувається завдяки активізації роботи відповідних генів, які і запускають інтенсифікацію процесів росту грибних клітин.

3.2. Морфологічні особливості міцеліальних колоній штамів *Pleurotus ostreatus*, *Flammulina velutipes*, *Schizophyllum commune* та *Laetiporus sulphureus* за дії лазерного опромінення

Результати дослідження морфології міцеліальних культур *P. ostreatus* показали, що усі досліджувані штами гриба утворювали пухнасті, ватно-шерстисті, щільні колонії білого кольору, край колонії дещо піднятий, реверзум збігається з кольором середовища. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію різного радіусу (8–20 мм), щільно притиснутого до субстрату. Зональність або слабо виражена або взагалі відсутня (таблиця у Додатку Б). Морфологічні особливості міцеліальних колоній штамів *P. ostreatus* на агаризованому живильному середовищі (КГА) за дії лазерного опромінення були характерні для морфології колоній міцелію цього виду гриба, відмінностей у відомих морфологічних характеристиках колоній *P. ostreatus* (Бухало, 1988) за дії лазерного опромінення нами не було виявлено (рис. 3.5а, 3.5б).

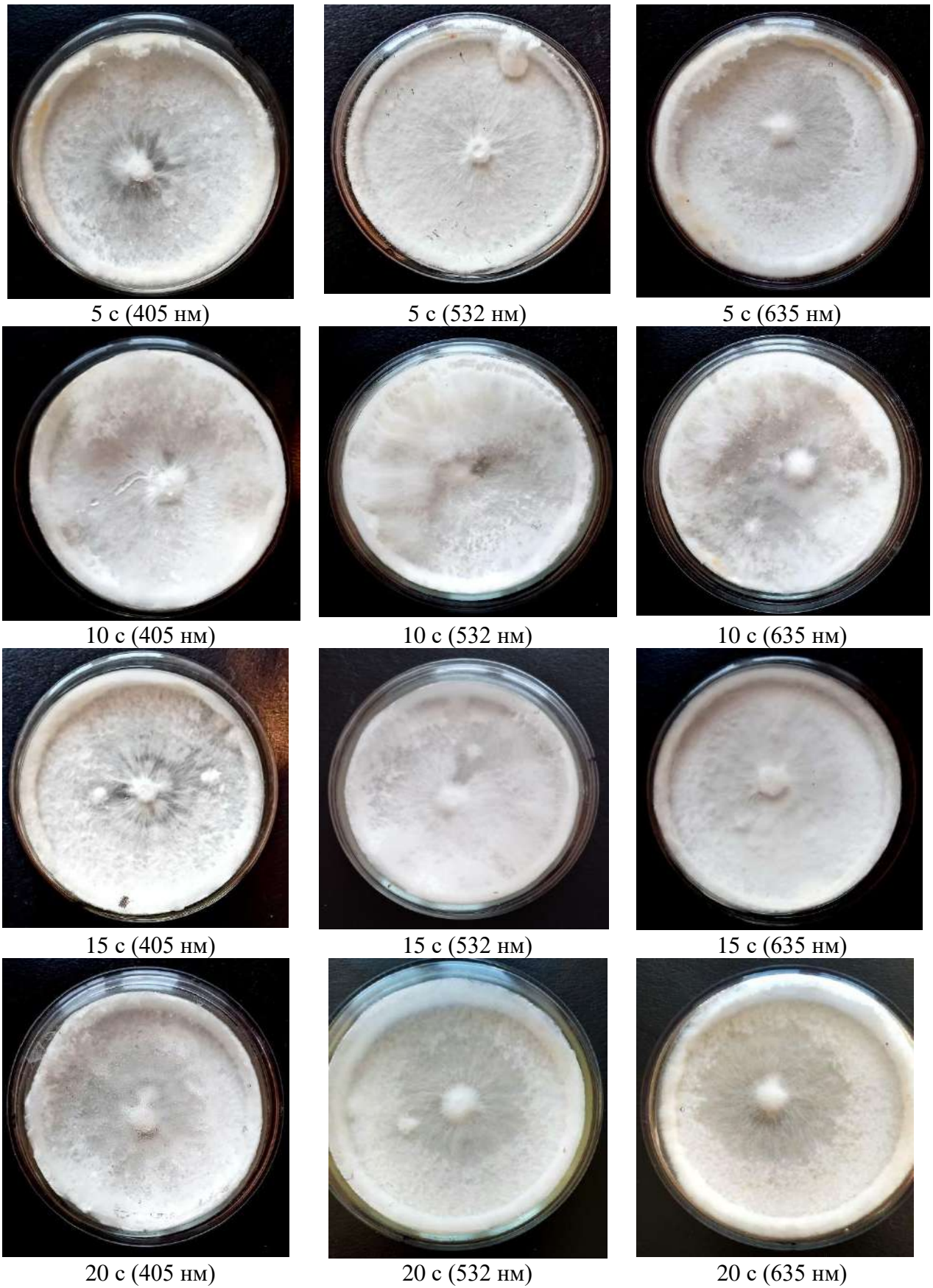


Рис. 3.5а. Колонії гриба *Pleurotus ostreatus* штам Р-6v на агаризованому живильному середовищі (КГА) (12 доба) за дії лазерного опромінення



Контроль (без опромінення)

Рис. 3.5б. Колонії гриба *Pleurotus ostreatus* штам Р-6v на агаризованому живильному середовищі (КГА) (12 доба) за дії лазерного опромінення

Результати дослідження морфології міцеліальних культур *F. velutipes* показали, що для усіх досліджених штамів гриба на живильному середовищі міцелій розростається рівномірно. Субстратні і повітряні гіфи розвивалися одночасно. Субстратні гіфи були розвинуті краще за повітряні. Колонії гриба мали майже завжди зубчастий (рівний) повстистий край колонії, в центрі були більш щільними. Останнє пов'язане з додатковим розгалуженням і ростом гіф близько місця інокуляції, і не є наслідком умов культивування. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, забарвлювався до світло-коричневого, починаючи з центра колонії. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм (таблиця у Додатку В). Морфологічні особливості міцеліальних колоній штамів *F. velutipes* на агаризованому живильному середовищі (КГА) за дії лазерного опромінення були характерні для морфології колоній міцелію цього виду гриба. Отже, відмінностей у відомих морфологічних характеристиках колоній *F. velutipes* (Бухало, 1988) нами не було виявлено. Відповідно, опромінення не здійснювало впливу на морфологію досліджених нами міцеліальних колоній штамів *F. velutipes* (рис. 3.6а, 3.6б).

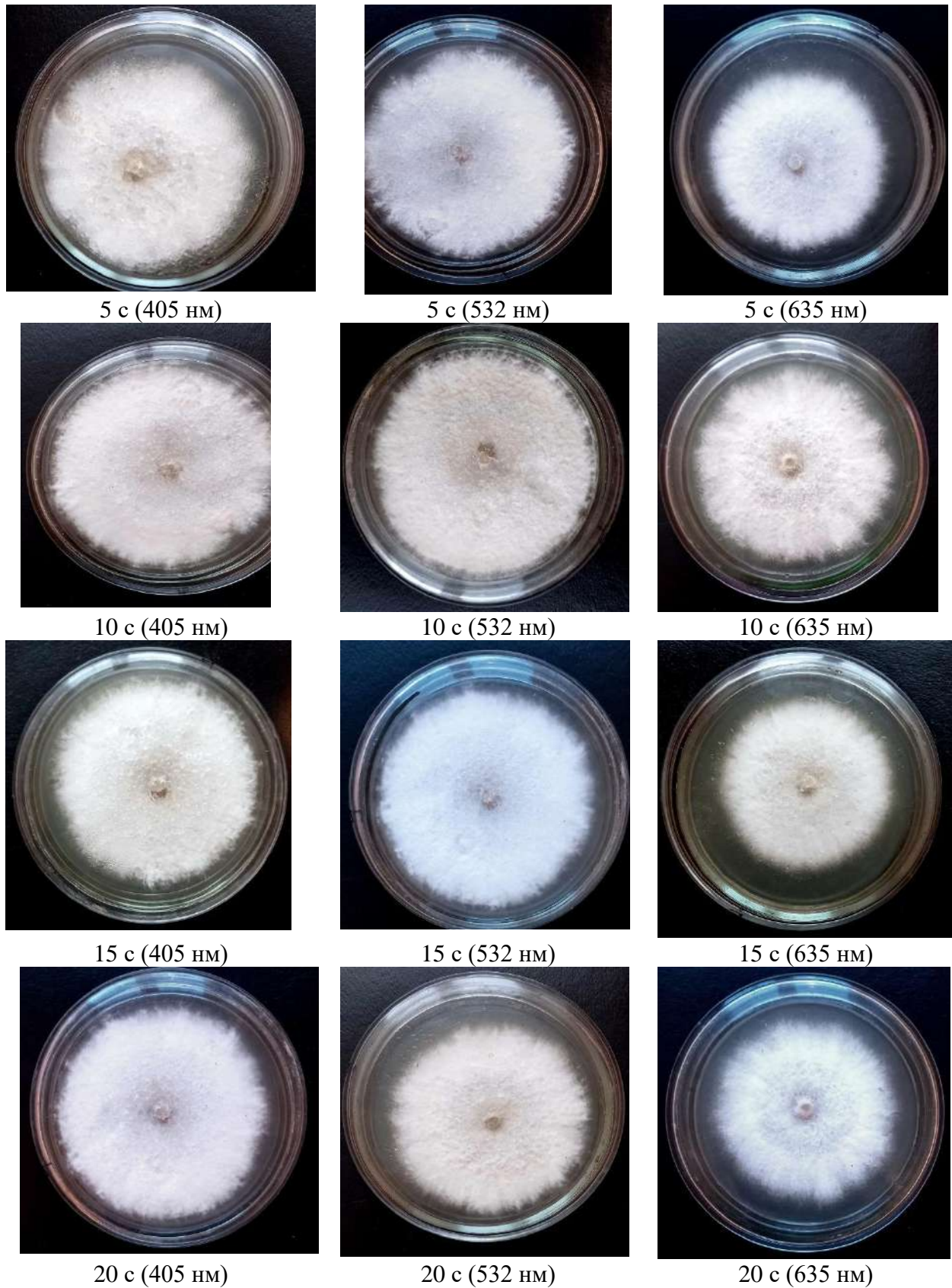


Рис. 3.6а. Колонії гриба *Flammulina velutipes* штам F-107 на агаризованому живильному середовищі (КГА) (12 доба) за дії лазерного опромінення



Контроль (без опромінення)

Рис. 3.6б. Колонії гриба *Flammulina velutipes* штам F-107 на агаризованому живильному середовищі (КГА) (12 доба) за дії лазерного опромінення

Результати дослідження морфології міцеліальних культур *S. commune* показали, що усі досліджувані штами гриба утворювали перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища колонії з високим, пухнастим повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм (рис. 3.7а, 3,7б). Реверзум колонії у всіх досліджених штамів *S. commune* був однаковим, пігментації у товщу живильного середовища не відбувалося (таблиця у Додатку Г). Морфологічні особливості міцеліальних колоній штамів *S. commune* на агаризованому живильному середовищі (КГА) за дії лазерного опромінення були характерні для морфології колоній міцелію цього виду гриба та збігаються з дослідженнями інших вчених. Зокрема, у дослідженнях В. М. Ліновицької та L. Sigler зі співавторами штами *S. commune* утворювали досить схожі пухнасті колонії білого кольору на середовищі КГА у діапазоні температур від 25 °C до 43 °C (Diagnostic..., 1995; Ліновицька, 2020). Відомо, що міцелій *S. commune* під час культивування *in vitro* має здатність утворювати плодові тіла на агаризованих живильних середовищах (Бухало, 1988; Diagnostic..., 1995). Нами було виявлено, що опромінений міцелій (крім контролю та опромінення протягом 20 с (532 нм) починав формувати примордії вже на 7–8 добу культивування. Примордії у контролі та варіанті опромінення протягом 20 с світлом довжиною хвилі 532 нм починали утворюватися лише на

16–18 добу культивування (рис. 3.7а, 3,7б), що збігається з даними інших вчених. Зокрема у дослідженнях В. М. Ліновицької на середовищах СА, ГПС та КГА появу примордіїв спостерігали вже на 10–14-ту добу за 20 °С та на 12–18-ту добу за 28 °С (Ліновицька, 2020). Отже, опромінення не здійснювало впливу на морфологію міцеліальних колоній штамів *S. commune*, проте майже у всіх варіантах досліду (крім контролю та опромінення протягом 20 с (532 нм)) пришвидшувало процес утворення примордіїв (рис. 3.7а, 3,7б).

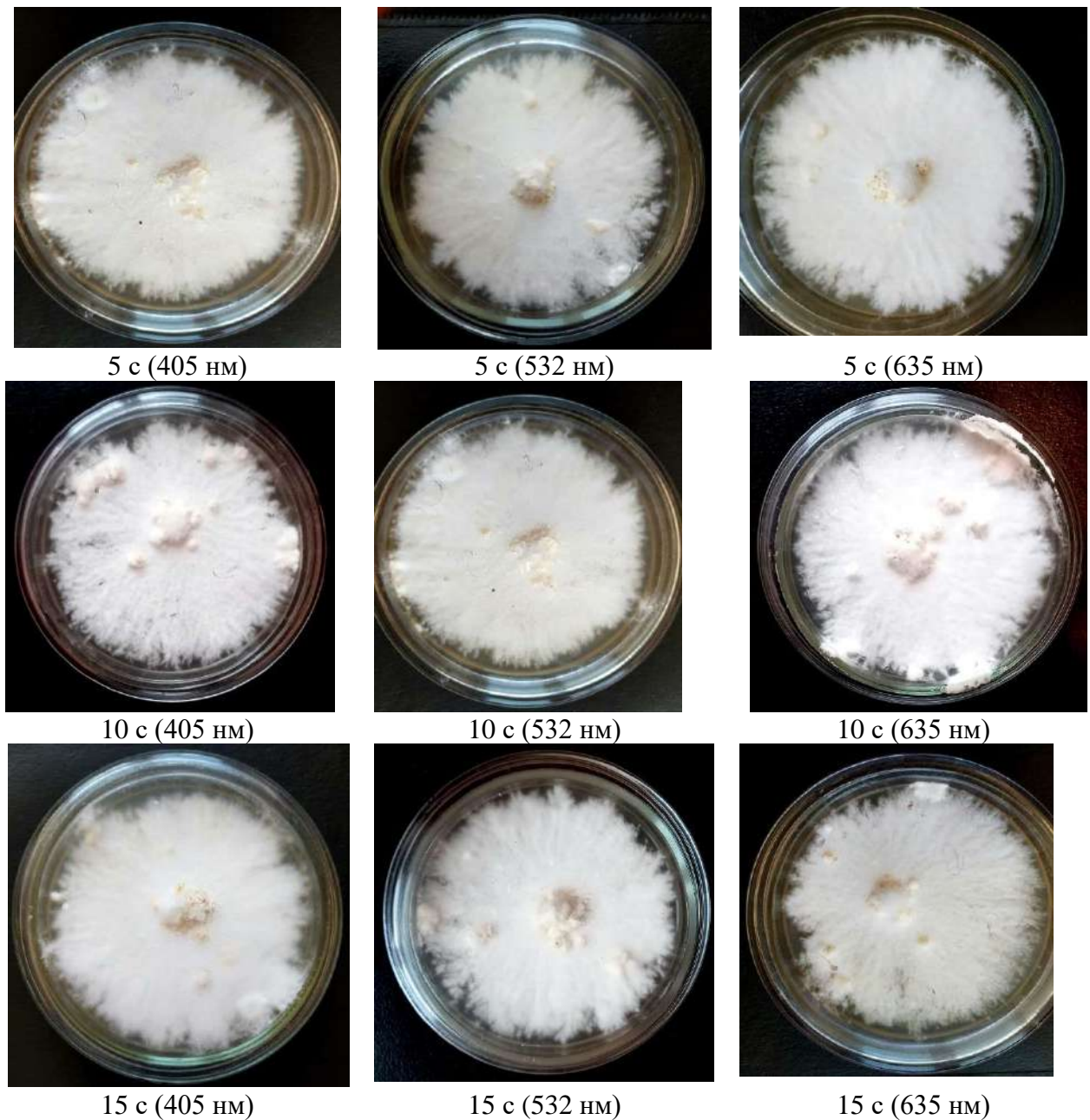


Рис. 3.7а. Колонії гриба *Schizophyllum commune* штам S.c.-03 на агаризованому живильному середовищі (КГА) (12 доба) за дії опромінення

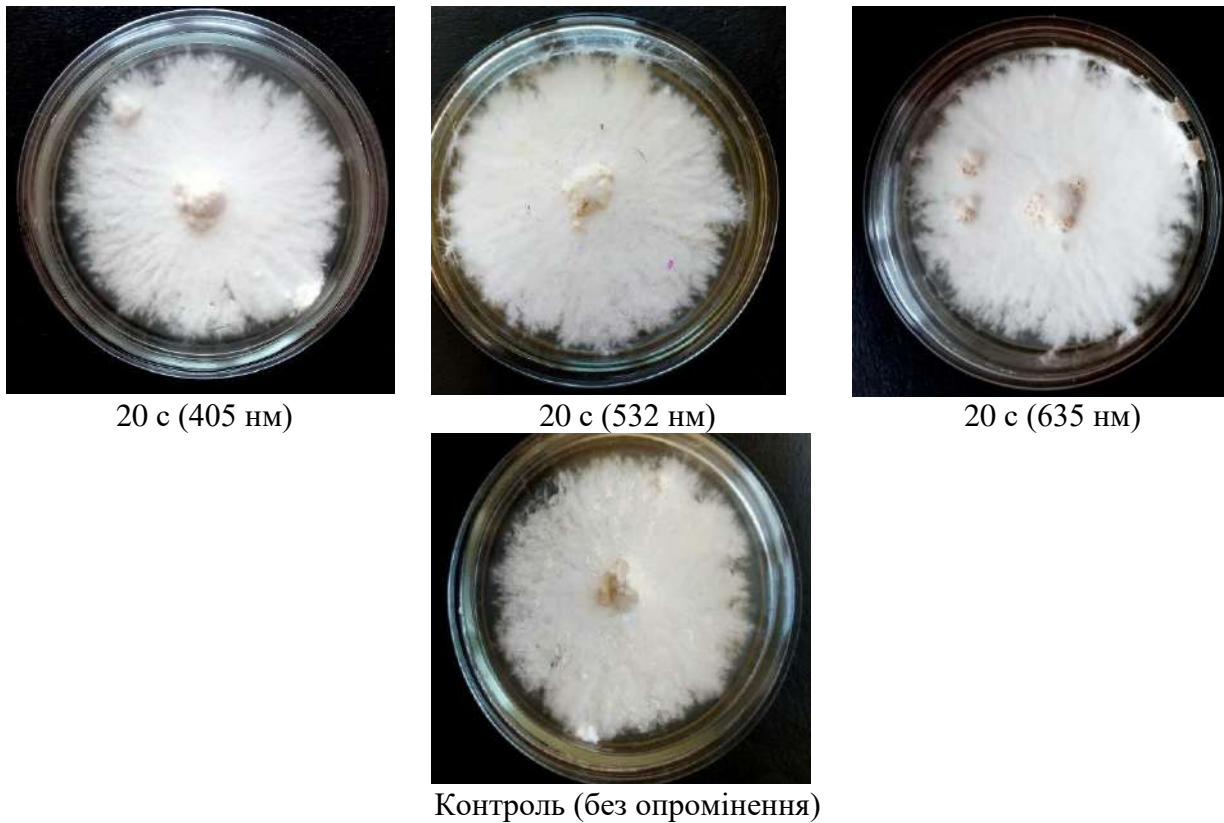


Рис. 3.76. Колонії гриба *Schizophyllum commune* штам S.c.-03 на агаризованому живильному середовищі (КГА) (12 доба) за дії опромінення

Згідно з даними літератури, міцеліальні колонії гриба *L. sulphureus* за характером поділяють на три типи: шерстистий, пластівчастий з гіфальними пучками та повстяно-борошнистий (Stalpers, 1978; Sashenkova et al., 2005; Озерова, 2006). Для усіх досліджених нами штамів *L. sulphureus* був характерний повстяно-борошнистий тип колоній. За кольоровою шкалою Бондарцева (Bondartsev, 1954) для штамів *L. sulphureus* було встановлено блідо-пісочне забарвлення міцелію. Інокулюм та центральна зона колонії навколо нього за дії опромінення довжиною хвилі 532 нм протягом 10 с утворювали більш щільний та високий міцелій, забарвлений в блідо-пісочний колір. Далі від центру інокулюму (лише для штаму штаму Ls-16) до краю колонії розходилися концентричні кола менш щільного та більш високого міцелію, забарвлення якого було світлішим, ближче до світло-кремового кольору. Субстратний міцелій по краю колонії був світло-кремового кольору. Колонії міцелію за дії опромінення червоним та синім протягом 5 та 10 с та зеленим світлом протягом 5 с мали слабо

виражену концентричну зональність та досить щільний шар міцелію ближче до центру інокулюму, а край колонії міцелію був менш щільним та блідо забарвленим. У варіанті, міцелій якого опромінювали світлом довжиною хвилі 635 нм протягом 5 с забарвлення було світло-кремового кольору (рис. 3.8а, 3,8б).

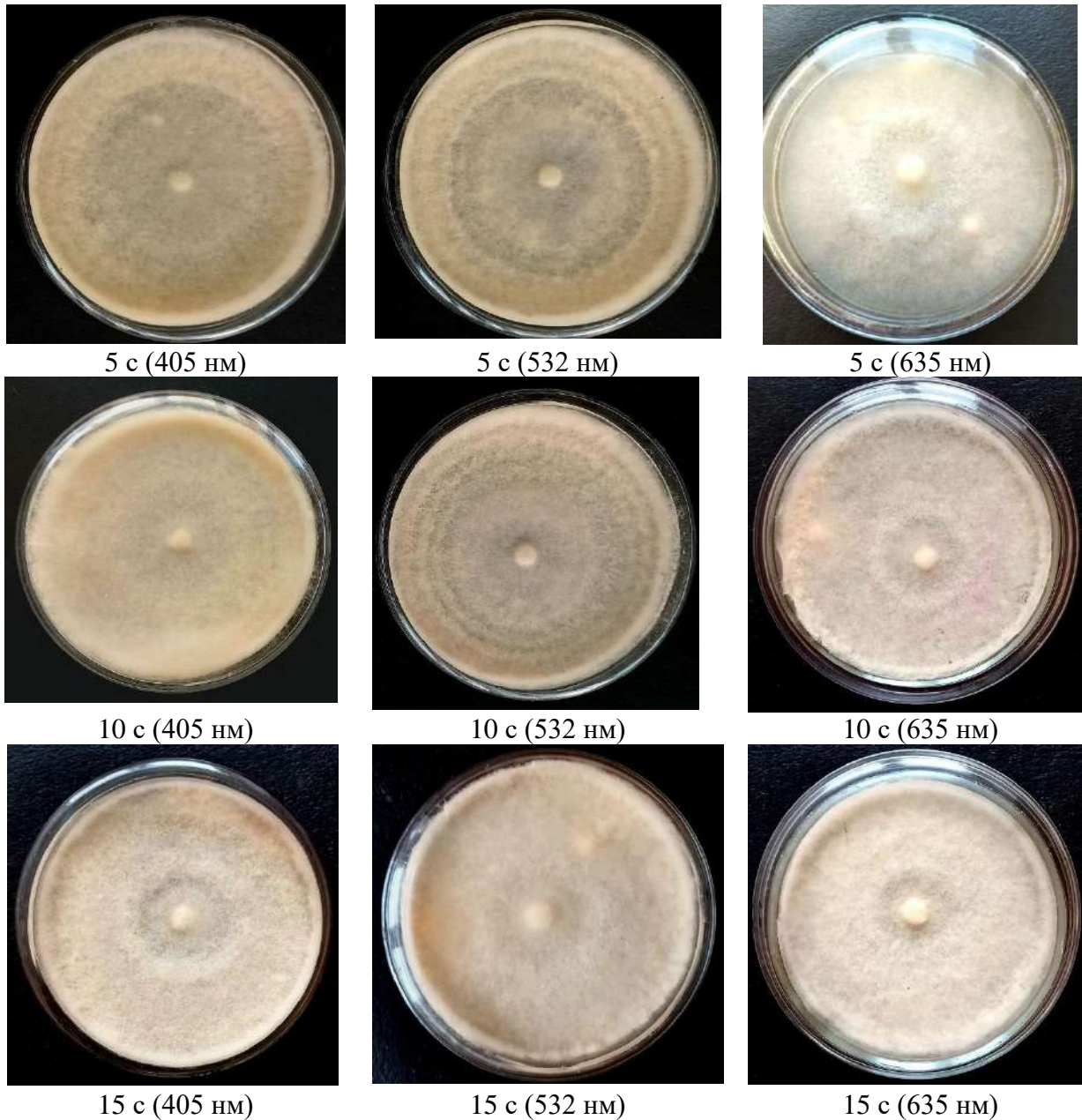


Рис. 3.8а. Колонії гриба *Laetiporus sulphureus* штам Ls-16 на

агаризованому живильному середовищі (КГА) (12 доба) за дії лазерного опромінення

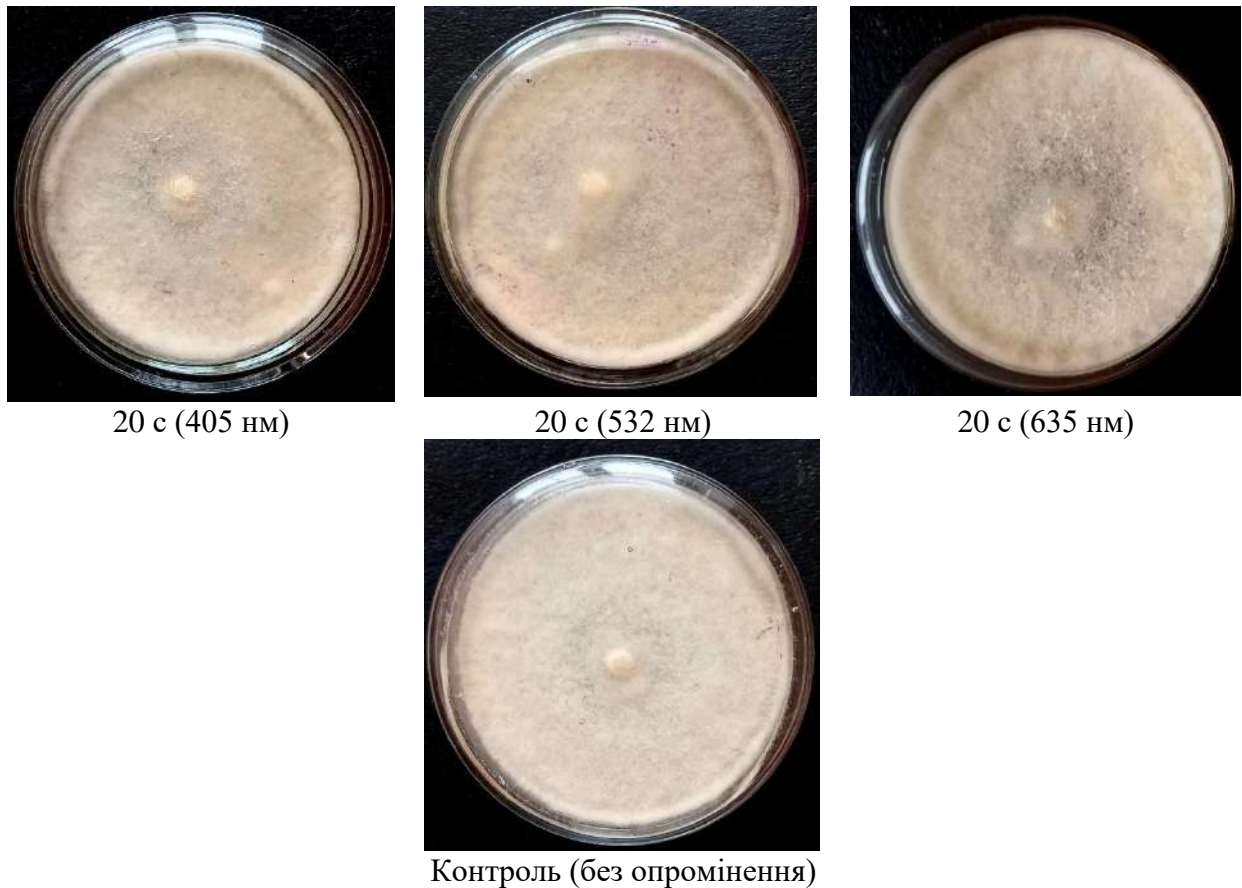


Рис. 3.8б. Колонії гриба *Laetiporus sulphureus* штам Ls-16 на агаризованому живильному середовищі (КГА) (12 доба) за дії лазерного опромінення

У контрольному варіанті досліду та за дії опромінення міцелію протягом 20 с зональність колонії не була помічена. Реверзум колонії у всіх досліджених штамів *L. sulphureus* був однаковим, пігментації у товщу живильного середовища не відбувалося (таблиця у Додатку Д). Морфологічні особливості міцеліальних колоній штамів *L. sulphureus* на агаризованому живильному середовищі (КГА) були типовими для цього виду і відповідали описаним в літературі (Дзигун, 2020; Sashenkova et al., 2005; Ozerova, 2006).

Отже, результати дослідження впливу лазерного опромінення на морфологічні характеристики колоній *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune* показують, що за дії опромінення нами не було виявлено особливих відмінностей. Відповідно, використане нами світло не здійснювало впливу на зміну морфології міцелію досліджених нами штамів видів

F. velutipes, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune*.

3.3. Вплив концентрації глюкози на фотоіндуковану стимуляцію швидкості радіального росту міцелію

Оскільки концентрація основних елементів живлення значною мірою впливає на інтенсивність росту грибів, нами вперше було вивчено швидкість радіального росту міцелію культивованого поверхнево за дії опромінення синім, зеленим та червоним світлом на середовищах з різними концентраціями глюкози (10, 8, 6 і 4 г/дм³) (рис. 3.9–3.12). Враховуючи результати, наведені у розділі 3.1, для всіх подальших досліджень була обрана енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см² (тривалість опромінення 10 с). Контролем був неопромінений міцелій, культивований на живильному середовищі з концентрацією 10 г/дм³. Для вивчення впливу концентрації глюкози на фотоіндуковану стимуляцію швидкості радіального росту міцелію було відібрано штами видів (*F. velutipes* F-107, *L. sulphureus* Ls-16, *P. ostreatus* P-6v, *S. commune* S.c.-03), міцелій яких, згідно з результатами дослідження (представлені у розділі 3.1), показав найкращу реакцію у відповідь на дію опромінення.

Швидкість росту *P. ostreatus* штаму P-6v на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³ склала 4,8±0,6 мм/добу, за зменшення концентрації глюкози до 8 г/дм³ швидкість росту зменшувалася до 3,4±0,7 мм/добу (майже на 30 %). Проте використання зеленого світла для короточасної активації посівного міцелію приводило до нівелювання негативного ефекту, викликаного зменшенням концентрації глюкози на 20 % (з 10 г/дм³ до 8 г/дм³). Ба більше, швидкість росту міцелію *P. ostreatus* P-6v збільшувалася, порівняно з контролем на 29,2 %. Необхідно зазначити, що хоча швидкість росту міцелію *P. ostreatus* P-6v за умов дії зеленого світла була більшою на середовищі з 10 г/дм³, ніж з 8 г/дм³, і відповідно становила 7,1±0,4 мм/добу, проте відгук на цей стимул був більший на середовищі зі зниженою концентрацією глюкози (рис. 3.9). Швидкість росту за дії червоного світла на середовищі зі зниженою на 20 % концентрацією глюкози склала 5,4±0,4 мм/добу, що також на 12,5 % більше за

контроль, проте менше за ріст міцелію на середовищі з 10 г/дм³ глюкози. Опромінення синім світлом викликало зростання швидкості росту міцелію лише на 4,1 %, порівняно з контролем, проте вона була меншою на 9,1 % за цей показник на середовищі з 10 г/дм³ глюкози. Проте варто зазначити, що реакція на дію опромінення була кращою на середовищі зі зниженою концентрацією глюкози (рис. 3.9). Швидкість росту міцелію *P. ostreatus* P-6v на середовищі з концентрацією глюкози (6 г/дм³ та 4 г/дм³) була ще меншою, порівняно з контролем, та становила відповідно 2,6±0,3 мм/добу та 1±0,5 мм/добу. Відгук міцелію на опромінення довжиною хвилі 405 нм, 532 нм та 635 нм був незначний. Відповідно швидкість росту опроміненого міцелію на середовищах з концентрацією глюкози 6 г/дм³ та 4 г/дм³ майже не змінювалася, проте, порівняно з контролем, вона знижувалася на 29,2–33,3 % (6 г/дм³) та на 73–75 % (4 г/дм³) (рис. 3.9).

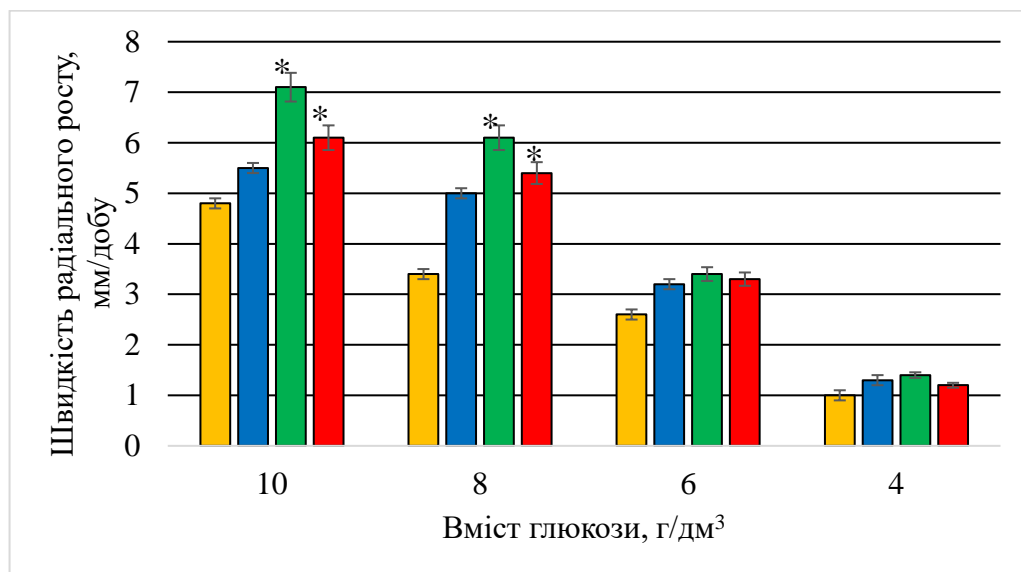


Рис. 3.9. Вплив концентрації глюкози на швидкість радіального росту міцелію *Pleurotus ostreatus* P-6v за різних спектрів опромінення на середовищі КГА: ■— без опромінення; ■— 405 нм; ■— 532 нм; ■— 635 нм. * – P<0,05, порівняно з контролем

Для *F. velutipes* F-107 швидкість росту міцелію на середовищі з концентрацією глюкози 8 г/дм³ склала 2,7±0,3 мм/добу, що на 17,7 % менше, порівняно з контролем, де швидкість росту становила 3,4±0,2 мм/добу.

Використання середовища КГА з концентрацією глюкози 8 г/дм^3 у комплексі з опроміненням довжиною хвилі 405 нм збільшило швидкість росту міцелію на $44,1 \%$ відповідно до контролю. Проте швидкість росту опроміненого міцелію на середовищі з 10 г/дм^3 глюкози була більшою, і відповідно становила $5,9 \pm 0,4 \text{ мм/добу}$ (рис. 3.10). Швидкість росту міцелію за дії опромінення довжиною хвилі 532 нм також зростала, порівняно з контролем, на $29,4 \%$. Але ріст опроміненого міцелію на середовищі з 10 г/дм^3 глюкози був кращим, відповідно швидкість росту склала $5,7 \pm 0,5 \text{ мм/добу}$. Реакція на опромінення довжиною хвилі 635 нм була незначною, відповідно відбулося зростання швидкості росту міцелію, порівняно з контролем, лише на $8,8 \%$, що майже не відрізняється від росту опроміненого міцелію на середовищі з 10 г/дм^3 глюкози, де швидкість росту становила $3,9 \pm 0,4 \text{ мм/добу}$ (рис. 3.10).

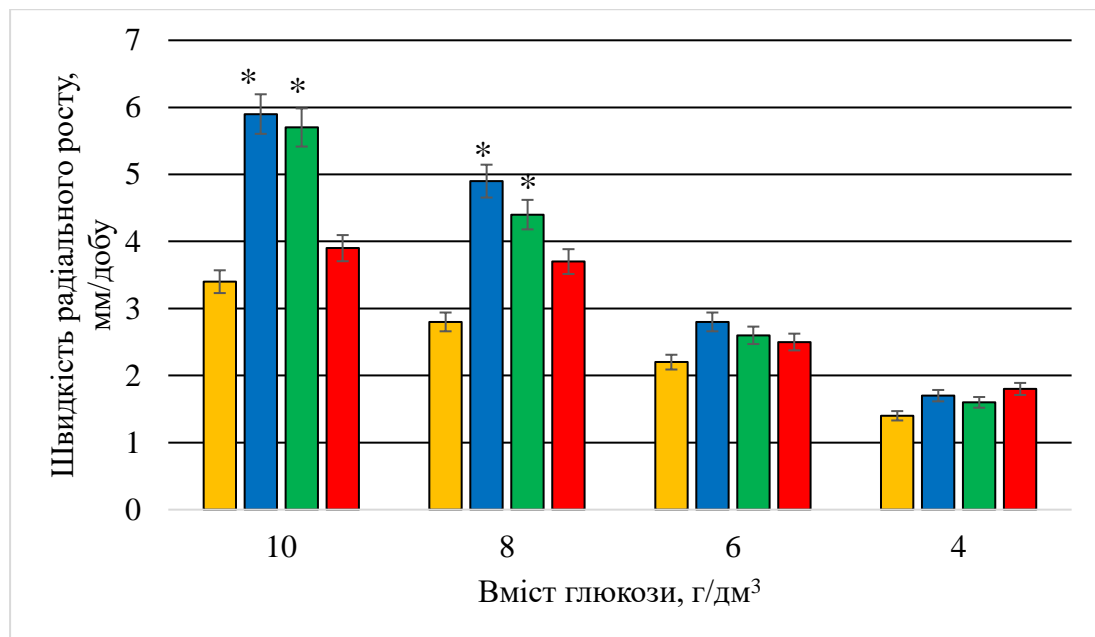


Рис. 3.10. Вплив концентрації глюкози на швидкість радіального росту міцелію *Flammulina velutipes* F-107 за різних спектрів опромінення на середовищі КГА: ■ – без опромінення; ■ – 405 нм ; ■ – 532 нм ; ■ – 635 нм . * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Використання середовища КГА з концентрацією 6 г/дм^3 у комплексі з лазерним опромінення міцелію червоним, синім та зеленим світлом призвело до зменшення швидкості росту на $17,7\text{--}26,5 \%$, порівняно з контролем, а швидкість

росту міцелію, який культивували на середовищі з 4 г/дм^3 глюкози у поєднанні з опроміненням, була нижчою на 47,1–50 % відповідно, порівняно з контролем (рис. 3.10).

Для штаму *L. sulphureus* Ls-16 була відзначена схожа, порівняно з штамами видів *F. velutipes* та *P. ostreatus*, закономірність щодо зменшення швидкості росту міцелію на середовищі зі зниженою концентрацією глюкози. Зокрема, швидкість росту *L. sulphureus* Ls-16 на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм^3 становила $6,6 \pm 0,4$ мм/добу, на середовищі з концентрацією глюкози 8 г/дм^3 – $4 \pm 0,5$ мм/добу, а на середовищах з концентрацією глюкози 6 та 4 г/дм^3 швидкість росту склала $2,8 \pm 0,4$ мм/добу та $1,6 \pm 0,5$ мм/добу відповідно (рис. 3.11).

Так само, як і для штамів попередніх видів (*F. velutipes* та *P. ostreatus*), лазерне опромінення усувало негативний ефект, пов'язаний зі зниженням концентрації глюкози. Зокрема, для штаму *L. sulphureus* Ls-16 використання опромінення міцелію зеленим світлом на середовищі з 8 г/дм^3 глюкози збільшувало швидкість росту міцелію на 19,6 %, порівняно з контролем. Але швидкість росту опроміненого міцелію на середовищі з 10 г/дм^3 глюкози була більшою і становила $11 \pm 0,6$ мм/добу (рис. 3.11). Лазерне опромінення синім світлом збільшило швидкість росту міцелію, порівняно з контролем, на 12,1 %, але, порівняно з ростом опроміненого міцелію на середовищі з 10 г/дм^3 глюкози, це значення було на 24,2 % меншим. Швидкість росту міцелію, опроміненого червоним світлом, на середовищі з 8 г/дм^3 глюкози становила $7 \pm 0,4$ мм/добу, що на 24,2 % менше за ріст міцелію на середовищі з 10 г/дм^3 глюкози (рис. 3.11). Відповідно, використання середовища КГА з 6 г/дм^3 глюкози у поєднанні з лазерним опроміненням міцелію червоним, синім та зеленим світлом знижувало швидкість росту міцелію, порівняно з контролем, на 42,5–45,5 %. А швидкість росту опроміненого міцелію, який культивували на середовищі з 4 г/дм^3 глюкози, також була нижчою на 63,6–66,7 % відповідно до контролю (рис. 3.11).

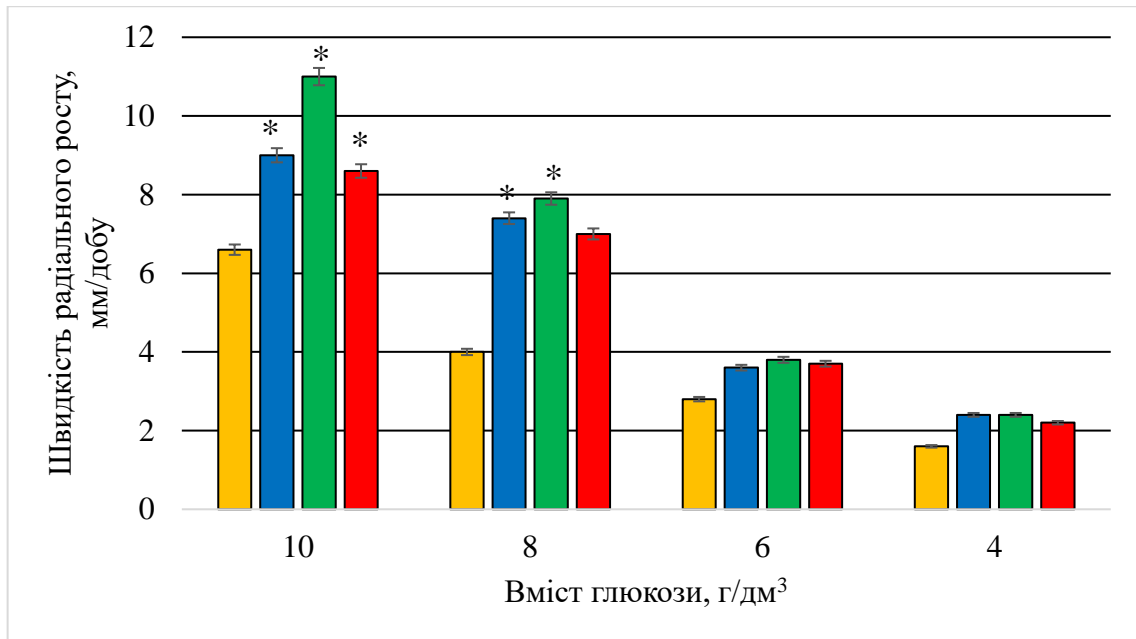


Рис. 3.11. Вплив концентрації глюкози на швидкість радіального росту міцелію *Laetiporus sulphureus* Ls-16 за різних спектрів опромінення на середовищі КГА: ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для штаму гриба *S. commune* S.c.-03 використання опромінення червоним, синім та зеленим світлом також нівелювало негативний вплив, який пов'язаний зі зниженням концентрації глюкози у середовищі. Зокрема, використання середовища з 8 г/дм³ глюкози у комплексі з опроміненням червоним світлом, порівняно з контролем, збільшило швидкість радіального росту міцелію на 87,5 %, крім того, цей показник був на 3,1 % більшим за швидкість росту опроміненого міцелію на середовищі, яке містило на 20 % більше глюкози (10 г/дм³) (рис. 3.12). Швидкість росту міцелію, опроміненого синім світлом, який культивували на середовищі з 8 г/дм³ глюкози, склала $4,3 \pm 0,6$ мм/добу, що на 34,4 % більше за контроль. Проте, швидкість росту опроміненого міцелію, який ріс на середовищі з 10 г/дм³ глюкози, становила $5,5 \pm 0,5$ мм/добу, а це на 37,5 % більше, порівняно з $4,3 \pm 0,6$ мм/добу (рис. 3.12). Опромінення зеленим світлом викликало зростання швидкості росту міцелію, культивованого на середовищі з 8 г/дм³ глюкози, на 21,8 % відповідно до

контролю. Цей показник також перевищував на 3,2 % швидкість росту опроміненого міцелію, який культивували на середовищі з більшою на 20 % концентрацією глюкози. Використання середовища КГА з концентрацією 6 г/дм³ у комплексі з лазерним опромінення міцелію червоним світлом збільшило швидкість росту міцелію на 15,6 %, порівняно з контролем. Проте, порівнюючи дані швидкості росту опроміненого з неопроміненим міцелієм, який культивували на середовищі з концентрацією глюкози 8 г/дм³, бачимо, що швидкість росту значно зростає – на 130,7 % (червоне світло), на 65,3 % (синє світло) та на 50 % (зелене світло) (рис. 3.12). Швидкість росту міцелію, опроміненого синім світлом, який також культивували на середовищі з 6 г/дм³ глюкози, зросла на 6,2 %, порівняно з контролем. Швидкість росту міцелію, який опромінювали зеленим світлом та культивували на середовищі з 6 г/дм³ глюкози, була меншою на 18,8 %, порівняно з контролем. Порівнюючи дані швидкості росту опроміненого зеленим світлом з неопроміненим міцелієм, який культивували на середовищі з концентрацією глюкози 6 г/дм³, бачимо зростання швидкості росту на 30 % (рис. 3.12). А використання середовища КГА з концентрацією глюкози 4 г/дм³ у комплексі з опроміненням знижувало швидкість росту міцелію на 12,5 % (для червоного світла) та на 25 % для синього та зеленого світла. Порівнюючи дані швидкості росту опроміненого червоним світлом з неопроміненим міцелієм, який культивували на середовищі з концентрацією глюкози 4 г/дм³, встановлено зростання швидкості росту на 75 % (рис. 3.12). Для гриба *S. commune* S.c.-03 відгук на дію опромінення також був значно кращим на середовищі зі зниженою концентрацією глюкози. Відповідно, зменшення концентрації глюкози у середовищі сприяє зростанню фотостимулюючого ефекту (рис. 3.12).

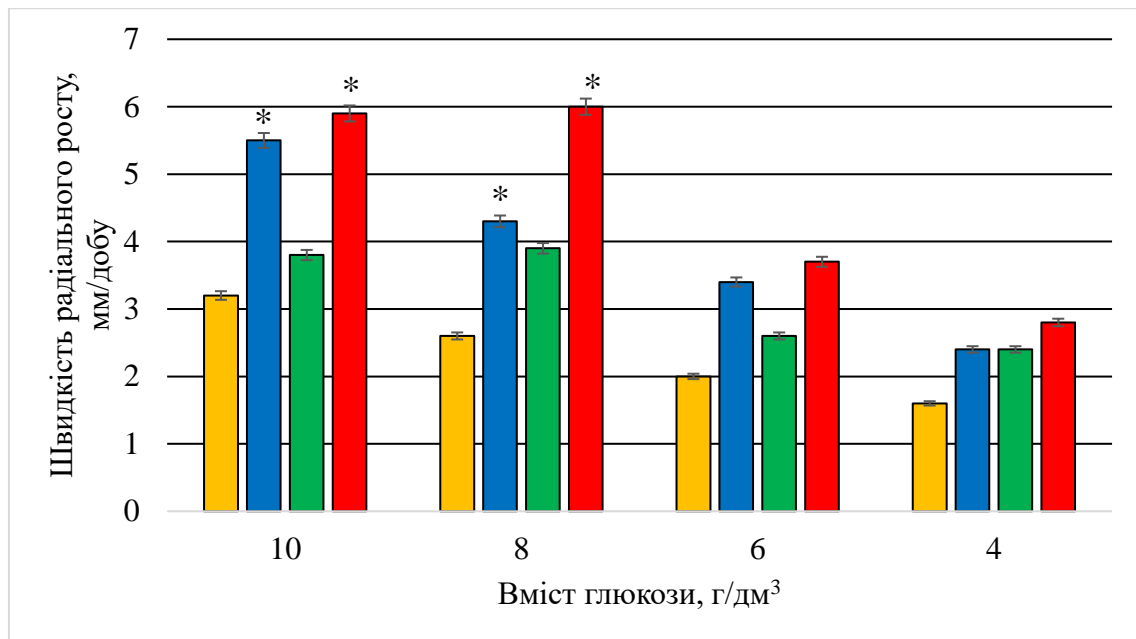


Рис. 3.12. Вплив концентрації глюкози на швидкість радіального росту міцелію *Schizophyllum commune* S.c.-03 за різних спектрів опромінення на середовищі КГА: ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Результати проведених нами досліджень показують, що використання середовища КГА з концентрацією глюкози 8 г/дм³ у комплексі з лазерним опроміненням червоним, синім та зеленим світлом з енергією опромінення 51,1 мДж/см² дає змогу підвищити середню швидкість радіального росту міцелію всіх досліджених штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune*, порівняно з неопроміненим контролем. Але швидкість росту для *F. velutipes*, *L. sulphureus* та *P. ostreatus* є нижчою за ріст міцелію, культивованого на середовищі (10 г/дм³ глюкози). А для штаму *S. commune* ефективним було використання середовища КГА з концентрацією глюкози 8 г/дм³ (замість 10 г/дм³ у контролі) у комплексі з опроміненням червоним світлом – швидкість радіального росту міцелію зросла на 87,5 %, що на 3,1 % більше за ріст міцелію на середовищі, яке містить на 20 % глюкози більше. Варто зазначити, що, порівнюючи швидкість росту опроміненого з неопроміненим міцелієм гриба *S. commune*, який культивували за однакових умов на

середовищах зі зниженою концентрацією глюкози (8 та 6 г/дм³), бачимо, що швидкість росту значно зростає – більше ніж під час використання середовища КГА з концентрацією глюкози 10 г/дм³. Це також простежується для міцелію гриба *L. sulphureus*, але за використання середовища з концентрацією глюкози 8 г/дм³ лише для зеленого світла. Відповідно, зниження концентрації глюкози сприяє значному зростанню фотостимулюючого ефекту для видів *L. sulphureus* та *S. commune*.

Враховуючи вищезазначене, можна зробити висновок, що лазерне опромінення приводить до змін трофіки досліджених базидієвих грибів та покращує ефективність споживання глюкози на середовищах, де концентрація глюкози була нижчою. Це дає змогу, використовуючи оптимальний для кожного виду гриба режим опромінення, значною мірою збільшити середню швидкість радіального росту міцелію, за меншої концентрації глюкози у живильному середовищі. Проте, лише для дослідженого штаму *S. commune* використання середовища з концентрацією глюкози 8 г/дм³ у комплексі з лазерним опроміненням червоним світлом є найефективнішим, порівняно з іншими варіантами дослідів.

3.4. Накопичення біомаси штамами досліджених видів базидієвих грибів за дії лазерного опромінення

З даних літератури відомо, що склад середовища, на якому відбувається культивування грибів, та способи культивування є досить суттєвими факторами, які визначають вплив світла на ростові процеси грибів (Friedl et al., 2008; Tisch, 2014). Крім того, досить давно було встановлено, що структура середовища, на якому культивується гриб, є важливим фактором, який визначає чи стимулює світло швидкість росту міцелію багатьох видів грибів або знижує (Carlile, 1965). Відомо, що Н. Л. Поєдинок було вивчено накопичення біомаси грибів на рідкому глюкозо-пептонному середовищі з різними концентраціями глюкози (10, 30 і 50 г/дм³) при використанні посівного міцелію (5 % об'єму), опроміненого низькоінтенсивним червоним світлом (632,8 нм). Культивування проводили в

стаціонарному режимі. У всіх досліджених штамів грибів найбільш стимулюючий ефект після опромінення спостерігався при рості на середовищі з 10 г/л глюкози. Зростання концентрації глюкози в 3 і 5 разів знижувало збільшення накопичення біомаси, порівняно з контролем, у *Hericium erinaceus* на 19 і 31 % та у *P. ostreatus* на 10 і 23 % відповідно (Поєдинок, 2015). Крім того, відомо, що зростання накопичення біомаси при культивуванні в глибинних умовах змінюється залежно від режиму опромінення, порівняно з культивуванням на тому самому середовищі в стаціонарному режимі. Для *F. velutipes* (когерентне світло з довжиною хвилі 488,0 нм) біомаса зростала на 34,2 %, для *P. ostreatus* (когерентне світло з довжиною хвилі 632,8 нм) – на 41,8 % (Поєдинок, 2015).

Враховуючи результати, наведені у розділі 3.1, для всіх подальших досліджень була обрана енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см² (тривалість опромінення 10 с). Результати наших досліджень впливу лазерного опромінення на накопичення біомаси досліджених штамів *P. ostreatus* показують, що найефективнішим було опромінення зеленим світлом. За дії цього режиму опромінення найкраща реакція у відповідь на дію світла спостерігалася для штаму Р-192 – кількість біомаси зросла на 71,4 % відповідно до контролю (рис. 3.13). Для штамів Р-191 та Р-155 біомаса зросла на 60 % та на 53,5 % відповідно. Для штамів Р-108, Р-154 та Р-6v показник кількості біомаси зростав від 33,3 до 50 % відповідно. Лазерне опромінення червоним світлом привело до зростання біомаси для усіх досліджених штамів у межах від 16 % до 25 %, а для штаму Р-155 цей показник збільшився на 35,7 % (рис. 3.13). Опромінення міцелію синім світлом викликало зростання біомаси міцелію для усіх досліджених штамів *P. ostreatus* відносно контролю в межах від 11,9 до 31,2 % відповідно (рис. 3.13).

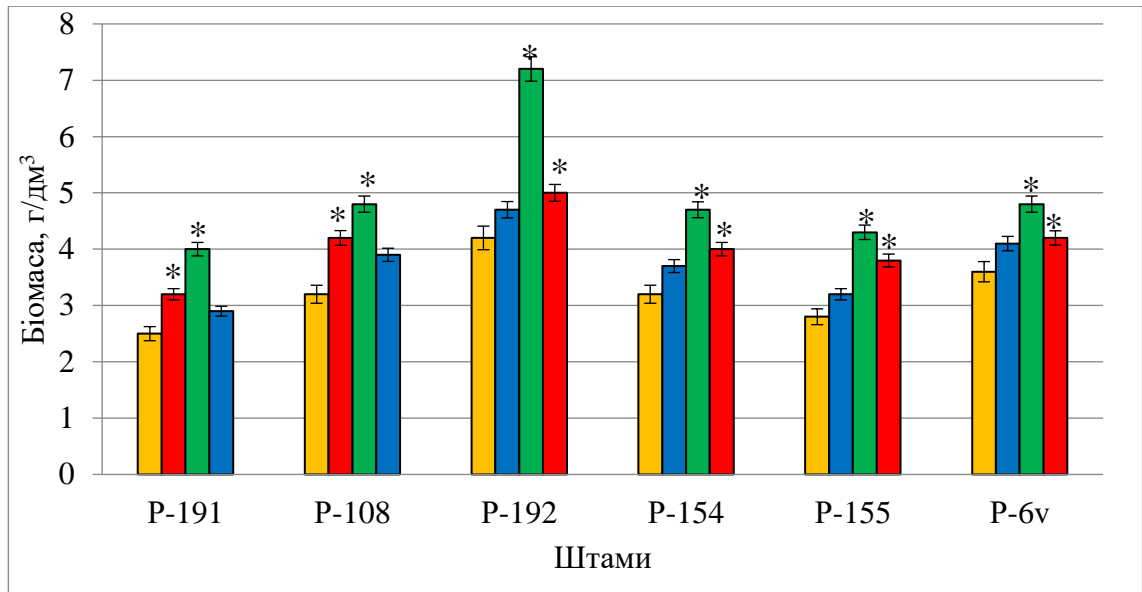


Рис. 3.13. Накопичення міцеліальної біомаси штамів *Pleurotus ostreatus* за дії лазерного опромінення при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для штамів *F. velutipes* так само, як і для *P. ostreatus* найефективнішим було також опромінення зеленим світлом. За дії цього режиму опромінення найкраща реакція у відповідь на дію світла спостерігалася для штаму F-03 – кількість біомаси міцелію зросла на 85,8 % відповідно до контролю (рис. 3.14). Для штамів F-04 та F-103 біомаса зросла на 75,2 % та на 56,2 % відповідно. Для штамів F-vv та F-107 кількість біомаси зростала на 53,8 % та на 48,1 % відповідно. Також нами була виявлена реакція міцелію у відповідь на дію синього світла. Зокрема, за цього режиму стимуляції кількість біомаси міцелію зростала на 61,6 %, 56,4 % та на 39,8 % для штамів F-04, F-03 та F-103 (рис. 3.14). Для штамів F-vv та F-107 біомаса збільшилася від 22,4 до 38,6 % відповідно. Лазерне опромінення міцелію червоним світлом викликало зростання біомаси міцелію для штамів F-04 та F-03 на 50,9 % та на 31,4 % відповідно. Деякі показники біомаси за цього режиму опромінення було встановлено для штамів F-vv, F-107 та F-103 – від 9,3 до 29,8 % відповідно (рис. 3.14).

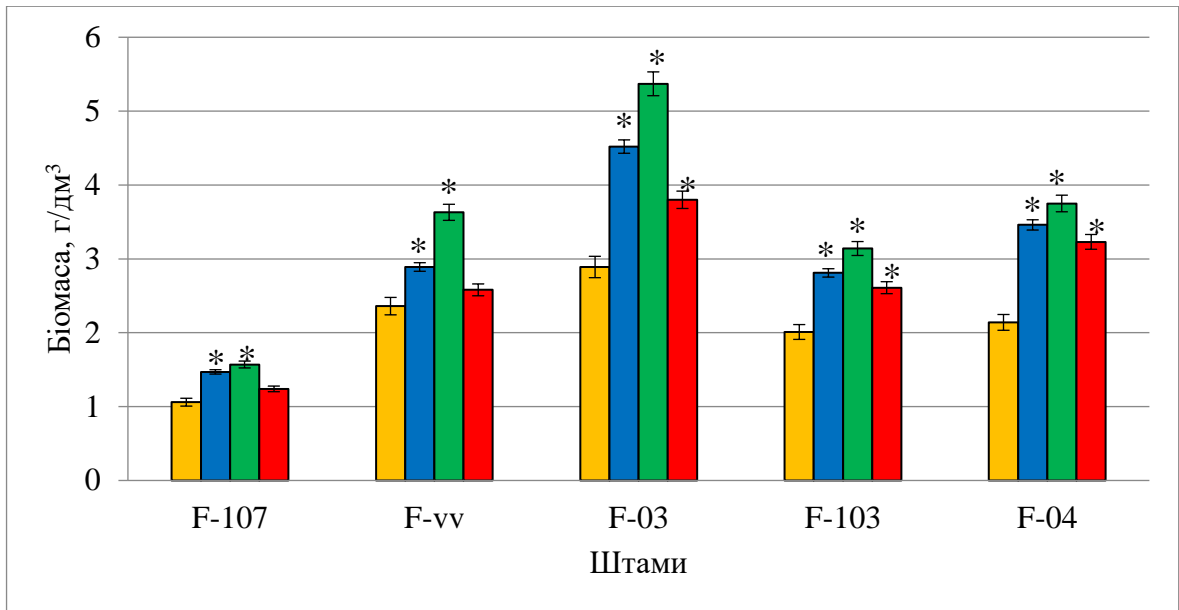


Рис. 3.14. Накопичення міцеліальної біомаси штамів *Flammulina velutipes* за дії лазерного опромінення при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Реакція на дію опромінення для штамів гриба *S. commune* відрізнялася від реакції штамів видів *P. ostreatus* та *F. velutipes*. Зокрема, для штамів гриба *S. commune* вперше отримані результати, які дають змогу стверджувати, що найефективнішим для цього виду гриба є опромінення міцелію червоним світлом. За дії цього режиму опромінення найкраща реакція у відповідь на дію світла спостерігалася для штаму S.c.-03 – кількість біомаси зросла на 75,3 % відповідно до контролю (рис. 3.15). Для штамів S.c.-01 та S.c.-02 біомаса збільшилася на 72,4 % та на 48,2 % відповідно. Для *S. commune* ефективним також виявилось лазерне опромінення міцелію синім світлом. Кількість біомаси зросла для штамів S.c.-03, S.c.-01 та S.c.-02 на 26,1 %, 18,2 % та на 43,2 % відповідно. Опромінення зеленим світлом викликало незначне зростання кількості біомаси міцелію для усіх досліджених штамів в межах від 3,4 % до 16,5 % (рис. 3.15).

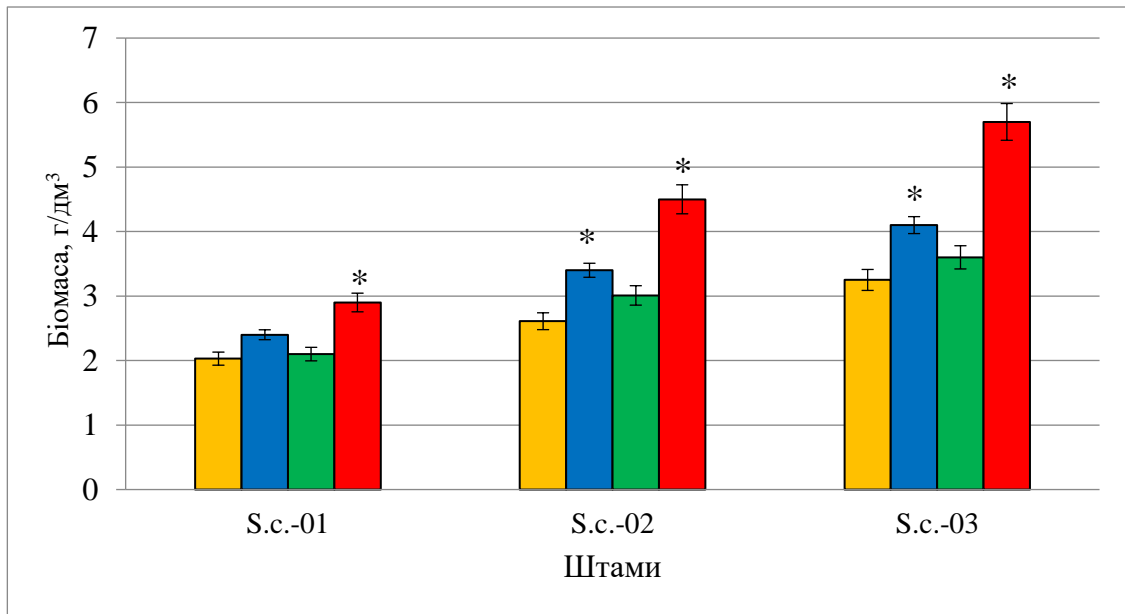


Рис. 3.15. Накопичення міцеліальної біомаси штамів *Schizophyllum commune* за дії лазерного опромінення при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для гриба *L. sulphureus* нами вперше отримані дані, які збігаються з відгуком на дію опромінення для штамів видів *P. ostreatus* та *F. velutipes*. Адже для гриба *L. sulphureus* протягом всього терміну культивування найвищий показник накопичення біомаси був зафіксований після опромінення міцелію зеленим світлом. За дії цього режиму опромінення найкраща реакція у відповідь на дію світла спостерігалася для штаму Ls-16 – кількість біомаси міцелію зросла на 93,6 % відповідно до контролю (рис. 3.16). Для штамів Ls-18 та Ls-17 біомаса збільшилася на 71,3 % та на 60,3 % відповідно. Лазерне опромінення синім світлом збільшило кількість біомаси для усіх досліджених штамів у межах від 42,2 % до 46,7 %. Опромінення міцелію червоним світлом викликало зростання кількості біомаси міцелію для усіх досліджених штамів від 15,1 % до 31,7 % відповідно (рис. 3.16).

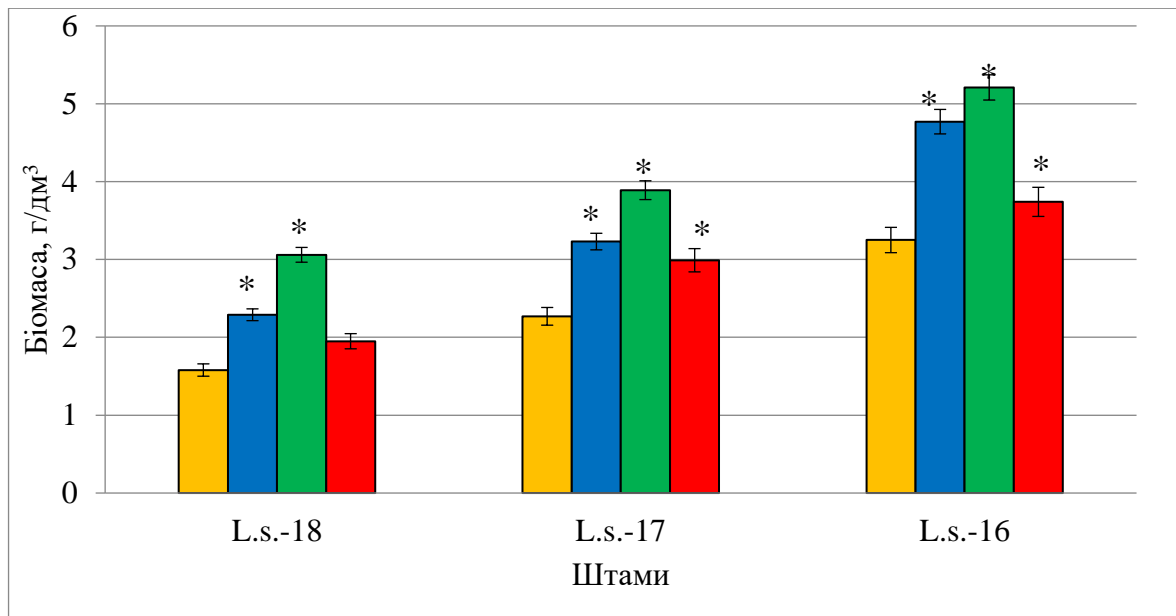


Рис. 3.16. Накопичення міцеліальної біомаси штамів *Laetiporus sulphureus* за дії лазерного опромінення при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Аналіз отриманих нами даних показує, що для *F. velutipes*, *L. sulphureus* та *P. ostreatus* найефективнішим для збільшення синтезу біомаси є використання опромінення зеленим світлом, зокрема для штаму Ls-16 біомаса міцелію зросла на 93,6 %, для штаму F-03 біомаса міцелію зросла на 85,8 %, а для штаму P-192 кількість біомаси міцелію зросла на 71,4 %. Для лікарського гриба *S. commune* нами вперше отримані результати, які показують, що найефективнішим є використання опромінення міцелію червоним світлом – для штаму S.c.-03 кількість біомаси зросла на 75,3 %. Для вищезгаданих видів було встановлено найкращу реакцію у відповідь на дію світла.

Результати наших досліджень дають змогу зробити висновок, що міцелій вивчених видів чутливий до зеленого (532 нм), синього (405 нм) та червоного (635 нм) світла з енергією опромінення $51,1$ мДж/см². Реакція різнилася залежно від виду та штамів досліджених грибів. На нашу думку, це може пояснюватися індивідуальною реакцією штамів на дію світла певної довжини хвилі, яка може

бути пов'язана з біологічними особливостями, які були сформовані під впливом різних екологічних факторів.

З джерел літератури відомо, що способи культивування визначають вплив світла на ростові процеси грибів (Friedl et al., 2008; Tisch, 2014). Аналіз результатів поверхневого росту міцелію штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* на рідкому середовищі (ГПС) шляхом визначення кількості біомаси міцелію, що виріс, та аналіз результатів швидкості росту міцелію на агаризованих середовищах (КГА) з різною концентрацією глюкози показав схожість ростових показників за тих самих режимів опромінення для штамів видів *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune*. А для штамів *F. velutipes* показники ростових параметрів різнилися. Зокрема, при культивуванні на агаризованих середовищах (КГА) з різною концентрацією глюкози вищу швидкість росту було встановлено для міцелію, опроміненого синім світлом з енергією опромінення $51,1 \text{ мДж/см}^2$, а найвищий показник кількості біомаси при культивуванні на рідкому середовищі (ГПС) спостерігався для міцелію, опроміненого зеленим світлом. Аналіз поверхневого росту міцелію на рідкому середовищі шляхом визначення біомаси міцелію показав достовірні відмінності цього показника відносно контролю за тих самих режимів опромінення. Відсутність кореляції результатів для гриба *F. velutipes* щодо найефективнішого режиму опромінення при рості на щільному та рідкому живильному середовищі можна пояснити відмінностями морфологічних змін міцелію у відповідь на опромінення, оскільки під час визначення швидкості росту не враховуються досить важливі показники росту, такі як висота і щільність міцелію.

3.5. Вплив лазерного опромінення на накопичення біомаси міцелію, який культивували на живильних середовищах зі зниженою концентрацією глюкози.

Оскільки, як ми вже зазначали раніше, концентрація основних елементів живлення значною мірою впливає на інтенсивність росту та накопичення біомаси міцелію, нами було вивчено вплив концентрації глюкози на

фотоіндуковану стимуляцію накопичення біомаси міцелію, культивованого поверхнево за різних спектрів опромінення на середовищах з різними концентраціями глюкози (10, 8, 6 і 4 г/дм³). Враховуючи результати, наведені у розділі 3.1, для всіх подальших досліджень була обрана енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см² (тривалість опромінення 10 с). Контролем був неопромінений міцелій, культивований на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³.

Зокрема, нами було встановлено, що для штаму P-192 гриба *P. ostreatus* використання середовища ГПС з концентрацією глюкози 8 г/дм³ у комплексі з опроміненням зеленим світлом сприяє зростанню кількості біомаси міцелію на 45,2 % відповідно до контролю, але зменшенню на 26,1 %, порівняно з біомасою опроміненого міцелію, культивованого на середовищі з 10 г/дм³ глюкози (рис. 3.17). Лазерне опромінення червоним світлом (концентрація глюкози 8 г/дм³) було ефективним та збільшило кількість накопиченої біомаси на 28,5 %, порівняно з контролем, та на 9,5 %, порівняно з опроміненим міцелієм, який культивували на середовищі з 10 г/дм³ глюкози. Опромінення синім світлом викликало зростання біомаси міцелію на 2,3 %, порівняно з контролем, але біомаса була меншою на 9,5 %, порівняно з біомасою опроміненого за цих умов міцелію, який ріс на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³ (рис. 3.17). Використання середовища ГПС з концентрацією глюкози 6 г/дм³ у комплексі з лазерним опромінення міцелію червоним, синім та зеленим світлом сприяло зменшенню накопичення біомаси міцелію на 19,1–23,8 %, порівняно з контролем. А біомаса міцелію, культивованого на середовищі з концентрацією глюкози 4 г/дм³, була меншою на 66,7–71,5 %, порівняно з контролем (рис. 3.17).

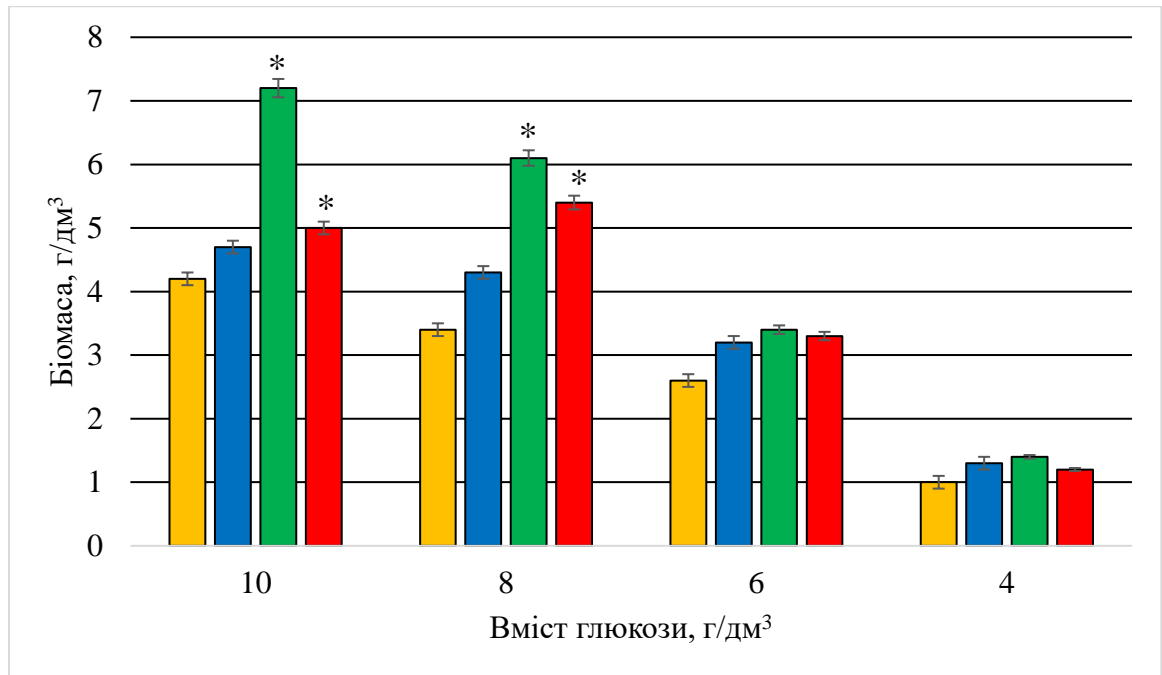


Рис. 3.17. Вплив концентрації глюкози на кількість біомаси міцелію *Pleurotus ostreatus* P-192 за різних спектрів опромінення на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Нами було встановлено, що на середовищі з 8 г/дм³ глюкози для штаму F-03 *F. velutipes* використання опромінення міцелію зеленим світлом збільшило кількість біомаси міцелію на 76,4 % відповідно до контролю, але цей показник був на 9,3 % меншим за біомасу опроміненого міцелію на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³ (рис. 3.18). Лазерне опромінення синім світлом збільшило кількість біомаси міцелію на 48,7 %, порівняно з контролем, та зменшило на 7,6 %, порівняно з опроміненим міцелієм, культивованим на середовищі з 10 г/дм³ глюкози. Опромінення червоним світлом викликало зростання біомаси міцелію на 17,6 %, порівняно з контролем, але зменшення на 13,8 %, порівняно з опроміненим міцелієм, культивованим на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³ (рис. 3.18). Порівнюючи дані біомаси опроміненого та неопроміненого міцелію, який культивували за цих умов, було встановлено, що кількість біомаси зростає на 142,8 % при використанні зеленого світла, на 104,7 % – при використанні синього світла та на 61,9 % – при використанні червоного світла (рис. 3.18). Використання

середовища ГПС з концентрацією 6 г/дм^3 у комплексі з лазерним опроміненням міцелію червоним, синім та зеленим світлом збільшило кількість біомаси міцелію на 10,6–17,6 % відповідно, порівняно з контролем. Але біомаса F-03 була меншою на 17,3 % під час використання червоного світла, на 45,6 % – при використанні синього світла та на 68,1 % – при використанні зеленого світла за цей показник опроміненого міцелію на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм^3 (рис. 3.18). Порівнюючи кількість біомаси опроміненого та неопроміненого міцелію, який культивували за цих же умов, бачимо, що показник біомаси зростає на 126,6 % під час використання зеленого світла, на 113,3% – під час використання синього світла та на 61,9 % – під час використання червоного світла (рис. 3.18). Біомаса міцелію, культивованого на живильному середовищі з концентрацією глюкози 4 г/дм^3 у поєднанні з опроміненням, була меншою на 51,6–58,5 %, порівняно з контролем (рис. 3.18).

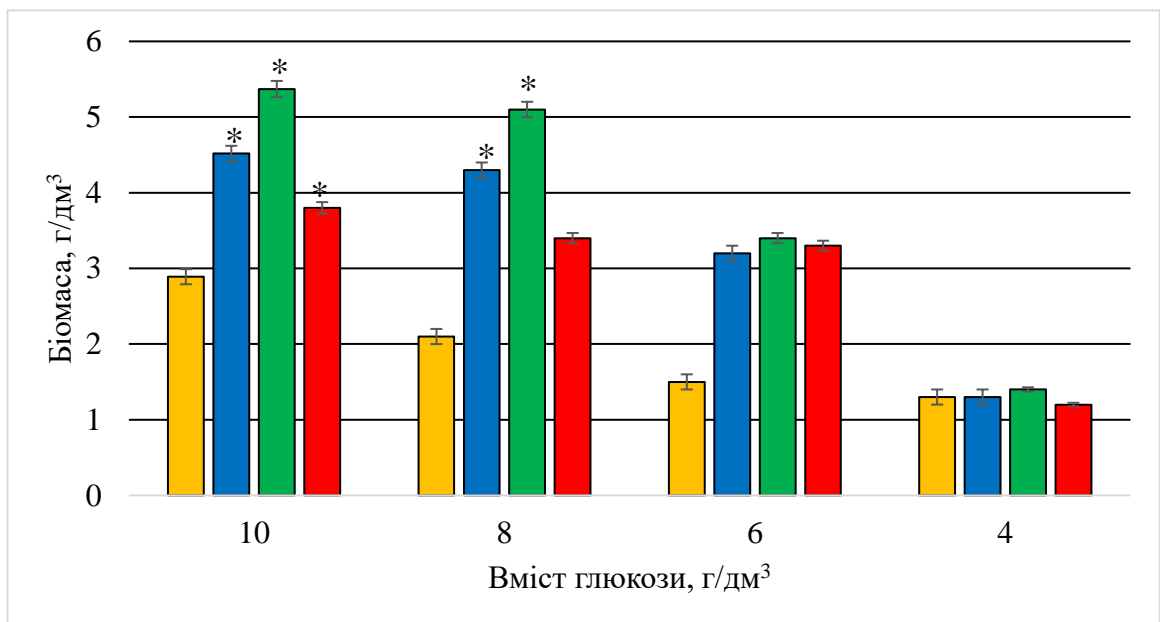


Рис. 3.18. Вплив концентрації глюкози на кількість біомаси міцелію *Flammulina velutipes* F-03 за різних спектрів опромінення на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури $26 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Результати наших досліджень штаму Ls-16 *L. sulphureus* показують, що використання середовища ГПС з концентрацією глюкози 8 г/дм^3 у комплексі з

опроміненням міцелію зеленим світлом збільшило біомасу міцелію на 38,4 % відповідно до контролю (рис. 3.19). Але цей показник був меншим на 21,8 %, порівняно з біомасою опроміненого міцелію, культивованого на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³. Лазерне опромінення синім світлом збільшило кількість біомаси міцелію на 20 %, порівняно з контролем, але зменшило на 26,7 %, порівняно з біомасою опроміненого міцелію, культивованого на середовищі з 10 г/дм³ глюкози (рис. 3.19). Опромінення червоним світлом викликало зростання біомаси міцелію на 4,6 %, порівняно з контролем, але на 10,4 % зменшення, порівняно з опроміненим міцелієм, культивованим на живильному середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³. Порівнюючи дані біомаси опроміненого з неопроміненим міцелієм, культивованого за цих умов, встановлено, що кількість біомаси зростає на 87,5 % під час використання зеленого світла, на 62,5 % – під час використання синього світла та на 41,6 % – під час використання червоного світла (рис. 3.19). Використання середовища ГПС з концентрацією 6 г/дм³ у комплексі з лазерним опроміненням міцелію зеленим світлом зменшило кількість біомаси, порівняно з контролем, на 1,6 %, червоним світлом – на 26,2 %, а синім світлом – на 7,7 %. Порівнюючи дані біомаси опроміненого та неопроміненого міцелію, який культивували за цих умов, бачимо, що кількість біомаси зростає на 77,7 % під час використання зеленого світла, на 66,6 % – під час використання синього світла та на 33,4 % – під час використання червоного світла. Біомаса міцелію, культивованого на середовищі з концентрацією глюкози 4 г/дм³ у поєднанні з опроміненням, була меншою на 51,7–78,2 %, порівняно з контролем (рис. 3.19).

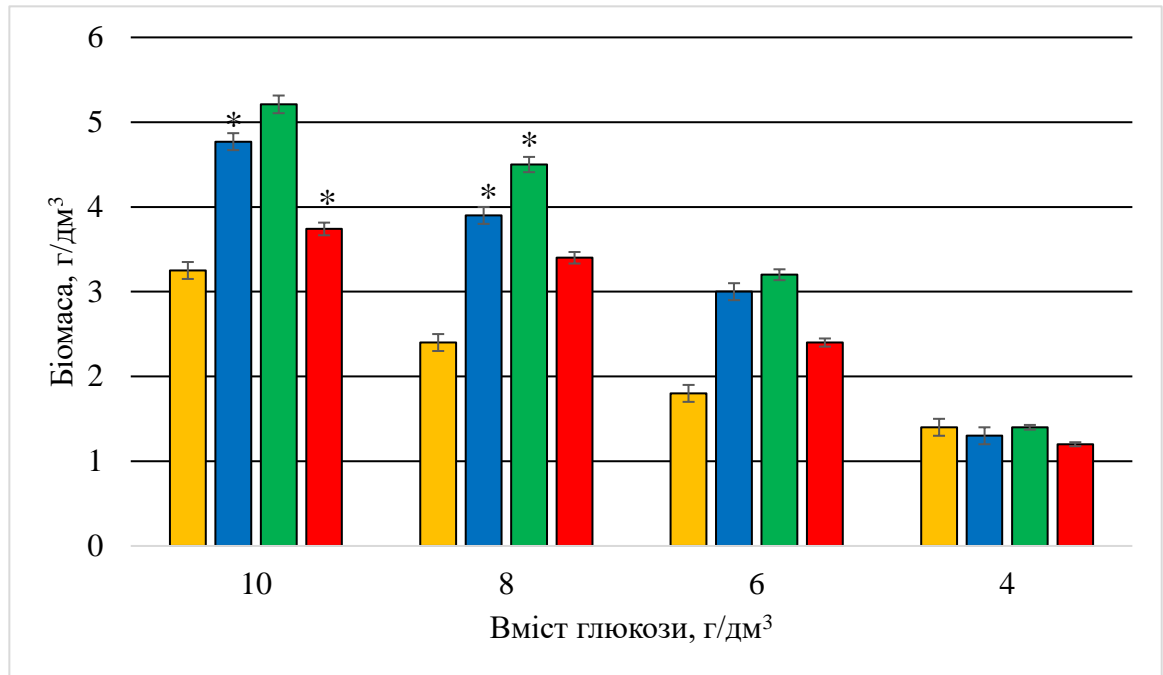


Рис. 3.19. Вплив концентрації глюкози на кількість біомаси міцелію *Laetiporus sulphureus* Ls-16 за різних спектрів опромінення на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Нами було встановлено, що для штаму S.c.-03 *S. commune* використання середовища ГПС з концентрацією глюкози 8 г/дм³ у комплексі з опроміненням червоним світлом сприяло зростанню кількості біомаси міцелію на 66,1 % відповідно до контролю, але зменшенню на 9,2 % відповідно до біомаси опроміненого міцелію, який культивували на живильному середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³ (рис. 3.20). Лазерне опромінення синім світлом збільшило кількість біомаси на 13,8 %, порівняно з контролем, але зменшило на 12,3 %, порівняно з біомасою опроміненого міцелію на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³. Опромінення зеленим світлом викликало зменшення кількості біомаси міцелію на 4,7 % відповідно до контролю (рис. 3.20). Порівнюючи кількість біомаси опроміненого та неопроміненого міцелію, який культивували за цих умов, бачимо, що кількість біомаси зростає на 157,1 % (червоне світло), на 76,1 % (синє світло) та на 47,6 % (зелене світло).

Використання середовища ГПС з концентрацією глюкози 6 г/дм^3 у комплексі з лазерним опромінення міцелію червоним світлом зменшило кількість біомаси на $4,7 \%$, синім світлом – на $26,2 \%$, а зеленим світлом – на $38,5 \%$, порівняно з контролем (рис. 3.20). Варто зазначити, що, порівнюючи дані біомаси опроміненого міцелію з неопроміненим міцелієм, культивованого за цих умов, ми бачимо, що біомаса зростає на 50% (синє світло), на $93,7 \%$ (червоне світло) та на 25% (зелене світло). А біомаса опроміненого міцелію, який культивували на середовищі з концентрацією глюкози 4 г/дм^3 , була меншою на $50,8\text{--}63,1 \%$, порівняно з контролем (рис. 3.20).

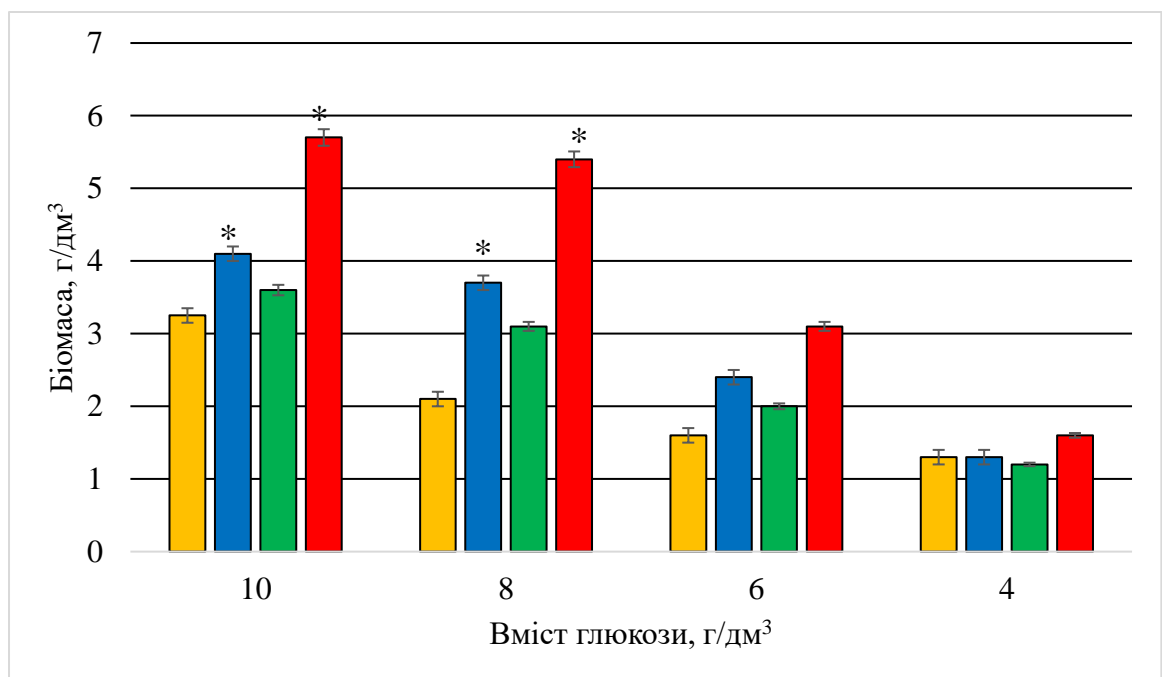


Рис. 3.20. Вплив концентрації глюкози на кількість біомаси міцелію *Schizophyllum commune* S.c.-03 за різних спектрів опромінення на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури $26 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Наші результати збігаються з даними літератури, згідно з якими простежується тенденція до збільшення впливу світла зі зниженням концентрації глюкози. Але спектр світла та концентрація глюкози у наших дослідженнях відрізняється. Наприклад, Н. Л. Поєдинок було вивчено накопичення біомаси

грибів на рідкому глюкозо-пептонному середовищі з концентраціями глюкози (10, 30, 50 г/дм³) під час використання посівного міцелію, опроміненого червоним світлом (632,8 нм). Для *P. ostreatus* найбільш стимулюючий ефект після опромінення спостерігався при культивуванні на середовищі з 10 г/дм³ глюкози (на 64,1 %) (Поєдинок, 2015).

Отже, нами було встановлено, що використання середовища ГПС зі зниженою на 20 % концентрацією глюкози (8 г/дм³) у комплексі з лазерним опроміненням червоним, синім та зеленим світлом з енергією опромінення 51,1 мДж/см² дає змогу збільшити синтез біомаси міцелію усіх досліджених штамів *P. ostreatus*, *F. velutipes*, *L. sulphureus* та *S. commune*, порівняно з контролем. Причому для штамів видів *F. velutipes*, *L. sulphureus* та *S. commune* ці результати були отримані нами вперше. Для штамів гриба *P. ostreatus* P-192, *L. sulphureus* Ls-16 та *F. velutipes* F-03 використання середовища ГПС з концентрацією глюкози 8 г/дм³ (замість 10 г/дм³) у комплексі з опроміненням зеленим світлом збільшує біомасу міцелію на 38,4–76,4 %. Для штаму гриба *S. commune* S.c.-03 використання середовища ГПС з концентрацією глюкози 8 г/дм³ (замість 10 г/дм³ у контролі) у комплексі з опроміненням червоним світлом збільшує біомасу міцелію на 66,1 %. Проте, ці результати є нижчими за показники кількості біомаси міцелію, який ми опромінювали, використовуючи ефективний режим фотоактивації, підібраний для кожного виду при культивуванні на середовищі ГПС з концентрацією глюкози 10 г/дм³. Варто зазначити, що, порівнюючи кількість біомаси опроміненого та неопроміненого міцелію, який культивували за однакових умов на середовищах зі зниженою концентрацією глюкози (8 та 6 г/дм³), бачимо, що кількість біомаси значно зростає, навіть більше, ніж під час використання стандартного середовища ГПС з концентрацією глюкози 10 г/дм³. Цей факт показує, що зниження концентрації глюкози сприяє зростанню фотостимулюючого ефекту. Можливо це пояснюється зміною метаболізму досліджених видів грибів, яка відбувається під

дією лазерного опромінення. Як наслідок, покращується ефективність споживання глюкози в середовищах, де його концентрація була нижчою.

3.6. Визначення ефективності використання опроміненого посівного міцелію для отримання біомаси грибів

Економічна ефективність будь-якого біотехнологічного процесу культивування базидієвих грибів визначається багатьма факторами, зокрема і кількістю інокулюму, який вноситься в живильне середовище. Відповідно до результатів наших досліджень встановлено, що для усіх досліджених штамів *P. ostreatus* при внесенні інокулюму в кількості 6 % від об'єму середовища накопичення біомаси збільшується від 12,5 % до 68 %, порівняно з неопроміненим контролем, а при внесенні інокулюму в кількості 3,6 % від об'єму середовища – зростає лише для штамів P-192, P-108 та P-154 від 4,5 % до 8 %. Цікавим є той факт, що внесення інокулюму в кількості 8,4 % від об'єму середовища сприяє зростанню кількості біомаси від 31,2 % до 80 % відповідно до контролю (рис. 3.21).

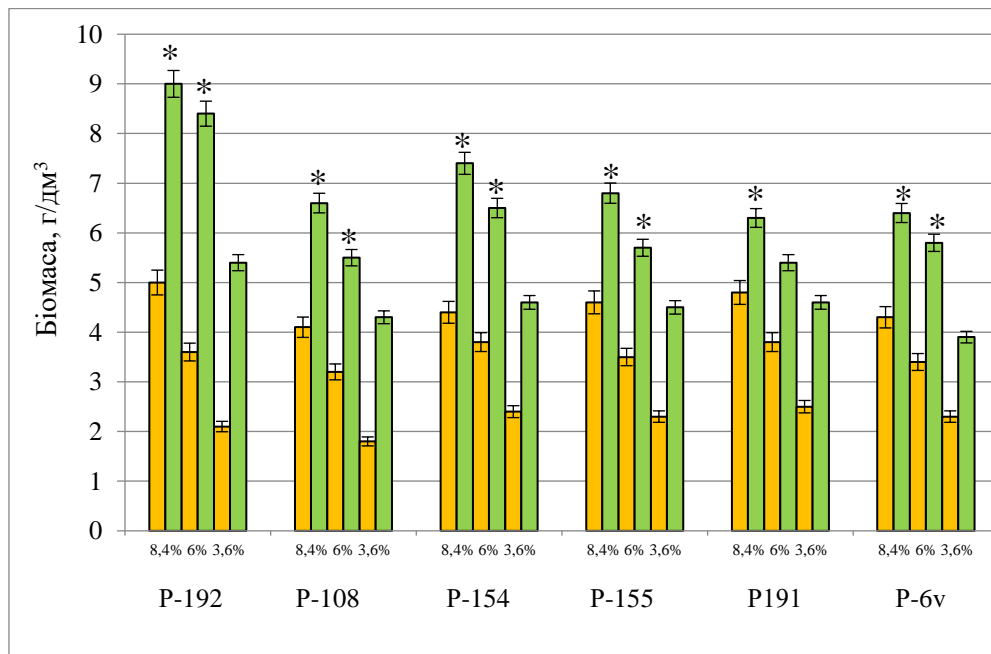


Рис. 3.21. Накопичення біомаси (г/дм³) штамів *Pleurotus ostreatus* на глюкозо-пептонному середовищі з використанням різної кількості посівного міцелію (% об'єму середовища). 12 доба поверхневого культивування за температури 26±2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 532 нм. * – P<0,05 порівняно з контролем

Для усіх досліджених штамів *F. velutipes* при внесенні інокулюму в кількості 6 % від об'єму середовища біомаса зростає від 18,5 % до 65,5 %, порівняно з неопроміненим контролем, а при внесенні опроміненого інокулюму в кількості 3,6 % від об'єму середовища – зростає лише на 7,4 % – 17,2%. Внесення опроміненого інокулюму в кількості 8,4 % від об'єму середовища сприяє зростанню кількості біомаси від 25,9 % до 86,2 % відповідно до контролю (рис. 3.22).

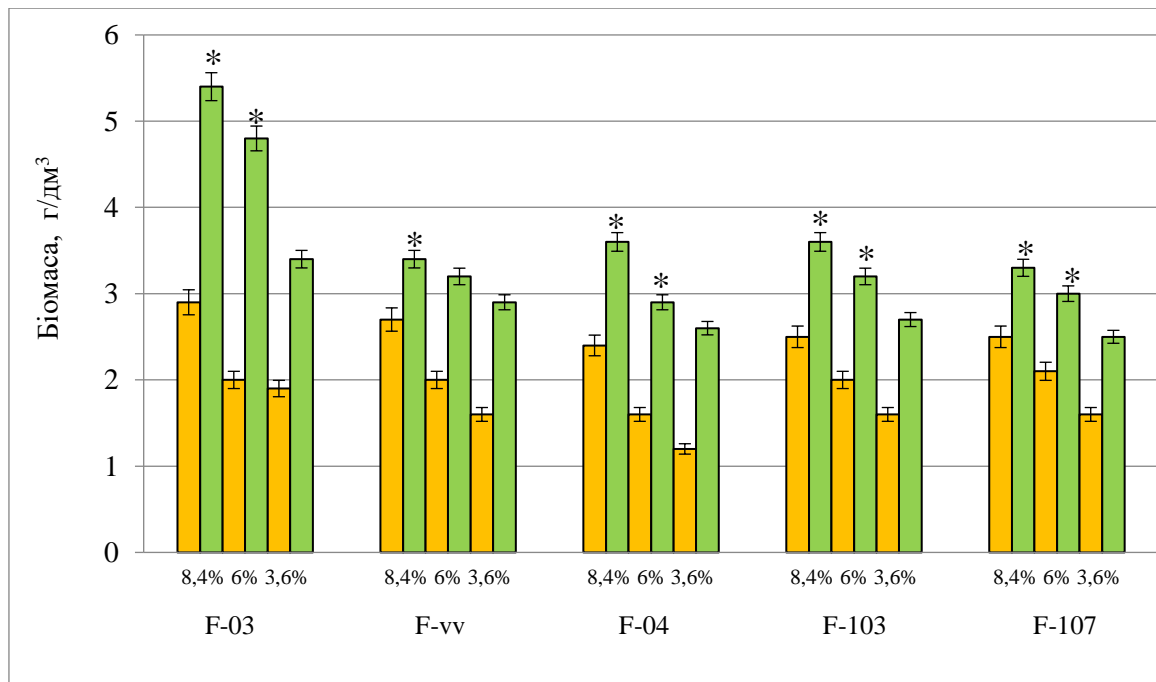


Рис. 3.22. Накопичення біомаси (г/дм³) штамів *Flammulina velutipes* на глюкозо-пептонному середовищі з використанням різної кількості посівного міцелію (% об'єму середовища). 12 доба поверхневого культивування за температури 26±2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 532 нм. * – P<0,05, порівняно з контролем

Для досліджених штамів *S. comtine* при внесенні інокулюму в кількості 6 % від об'єму середовища біомаса зростає від 30 % до 70,3 %, порівняно з неопроміненим контролем, а при внесенні опроміненого посівного інокулюму в кількості 3,6 % – зростає лише на 4–11,1 %. Внесення опроміненого інокулюму в кількості 8,4 % від об'єму середовища сприяє зростанню кількості біомаси на 60–92,5 % відповідно до контролю (рис. 3.23).

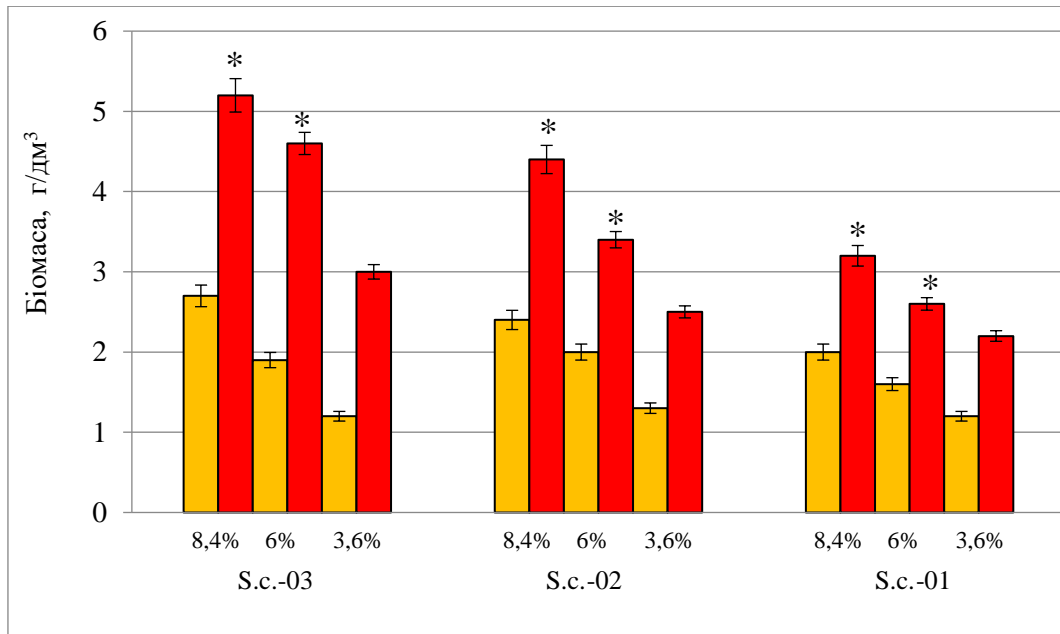


Рис. 3.23. Накопичення біомаси (г/дм³) штамів *Schizophyllum commune* на глюкозо-пептонному середовищі з використанням різної кількості посівного міцелію (% об'єму середовища). 12 доба поверхневого культивування за температури 26±2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 635 нм. * – P<0,05, порівняно з контролем

Для штамів *L. sulphureus* при внесенні інокулюму в кількості 6 % від об'єму середовища накопичення біомаси збільшується на 30–70,4 %, порівняно з неопроміненим контролем, а при внесенні опроміненого інокулюму в кількості 3,6 % від об'єму середовища збільшення кількості біомаси не було встановлене. Внесення опроміненого інокулюму в кількості 8,4 % від об'єму середовища сприяє зростанню кількості біомаси на 61,1–90,9 % відповідно до контролю (рис. 3.24).

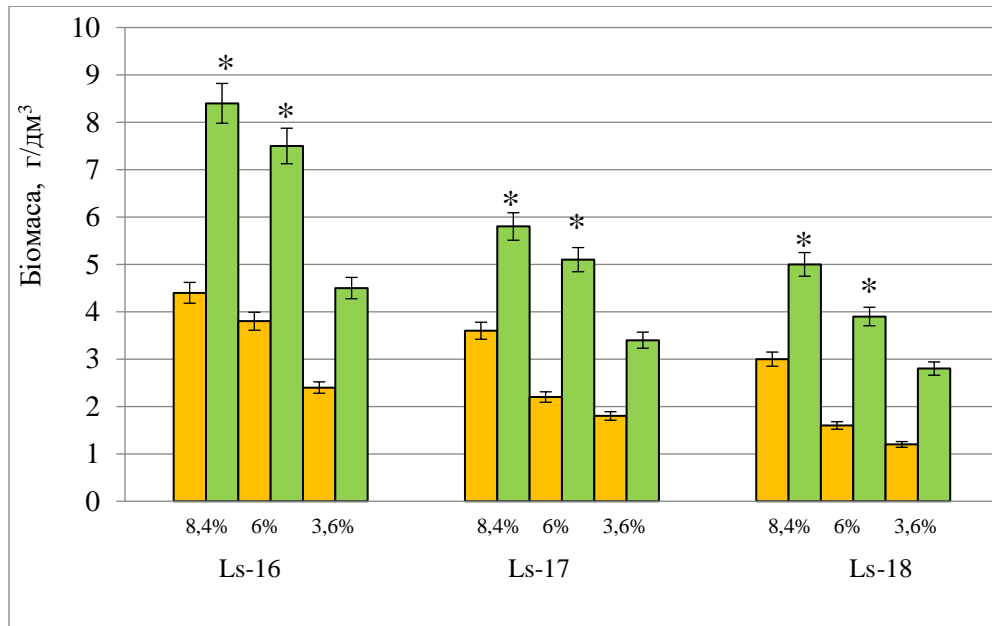


Рис. 3.24. Накопичення біомаси (г/дм³) штамів *Laetiporus sulphureus* на глюкозо-пептонному середовищі з використанням різної кількості посівного міцелію (% об'єму середовища). 12 доба поверхневого культивування за температури 26±2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 532 нм. * – P<0,05, порівняно з контролем

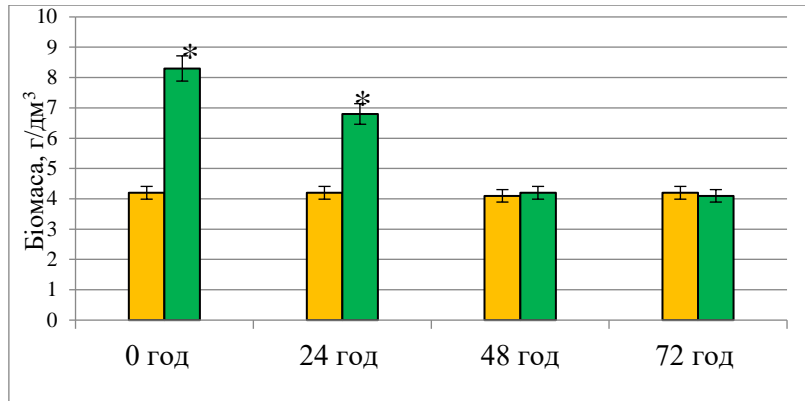
Результати наших експериментів збігаються з даними літератури, оскільки згідно з дослідженням залежності накопичення біомаси від кількості посівного матеріалу при глибинному культивуванні, які були проведені Н. Л. Поєдинок, фотоактивація міцелію дає змогу знизити кількість його внесення в субстрат в 4 рази. Накопичення біомаси *Ganoderma lucidum*, *Hericium erinaceus*, *Lentinula edodes* і *Pleurotus ostreatus* вище, ніж при внесенні 5 % неопроміненого посівного матеріалу (Поєдинок, 2015).

Дослідження залежності накопичення біомаси вивченими штамми грибів від кількості посівного матеріалу при поверхневому культивуванні показали, що проведена нами фотоактивація дає змогу знизити за необхідності кількість його внесення в середовище з 8,4 % до 6 % (рис. 3.21–3.24). А для штаму F-03 *F. velutipes* кількість посівного матеріалу можна за необхідності знизити з 8,4 % до 3,6 %. При цьому накопичення біомаси досліджуваними

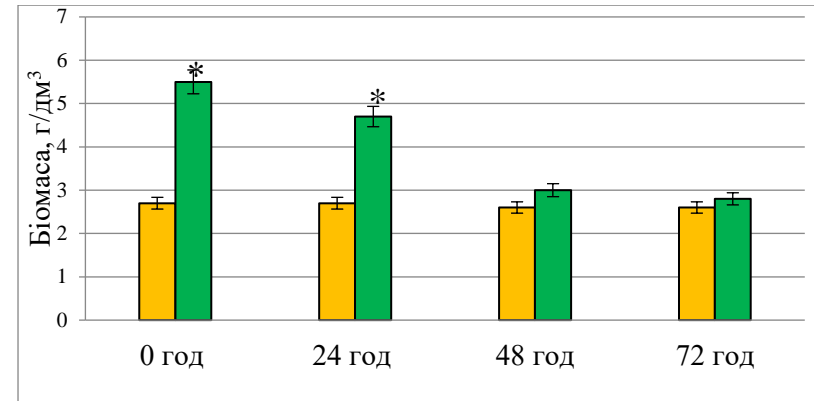
штамами *P. ostreatus*, *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *S. commune* достовірно вище, ніж за внесення неопроміненого інокулюму.

3.7. Зміни фотоіндукованої активності міцелію в процесах зберігання та пересівів

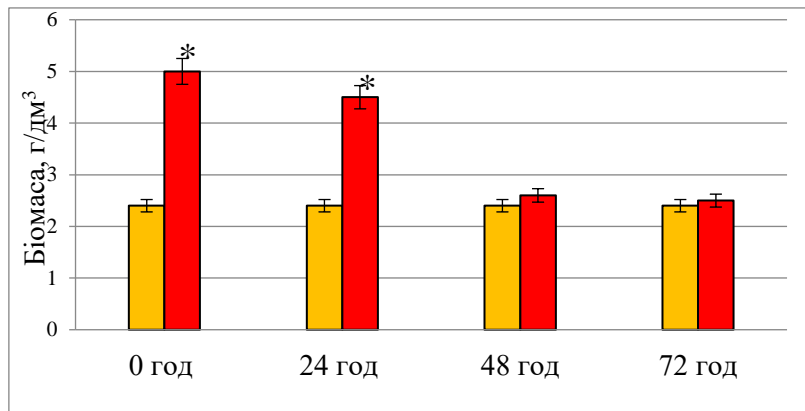
Проведений нами аналіз даних літератури вказує на наявність незначної кількості інформації про збереження фотоіндукованої активності в клітинах грибів протягом певного часу. Згідно з дослідженнями Н. Л. Поєдинок достовірно зниження індукованої активності міцелію починається вже в перші 24 години зберігання у штамів видів *Flammulina velutipes*, *Hericiium erinaceus* і *Inonotus obliquus*, а міцелій *Cordyceps militaris* (L.) Link, *Ganoderma applanatum*, *Pleurotus ostreatus* і *Lentinula edodes* починає втрачати свою активність через 24 години після опромінення. Уже через 72 години активність міцелію в усіх вищезазначених видів знижується до рівня контролю (Поєдинок, 2015). Оскільки міцеліальні культури підтримують (зберігають) шляхом пересівів на агаризовані живильні середовища, зберігаючи їх у холодильнику за температури 4 ± 1 °C (Бісько та ін., 2016), нами було вивчено зміни фотоіндукованої активності міцелію штамів видів *P. ostreatus*, *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *S. commune* у процесі зберігання. Аналіз отриманих нами результатів показує, що зниження індукованої активності міцелію проявляється через 24 години зберігання у видів *P. ostreatus*, *S. commune*, *L. sulphureus*, *F. velutipes*, що збігається з даними літератури (Поєдинок, 2015). Через 48 годин активність міцелію у всіх штамів досліджених нами видів значно знижується до рівня контролю. Зокрема, кількість біомаси опроміненого міцелію дорівнює кількості біомаси неактивованого міцелію. Така ж тенденція прослідковується і для опроміненого міцелію, який зберігали 72 годин, а потім висівали на живильне середовище (рис. 3.25).



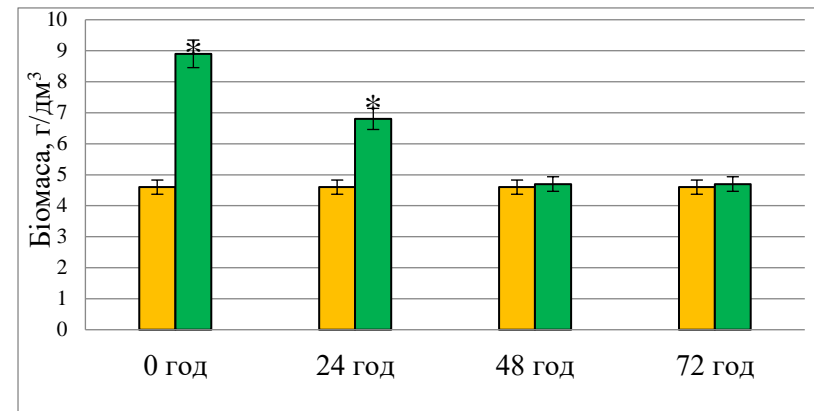
Pleurotus ostreatus P-192



Flammulina velutipes F-03



Schizophyllum commune S.c.-03



Laetiporus sulphureus Ls-16

Рис. 3.25. Вплив тривалості зберігання на активність опроміненого міцелію досліджених штамів грибів на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Вивченням динаміки фотоіндукованої активності міцелію грибів при пересівах займалася Н. Л. Поєдинок. Згідно з висунутою нею гіпотезою, (Поєдинок, 2015), при зберіганні активованого посівного матеріалу на середовищі, в якому відсутні умови для подальшого розвитку міцелію, в клітинах запускаються механізми відновлення вихідного внутрішньоклітинного гомеостазу. Відповідно перенесення фотоактивованого посівного міцелію на нові середовища з достатніми концентраціями живильних компонентів буде сприяти реалізації змін, які викликані світлом (Поєдинок, 2015). Згідно з даними Н. Л. Поєдинок, у штамів *F. velutipes*, *G. lucidum*, *L. edodes* і *P. ostreatus* рівень активності не змінювався при двох пересівах, тоді як у *G. applanatum*, *H. erinaceus* і *I. obliquus* *P. ostreatus* її зниження спостерігалось вже після другого пересіву. Накопичення біомаси міцелію після інокуляції ферментаційного середовища активованим міцелієм четвертого засіву не відрізнялося від контролю (Поєдинок, 2015).

З урахуванням результатів, наведених у розділі 3.1, для досліджень була обрана енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см² (тривалість опромінення 10 с). У досліджах використовували міцелій, опромінений в оптимальному для кожного виду режимі (для *P. ostreatus*, *L. sulphureus*, *F. velutipes* – довжиною хвилі 532 нм, а *S. commune* – 635 нм). Аналіз результатів наших досліджень показує, що рівень активності не змінюється при двох пересівах у штамів видів *P. ostreatus*, *S. commune*, *L. sulphureus*, *F. velutipes*. Зниження рівня фотоіндукованої активності спостерігалось вже після другого пересіву для усіх досліджених видів (рис. 3.26). Накопичення біомаси опроміненого міцелію після третього засіву не відрізнялося від контролю, що збігається з даними літератури (Поєдинок, 2015). Відомо, що зміни клітинної активності, які викликані впливом факторів зовнішнього середовища, зворотні. Отже, лазерне опромінення світлом різної довжини хвилі не викликає зміни в структурі ДНК, а активізує роботу генів, які відповідають за рецепцію світлового сигналу (Karu, 2011; Corrochano, 2007).

Незначні відмінності в тривалості збереження фотоіндукованої активності можуть пояснюватися фізіологічними особливостями кожного виду і зміною метаболізму під впливом світла. Беручи до уваги наявні дані про механізми фоторецепції і фактори, які впливають на експресію фотоіндукованих генів, вчені припускають, що тут діють універсальні механізми здатності будь-якого біологічного об'єкта до збереження гомеостазу за допомогою чітко скоординованих реакцій, які спрямовані на підтримку динамічної рівноваги, здатності відновлювати втрачену рівновагу та швидко адаптовуватися до факторів середовища (Рассел, 2012). Відповідно, можна припустити, що зміни ростових процесів, які викликані дією опромінення, зберігаються лише коли культура міцелію перебуває у фазі активного росту. Коли міцелій перебуває протягом тривалого часу у стаціонарній фазі росту, то всі процеси, а особливо процеси транскрипції, які контролюються фоторецепторними генами, чутливими до світла, повертаються до нормального фізіологічного стану.

У результаті проведених досліджень нами встановлено, що рівень активності вегетативного міцелію не змінюється при двох пересівах у видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune*. Варто зазначити, що для видів *L. sulphureus* та *S. commune* дані отримані нами вперше. Зниження рівня фотоіндукованої активності встановлено у третьому пересіві для усіх досліджених нами видів (рис. 3.26).

Нами встановлено, що для видів *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* зниження індукованої активності міцелію проявляється через 24 години зберігання, а *F. velutipes* починає втрачати свою активність до рівня контролю вже в перші 24 години після опромінення. Причому для видів *L. sulphureus* та *S. commune* дані отримані нами вперше.

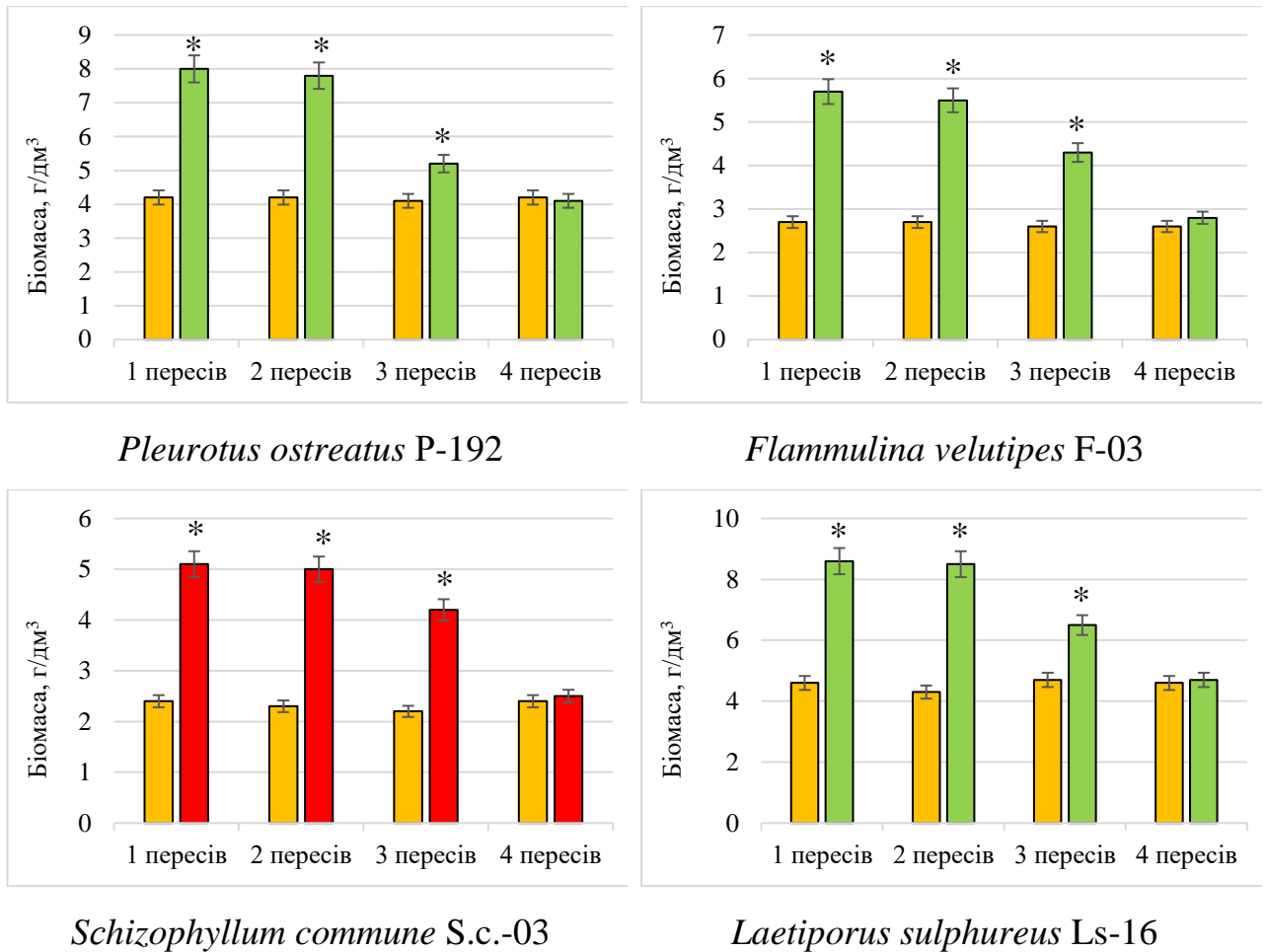


Рис. 3.26. Вплив кількості пересівів фотоіндукованого міцелію різних видів грибів на накопичення біомаси на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Також нами встановлено, що для усіх досліджених нами видів уже через 48 годин активність міцелію знижується. Ці дані варто врахувати під час використання лазерного опромінення для інтенсифікації ростових процесів грибів. Для того, щоб максимально інтенсифікувати етапи їхнього культивування, інокулювати живильне середовище опроміненим міцелієм потрібно якнайшвидше після опромінення. Основні результати досліджень, що наведені в розділі 3, було опубліковано в низці наших публікацій (Решетник, 2017; Reshetnyk, 2017; Решетник, 2019; Решетник, Юськов, 2018; Решетник, Юськов, 2020; Решетник, Приседський, 2020; Reshetnyk et al., 2019).

РОЗДІЛ 4. БІОСИНТЕТИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ШТАМІВ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ ГРИБІВ ЗА ДІЇ ЛАЗЕРНОГО ОПРОМІНЕННЯ

4.1. Накопичення полісахаридів штамми *Pleurotus ostreatus*, *Flammulina velutipes* та *Schizophyllum commune* під впливом лазерного опромінення вегетативного міцелію

Грибні полісахариди відомі своїми імуномодулюючими та протипухлинними, протівірусними та антимікробними властивостями (Reshetnikov et al., 2001; Villares et al., 2012). Вони входять до складу клітинної стінки грибів. Вперше в 1957 р. колективом вчених було перевірено біологічну активність базидієвих грибів. Зокрема, з *Boletus edulis* R. U. Vuerrum зі співавторами було виділено речовину з важливим інгібуючим впливом на клітини саркоми S-180 (Vuerrum et al., 1957). У 1966 р. було виділено полісахариди з плодових тіл грибів *Ganoderma lucidum*, які мали інгібуючу дію на пухлинні клітини саркоми S-180, аденокарциноми 755 та лейкемії L-1210 (Wachtel-Galor et al., 2011). Крім того, у деяких японських патентах 1975–1985 рр., які згадано в огляді Е. Ф. Соломко та І. О. Дудки (Соломко, Дудка, 1985), запропоновано способи одержання полісахаридів з онкостатичними властивостями з міцелію грибів роду *Coriolus*. У відділі мікології Інституту ботаніки М. Г. Холодного НАН України розроблена оригінальна технологія глибинного культивування міцелію *P. ostreatus* для одержання біомаси харчового призначення, яка є цінною харчовою домішкою з антисклеротичними, протипроменевими та онкостатичними властивостями (Бухало, 1988; Соломко, 1988; Соломко 1992). У результаті багаторічних досліджень створено технології отримання полісахаридовмісних лікарських препаратів з *Lentinus edodes*, *Schizophyllum commune* та *Coriolus versicolor* (Pizzoferrato, 2000; Wasser, 2002; Manzi, Sobieralski et al. 2012). Встановлено, що біологічно активні протеоглюкани складають значну частину полісахаридів. Ці полісахариди за допомогою ковалентних зв'язків з'єднані з білком. А основними діючими

компонентами цих білково-полісахаридних комплексів є високомолекулярні глюкани, глікани і гетерополісахариди (Reshetnikov et al., 2001). З грибів були виділені різні полісахариди, більшість з яких склалися з β -зв'язаних глюканів. Зокрема, лентинан було виділено з *Lentinus edodes*, плеуран – із видів *Pleurotus*, шизофіллан – з *Schizophyllum commune*, а ганодеран – з *Ganoderma lucidum* (Villares et al., 2012). Встановлено наявність полісахаридів у біомасі міцелію гриба *P. ostreatus* при культивуванні на різних субстратах (Крупнодъорова та ін., 2014). Отримано дані щодо синтезу ендополісахаридів штамми грибів *Ganoderma carnosum* Pat. та *Ganoderma oregonense* Murrill (Бороменський, Бісько, 2020). Для підвищення синтезу полісахаридів використовують живильні середовища, які містять у своєму складі складні органічні компоненти (Scherba et al., 1999; Adebayo-Tayo et al., 2011). Вченим Г. А. Аль-Маалі було встановлено стимулюючий вплив цитрату цинку на синтез екзополісахаридів (на 29 % більше) для міцелію гриба *Trametes versicolor* (Al-Maali, 2017).

Дослідження, проведені Н. Л. Поєдинок, показали, що, крім традиційних методів підвищення синтезу полісахаридів, основаних на процесах оптимізації складу живильного середовища для культивування міцелію грибів, є доцільним використовувати світло з різними спектральними характеристиками для стимуляції процесів накопичення зазначених сполук. Зокрема, у дослідженнях Н. Л. Поєдинок для покращення синтезу полісахаридів таких базидієвих грибів, як *Ganoderma lucidum* і *Lentinula edodes*, було використано як когерентне (632,8 нм, 541,5 нм, 488 нм), так і некогерентне (625 нм, 522 нм, 463 нм) світло низької інтенсивності. Найбільшу стимулюючу активність мало світло в червоному і синьому діапазоні довжин хвиль. Зокрема для *G. lucidum* кількість екзо- та ендополісахаридів зросла на 30,4–61,9 % (червоне світло), на 19,6–32,9 % (зелене світло) та на 10,8–64 % (синє світло). Для *L. edodes* кількість екзо- та ендополісахаридів зросла на 31,3–40,6 % (червоне світло), на 13,5–43,8 % (зелене світло) та на 13,5–50 % (синє світло). Причому ефективність

когерентного світла була на 10–30 % вища, ніж некогерентного (Поєдинок, 2015).

Нами було вперше отримано дані стосовно вмісту полісахаридів за дії лазерного опромінення на міцелій штамів *F. velutipes*, *P. ostreatus* та *S. commune*. Для штаму P-192 *P. ostreatus* результати виявилися такими: найефективнішим було опромінення зеленим світлом. За дії цього режиму опромінення кількість ендополісахаридів міцелію зроста найбільше – на 42,0 % відповідно до контролю. Для штамів P-108, P-155 та P-154 кількість ендополісахаридів міцелію зростала найменше – від 30,7 % до 35,8 % відповідно (рис. 4.1). Реакція міцелію штамів у відповідь на дію синього світла була трохи гіршою, порівняно з реакцією на зелене світло. Зокрема, за цього режиму фотостимуляції кількість ендополісахаридів міцелію зростала від 12,5 %, до 16,6 % для усіх досліджених штамів (рис. 4.1).

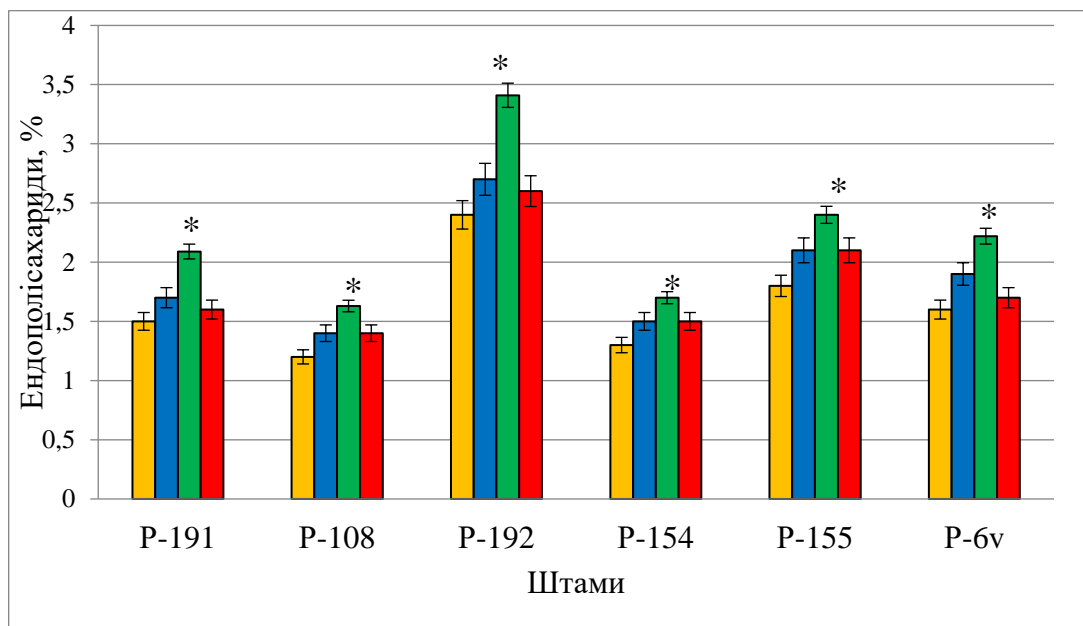


Рис. 4.1. Накопичення ендополісахаридів штамів *Pleurotus ostreatus* при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі за дії лазерного опромінення. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Лазерне опромінення міцелію червоним світлом викликало зростання ендополісахаридів міцелію для штамів P-108, P-155 та P-154 від 15,3 % до 16,6 % відповідно. Найнижчі показники за цього режиму опромінення було встановлено для штамів P-191, P-192 та P-6v – від 6,2 % до 6,6 % відповідно (рис. 4.1).

Дані щодо кількості екзополісахаридів були дещо нижчими та різнилися залежно від режиму опромінення. Опромінення зеленим світлом для штаму P-192 *P. ostreatus* було найефективнішим. За дії цього режиму опромінення вміст екзополісахаридів зріс на 30,5 % відповідно до контролю. Для штамів P-108, P-155 та P-6v було встановлено найменше зростання вмісту екзополісахаридів від 24,6 % до 25,8 %, порівняно з контролем (рис. 4.2). Кількість екзополісахаридів за дії опромінення міцелію синім світлом зростала менше, порівняно з опроміненням зеленим світлом, – від 11,6 %, до 20,0 % для усіх досліджених штамів. Лазерне опромінення міцелію червоним світлом було менш ефективним, порівняно з світлом довжиною хвилі 532 нм та 405 нм, але викликало зростання вмісту екзополісахаридів для усіх досліджених штамів від 9,2 % до 16,6 % відповідно (рис. 4.2).

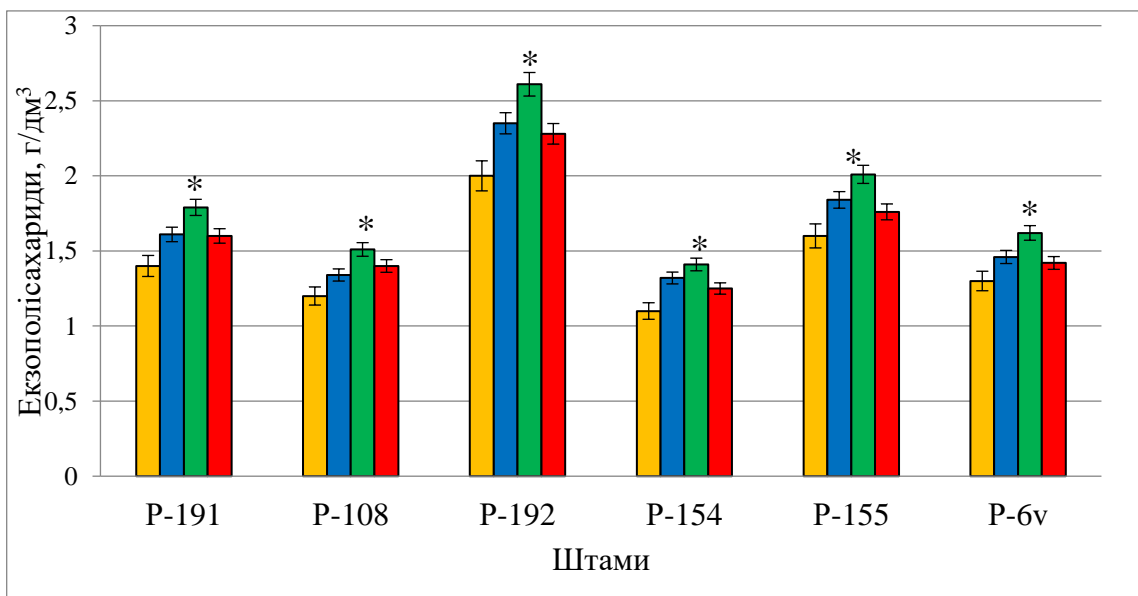


Рис. 4.2. Накопичення екзополісахаридів штамів *Pleurotus ostreatus* при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі за дії лазерного опромінення. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для штамів гриба *S. commune* протягом всього терміну культивування найвищий показник накопичення екзополісахаридів був зафіксований після опромінення міцелію червоним світлом. За дії цього режиму опромінення найкраща реакція у відповідь на дію світла спостерігалася для штаму S.c.-03 – кількість екзополісахаридів зросла на 70,7 % відповідно до контролю. Для штамів S.c.-02 та S.c.-01 концентрація екзополісахаридів збільшилася на 62,5 % та на 66,7 % відповідно. Лазерне опромінення синім світлом збільшило кількість екзополісахаридів для усіх досліджених штамів у межах від 31,2 % до 33,4 %. Опромінення міцелію зеленим світлом викликало зростання кількості екзополісахаридів для усіх досліджених штамів від 11,7 % до 19,5 % відповідно (рис. 4.3).

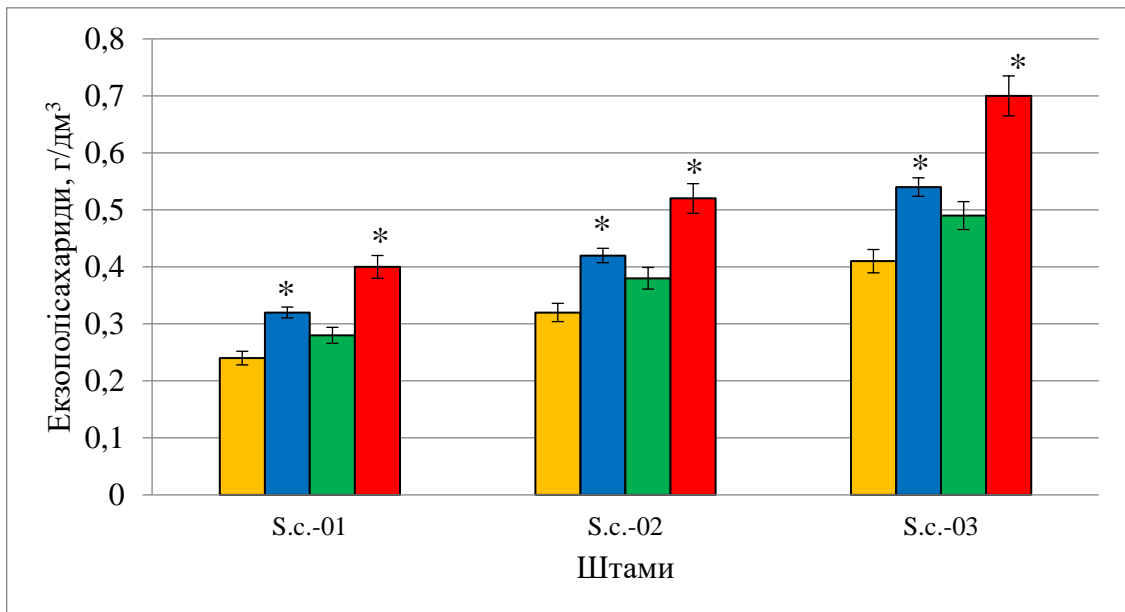


Рис. 4.3. Накопичення екзополісахаридів штамів *Schizophyllum commune* за дії лазерного опромінення при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Дослідження синтезу екзополісахаридів штамами *F. velutipes* під дією лазерного опромінення показує, що опромінення міцелію зеленим світлом є найефективнішим. За дії цього режиму опромінення найкраща реакція спостерігалася для штаму F-03 – кількість екзополісахаридів зросла на 51,2 %

відповідно до контролю (рис. 4.4). Для штамів F-107, F-vv, F-103 та F-04 концентрація екзополісахаридів збільшилася від 30,7 % до 40 % відповідно. Лазерне опромінення синім світлом збільшило кількість екзополісахаридів для усіх досліджених штамів у межах від 14,2 % до 18,7 %. Опромінення міцелію червоним світлом викликало зростання кількості екзополісахаридів для усіх досліджених штамів гриба *F. velutipes* від 12,5 % до 15,3 % відповідно (рис. 4.4).

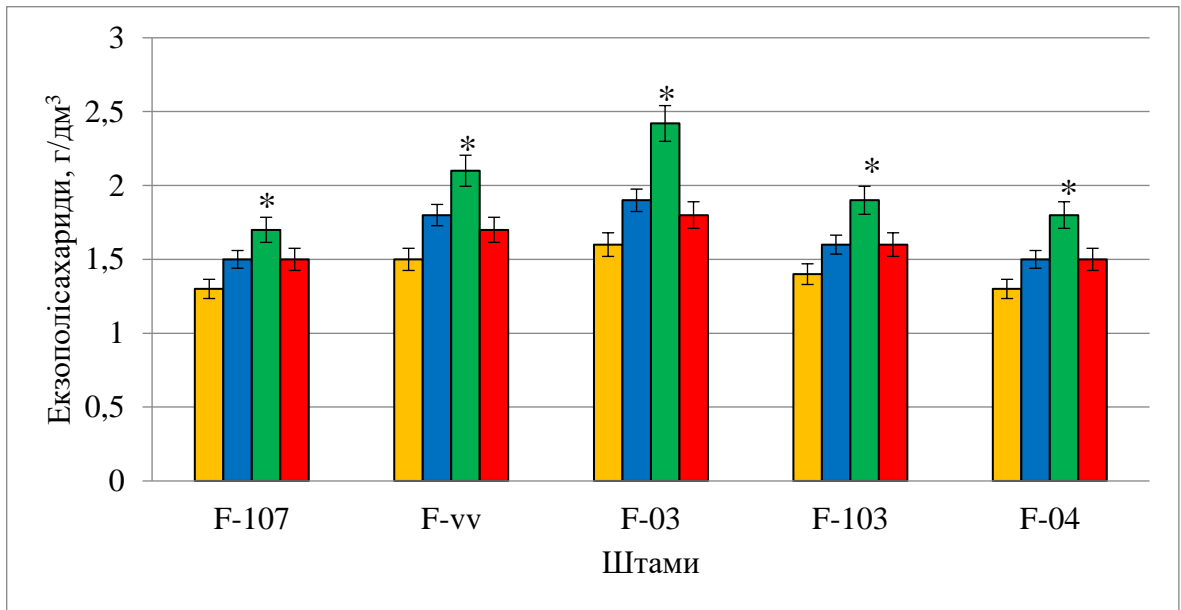


Рис. 4.4. Накопичення екзополісахаридів штамів *Flammulina velutipes* під дією лазерного опромінення при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для досліджених штамів гриба *F. velutipes* нами було встановлено вміст ендopolісахаридів у біомасі за дії лазерного опромінення. Для штаму F-03 найефективнішим було опромінення зеленим світлом – кількість ендopolісахаридів міцелію зросла на 45,2 % відповідно до контролю. Для штамів F-107, F-vv, F-103 та F-04 показник кількості ендopolісахаридів збільшився від 16,6 % до 24,1 % відповідно (рис. 4.5). Також нами була виявлена реакція міцелію у відповідь на дію синього світла – кількість ендopolісахаридів міцелію зростала від 11,1 %, до 19 % для усіх досліджених штамів. Лазерне опромінення міцелію червоним світлом викликало зростання ендopolісахаридів міцелію для

штамів F-vv та F-03 від 14,2 % до 16,6 % відповідно. За цього режиму опромінення було встановлено найнижчі показники для штамів F-107, F-103 та F-04 – від 6,8 % до 8,3 % відповідно (рис. 4.5).

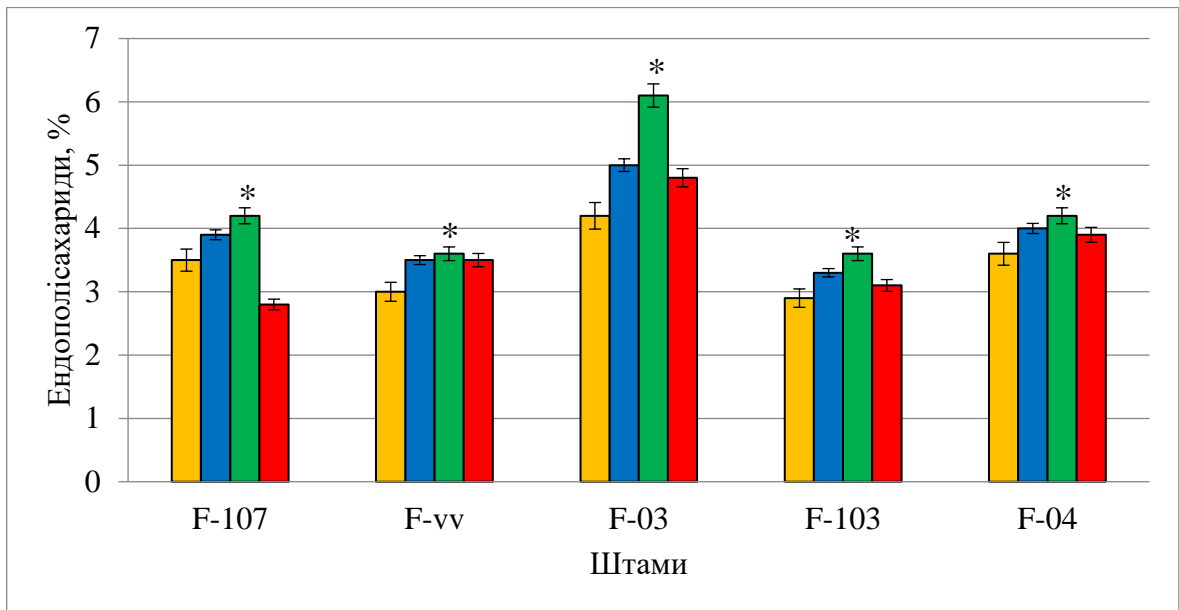


Рис. 4.5. Накопичення ендополісахаридів штамів *Flammulina velutipes* при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі за дії лазерного опромінення. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Вивчення синтезу полісахаридів досліджуваними грибами в усіх варіантах дослідження показало кореляцію залежності щодо накопичення біомаси і полісахаридів, підтвердило результати інших дослідників (Ліновицька та ін., 2011). Відомо, що у гриба *Blastocladiella emersonii* Cantino & Nyatt світло стимулює синтез полісахаридів та знижує активність глюкозо-6-фосфатдегідрогенази (Goldstein, Cantino, 1962). Кількість полісахаридів міцелію, який культивували на світлі, була вдвічі більшою, ніж в міцелії, культивованому без світла. Підвищений вміст полісахаридів може бути пов'язаний зі зниженням окислення глюкози, який викликаний більш низькою активністю ферменту глюкозо-6-фосфатдегідрогенази (Carlile, 1965). Отримані нами результати демонструють перспективність використання лазерного опромінення для цілеспрямованої регуляції синтезу полісахаридів. Водночас, виявлені нами

відмінності у фоточутливості грибів під час синтезу полісахаридів залежно від довжини хвилі світла робить необхідним подальший пошук більш ефективних режимів фотостимуляції.

Дослідження синтезу полісахаридів грибів *F. velutipes*, *P. ostreatus* та *S. commune* під впливом лазерного опромінення дало змогу встановити максимально ефективний режим фотоактивації міцелію.

Нами вперше були отримані оригінальні дані щодо впливу лазерного опромінення на синтез полісахаридів *P. ostreatus*, *F. velutipes* та *S. commune*. Встановлено, що спостерігається значне зростання кількості полісахаридів за дії опромінення міцелію зеленим світлом для *P. ostreatus*, *F. velutipes* та червоним світлом для *S. commune*. Зокрема, для *P. ostreatus* кількість ендо- та екзополісахаридів збільшилася на 30,5–42 %, для *F. velutipes* – на 45,2–51,2 %, а для *S. commune* кількість екзополісахаридів зросла на 70,7 % відносно контролю.

4.2. Вплив лазерного опромінення та концентрації глюкози на вміст каротиноїдів та продуктивність міцелію *Laetiporus sulphureus*

Каротиноїди виконують в організмі понад 20 біологічних функцій – від фоторецепції до захисту організму від перекисного окислення ліпідів (Бриттон, 1986). Виконуючи роль допоміжних пігментів фотосинтетичного апарату, каротиноїди відповідають за поглинання квантів двома піками в синьо-фіолетовій та синій областях спектра (420...490 нм) і певною мірою в зеленій (490...550 нм). У діапазоні від 400 нм до 550 нм вони, переважно, мають дві-три смуги поглинання. Максимуми їхнього поглинання залежать від замісників біля вуглецевого скелета, типу розчинника та кількості подвійних зв'язків (Гудвін, 1962). Із джерел літератури відомо, що гриби, у яких встановлено наявність мікохромних систем, мають каротиноїдні пігменти. Зазначені пігменти тісно пов'язані з клітинною мембраною і здатні зворотно окислюватися і відновлюватися (Жданова, Василевская, 1982). Відомо, що основними каротиноїдами у грибів є β -, γ - та α -каротини, лікопін, нейроспороксантин, торулародин, торулін, кантаксантин (Феофилова, 1994).

Каротиноїди у грибів беруть участь у захисті організму від дії несприятливих факторів зовнішнього середовища, стабілізують мембрани, є попередниками гормонів. Вони відіграють певну роль у процесах диференціації та у реакціях фототропізму і фототаксису (Гесслер и др., 2002, 2002а). Серед лікарських грибів одним з найбільш перспективних є базидіальний гриб *L. sulphureus* – продуцент каротиноїдів. Цей гриб все більше привертає до себе увагу вчених, оскільки він має унікальну здатність до активного синтезу каротиноїдних пігментів як серед грибів ксилотрофів, так і серед базидієвих грибів загалом (Велигодська, Федотов, 2012; Vachali et al., 2012). Згідно з дослідженнями А. Н. Сороки та співавторів міцелій гриба *L. sulphureus* у своєму складі міститься до 2 % каротиноїдів (Сорока та ін., 2002). Відомо, що міцеліальні каротиноїдні пігменти міцелію гриба *L. sulphureus* мають у своєму складі три фракції, які належать до ксантофілів, а саме кетокаротиноїдних кислот. А кількісне співвідношення фракцій міцеліальних каротиноїдів у загальному компонентному співвідношенні становить 6,4:86,7:6,9. Причому найбільш висока питома вага припадає на пігмент з тривіальною назвою летипорксантин (Mishyn, Zalashko, 2002). У дослідженнях Л. П. Дзигун зі співавторами показано, що міцелій гриба *L. sulphureus* містить у своєму складі ксантокаротин, максимумом поглинання якого складає 445 нм (Дзигун та ін., 2016). Відомо, що ксантокаротин може використовуватися у легкій промисловості як альтернатива штучним пігментам (Дзигун та ін., 2016). Оскільки каротиноїди мають різноманітну біологічну активність, таку як: протипухлинна, радіопротекторна, антимікробна, противірусна, антиоксидантна ((Jyonouchi et al., 1991; Jyonouchi et al., 1994; Дзигун та ін., 2016) та придатні для медичного застосування, то існує потреба у виділенні їх з природних джерел, одними з котрих і є базидієві гриби, серед яких найперспективнішим видом є *L. sulphureus*. Цей гриб може знайти широке застосування для отримання препаратів, що мають антиоксидантний захист (Велигодська, Федотов, 2016). Розроблено процес отримання препаратів міцеліальних каротиноїдів *Laetiporus*

sulphureus Ls-08 та *Fomes fomentarius* (L.) Fr. Ff-1201 та *Fistulina hepatica* (Schaeff.) Sibth Fh-18 і здійснено ідентифікацію каротиноїдних пігментів, отриманих із цих грибів препаратів, яку проводили шляхом спектрофотометричного вимірювання показників екстинкції їхніх 10 % розчинів в етиловому спирті (90 %) за довжини хвилі 350–500 нм з інтервалом 50 нм. Відповідно встановлено наявність трьох максимумів у спектрах поглинання каротиноїдних препаратів, що припадають на 420, 450 та 470 нм (Велигодська, Федотов, 2016), що характерно для спектра поглинання β -каротину (Бриттон, 1986). А крива екстинкції для міцеліального препарату штаму *F. hepatica* Fh-18 більш згладжена, що вказує на наявність у препараті лікопіну (Бриттон, 1986; Велигодська, Федотов, 2016). Гриби *Rhodotorula rubra* (Schimon) F.C. Harrison і *Rhodotorula glutinis* (Fresen.) F.C. Harrison також належать до продуцентів торулародину, торуліну і β -каротину. Вони накопичують 427 та 197 мг/кг каротиноїдів у сухій речовині біомаси (Komagata, 1992). Зовсім нещодавно відкрито ще один продуцент β -каротину, ним виявився гриб родини Dipodascaceae – *Yarrowia lipolytica* (Wick., Kurtzman & Herman) Van der Walt & Arx, який здатний продукувати 6,5 г/л каротиноїдів (Larroude et al., 2018). Досить давно було встановлено, що гриби у відповідь на світло виробляють пігменти, основними з яких є каротиноїди. У *Fusarium aquaeductuum* (Radlk. & Rabenh.) Lagerh. & Rabenh. світло посилює вироблення каротиноїдів (Eberhard et al., 1961). Механізм фотоіндукції каротиноїдів добре вивчений з *N. crassa* (Zalokar, 1954; 1955) та *F. aquaeductuum* (Rau, 1967a, b; Rau, 1969). Відомо про взаємозв'язок між радіоактивним опроміненням та синтезом каротиноїдів. Зокрема, встановлено що опромінення викликає зміни у синтезі каротиноїдів у штамів *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tirab. Зокрема, у штаму з позитивним радіотропізмом *A. versicolor* 99 після опромінення спостерігали збільшену у 3 рази кількість β -каротину, а для штаму *A. versicolor* 432 виявлено зменшення у 4 рази його синтезу (Громик, 2012). Із джерел літератури відомо про вплив синього світла на синтез каротиноїдів. Зокрема, біосинтез каротиноїдів у

більшості стрептоміцетів відбувається завдяки активації генів у відповідь на освітлення синім світлом довжиною хвилі 450–550 нм (Lee et al., 2001; Takano et al., 2005).

Нами вперше проведено дослідження можливості використання лазерного опромінення світлом різної довжини хвилі для покращення кількості каротиноїдів у міцелії *L. sulphureus* при культивуванні на середовищі з різною концентрацією глюкози. Для вивчення впливу концентрації глюкози на вміст каротиноїдів *L. sulphureus* за дії опромінення міцелій культивували на глюкозо-пептонному живильному середовищі з різними концентраціями глюкози (10 г/дм³, 8 г/дм³, 6 г/дм³, 4 г/дм³). Контролем був неопромінений міцелій, культивований на живильному середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³.

Отримані нами результати щодо кількості каротиноїдів у міцелії штамів *L. sulphureus* Ls-16, Ls-17, Ls-18 показали перспективність подальшого використання цих штамів для отримання зазначених пігментів. Зокрема, кількість каротиноїдів у міцелії досліджуваних нами штамів *L. sulphureus* при культивуванні на середовищі з концентрацією глюкози 10 г/дм³ у неопромінених варіантах дослідів була у межах 4,86±0,18–5,84±0,21 мг/г. У дослідженнях А. К. Велигодської зі співавторами вихід каротиноїдів з біомаси *L. sulphureus* становив 6,240±0,70 мг/г (Велигодська, Федотов, 2016). О. Н. Сорока зі співавторами отримали каротиноїди для штаму *L. sulphureus* M31 в кількості від 5,950 мг/г до 11,640 мг/г (Сорока, 2002а, 2002б). У дослідженнях Л. П. Дзигун для штаму 1518 *L. sulphureus* було отримано вміст каротиноїдів у кількості 7,7724±0,3724 мг/г (рис. 4.6).

Використання лазерного опромінення значно покращило кількість каротиноїдів у міцелії усіх досліджених нами штамів *L. sulphureus*. Крім того, якщо на середовищах зі зниженою концентрацією глюкози (8 г/дм³ та 6 г/дм³) відбувалося зменшення накопичення кількості каротиноїдів, то використання опромінення дало змогу зменшити негативний ефект, який було спричинено зменшенням концентрації глюкози у середовищі. Зокрема, опромінення міцелію

зеленим світлом на середовищі з 8 г/дм³ глюкози збільшувало кількість каротиноїдів, порівняно з контролем, для штамів гриба *L. sulphureus* в межах 37,1–44,8 %, винятком був штам Ls-17, для якого кількість каротиноїдів зросла найбільше – на 62,3 % (рис. 4.6). А кількість каротиноїдів опроміненого довжиною хвилі 532 нм міцелію на середовищі з 10 г/дм³ для усіх досліджених штамів зростала, порівняно з контролем, на 61,9–66,1 %. Кількість каротиноїдів для у міцелії усіх штамів гриба *L. sulphureus* на середовищі з 8 г/дм³ глюкози за дії опромінення синім світлом зростала від 15 % до 30,6 % відповідно до контролю, а на середовищі з 10 г/дм³ глюкози – на 32–46,7 % (рис. 4.6).

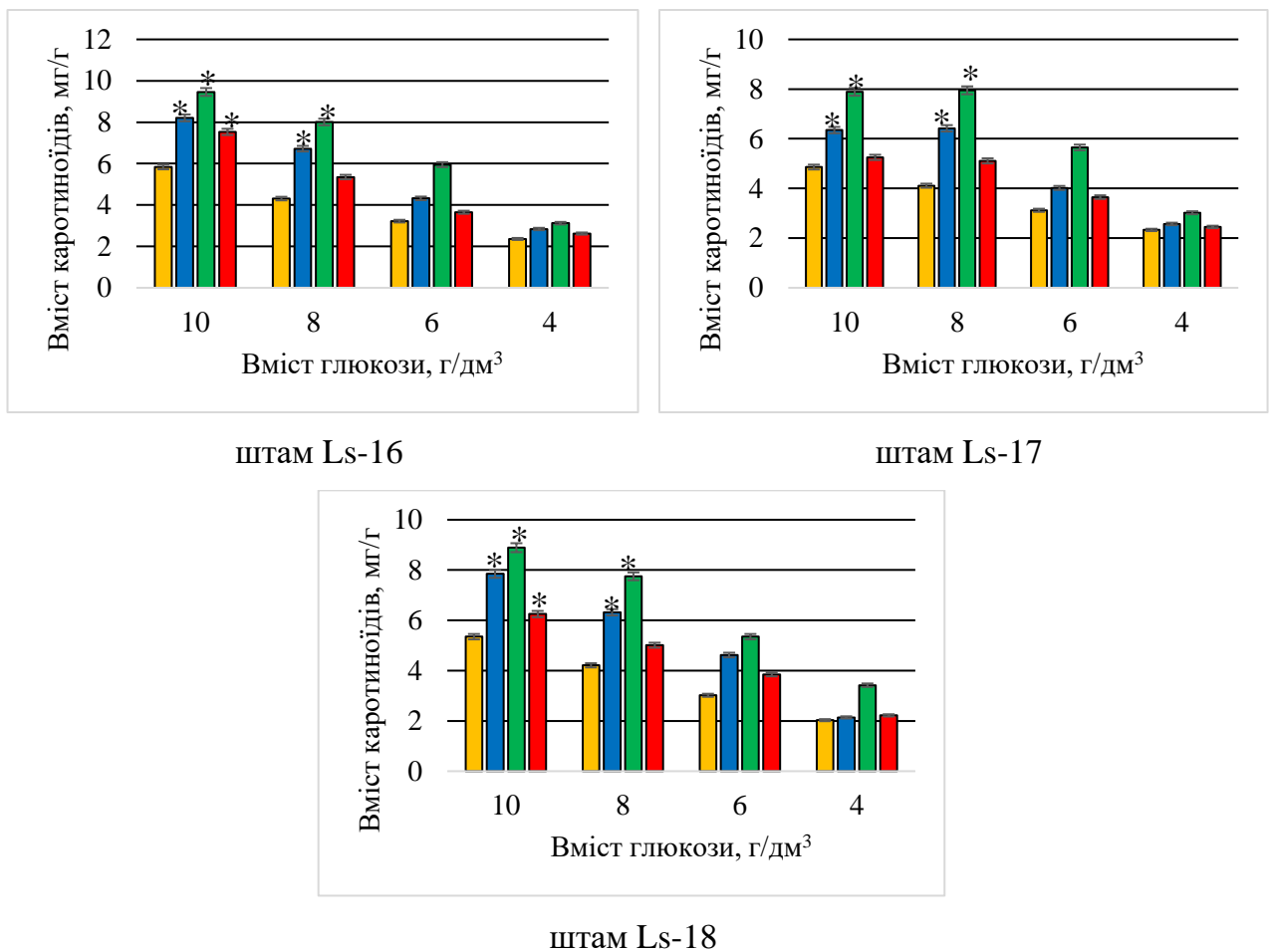


Рис. 4.6. Вплив концентрації глюкози на вміст каротиноїдів у міцелії штамів гриба *Laetiporus sulphureus* на глюкозо-пептонному середовищі за дії лазерного опромінення. 12 доба поверхневого культивування за температури 26±2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – P<0,05, порівняно з контролем

Опромінення червоним світлом збільшило вміст каротиноїдів лише на середовищі з 10 г/дм³ глюкози в межах 5,1–16,8 %, а для штаму Ls-16 кількість каротиноїдів зросла найбільше – на 28,9 % (рис. 4.6). Використання живильного середовища з 6 г/дм³ глюкози у поєднанні з лазерним опроміненням міцелію зеленим світлом збільшило вміст каротиноїдів лише для штаму Ls-17 на 16,2 %, для інших штамів цей показник був близьким до контролю. Опромінення міцелію, культивованого на середовищі з 6 та 4 г/дм³, сприяло зростанню каротиноїдів, порівняно з неопроміненим міцелієм, але їхня кількість була значно меншою за контроль. Відповідно використання опромінення не дало змоги нівелювати негативну дію, спричинену значним зниженням кількості глюкози у середовищі (6 та 4 г/дм³). Проте реакція міцелію на дію зеленого світла на середовищі з 6 та 8 г/дм³ глюкози була досить високою – кількість каротиноїдів зросла на 77,1–94,1 % (рис. 4.6).

Одним з важливих показників, які визначають економічну ефективність того чи іншого біотехнологічного процесу, є продуктивність, яка визначається за кількістю продукованих організмом речовин на одиницю об'єму середовища, витраченого на культивування цього організму. В нашому разі – кількість каротиноїдів у міцелії *L. sulphureus*, отриманого при культивуванні на живильному середовищі об'ємом 0,05 дм³.

Продуктивність синтезу каротиноїдів штамми гриба *L. sulphureus* на середовищі зі зниженими концентраціями глюкози різнилася. Зокрема, найкращою для усіх досліджених штамів була продуктивність на середовищі з 10 г/дм³ глюкози – від 15,79±1,02 до 18,98±0,98 мг/дм³. Відповідно зі зменшенням кількості глюкози у середовищі продуктивність також знижувалася. Зокрема, на середовищі з 8 г/дм³ глюкози продуктивність була на 37,6–45,6 % меншою, порівняно з контролем, на середовищі з 6 г/дм³ глюкози – на 64,5–69,5 %. А на середовищі з 4 г/дм³ глюкози продуктивність взагалі знижувалася аж на 79,4–83,7 % (рис. 4.7).

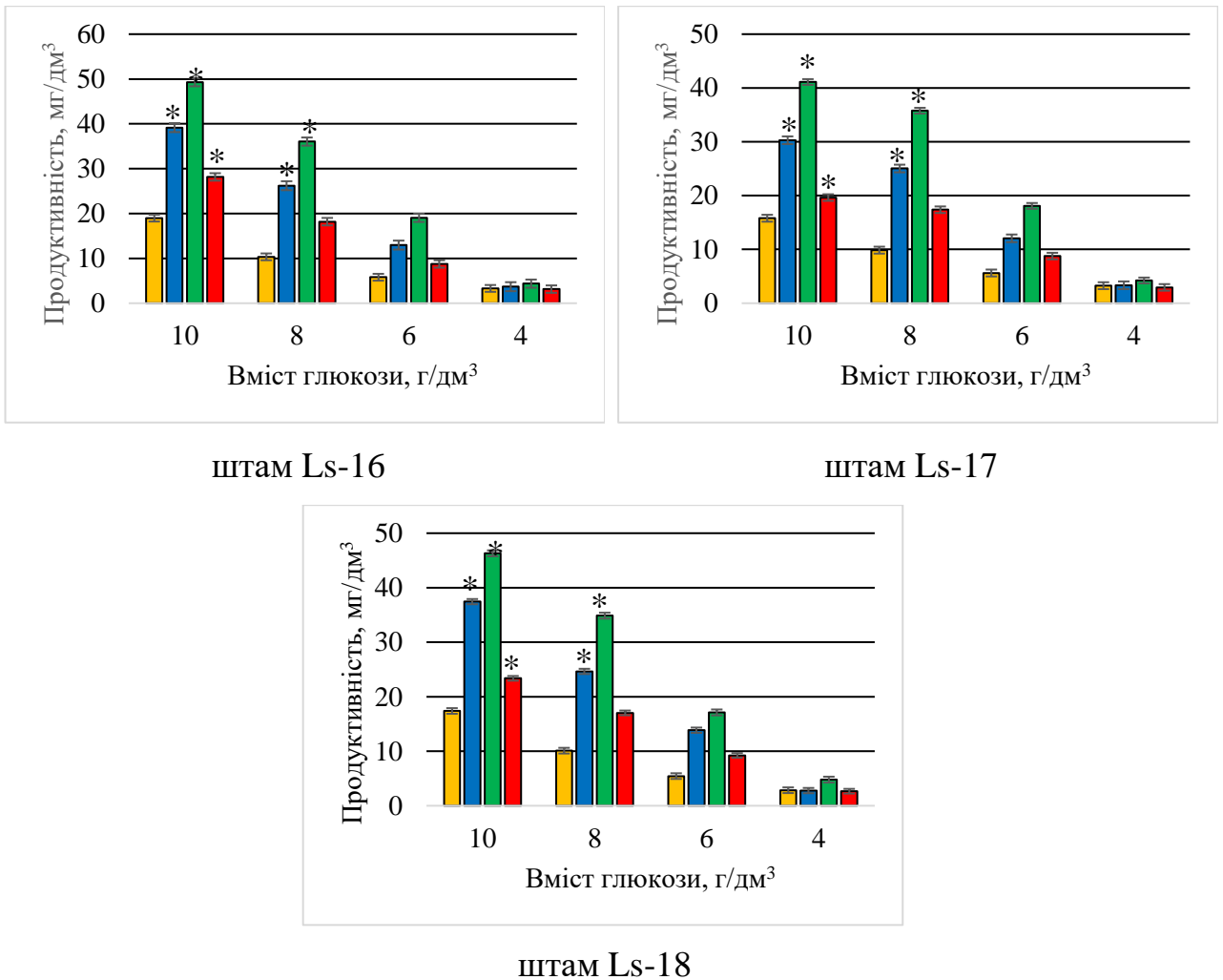


Рис. 4.7. Вплив концентрації глюкози на продуктивність синтезу каротиноїдів у міцелії штамів гриба *Laetiporus sulphureus* на глюкозо-пептонному середовищі за дії лазерного опромінення. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Використання лазерного опромінення дало змогу значно покращити продуктивність синтезу каротиноїдів штамми гриба *L. sulphureus* навіть на середовищі зі зниженою на 20 % концентрацією глюкози (8 г/дм³). Причому найефективнішим для усіх штамів було використання опромінення довжиною хвилі 532 нм. Крім того, продуктивність синтезу каротиноїдів неопроміненого міцелію на цьому ж середовищі зросла на 245,3–262,4 %. Використання середовища з 10 г/дм³ глюкози у комплексі з лазерним опроміненням дало змогу

збільшити продуктивність синтезу каротиноїдів всіма штамми гриба *L. sulphureus* на 159,6–166,3 % відповідно до контролю. А продуктивність каротиноїдів на середовищі з 8 г/дм³ глюкози за дії зеленого світла зростала від 89,9 % до 126,4 %, порівняно з контролем (рис. 4.7).

Опромінення міцелію довжиною хвилі 405 нм також покращувало продуктивність каротиноїдів, але меншою мірою, порівняно з впливом зеленого світла. Зокрема, продуктивність каротиноїдів для усіх штамів гриба *L. sulphureus* за дії синього світла виросла, порівняно з контролем, в межах 38,1–58,5 %. Варто зазначити, що хоча продуктивність на середовищі з 6 г/дм³ не перевищувала контроль, проте, порівняно з неопроміненим міцелієм, який культивували на цьому ж середовищі, продуктивність виросла аж на 220–228,5 % (рис. 4.7).

З літературних джерел відомо, що *L. sulphureus* здатний синтезувати каротиноїди переважно під впливом світла (Жданова, Василевская, 1982). Оскільки каротиноїди є вторинними метаболітами, можна регулювати їхній синтез, змінюючи умови культивування штамів-продуцентів, зі складом поживних середовищ включно. Відомо, що для збільшення накопичення каротиноїдів у міцелії *L. sulphureus* доцільно вводити в стандартне глюкозо-пептонне живильне середовище пептон у концентрації 5 г/дм³, а також пролін або валін (Velygodska et al., 2014). Також доведено, що джерело та кількість вуглецю можуть різко змінити біосинтетичну функцію грибних організмів (Pirog, 2010). Ю. Г. Приседський зі співавторами досліджували вплив опромінення за допомогою світлодіодних лазерів червоного (635 нм) та синього (405 нм) світла з потужністю 100 мВт на кількість пігментів (хлорофілів) у паростках рослин *Helianthus annuus* L., *Brassica napus* L., *Sinapis alba* (L.) Rabenh. Результати досліджень вказують на позитивний ефект лазерного опромінення на вміст пігментів. Зокрема, на вміст хлорофілу *a* і хлорофілу *b* вірогідно впливало комплексне (червоне і синє світло) лазерне опромінення (Приседський, Гутянська, 2017).

Аналіз результатів наших досліджень для штамів гриба *L. sulphureus* показує, що для збільшення вмісту каротиноїдів можна використовувати глюкозо-пептонове середовище з концентрацією глюкози 10 і 8 г/дм³ у поєднанні з опроміненням міцелію зеленим світлом. За цих умов було виявлено збільшення вмісту каротиноїдів у міцелії з 37,1 % до 66,1 %. Варто зазначити, що, порівнюючи вміст каротиноїдів міцелію опроміненого з неопроміненим міцелієм, який культивували за однакових умов на середовищах зі зниженою концентрацією глюкози (8 та 6 г/дм³), бачимо, що цей показник значно зростає, навіть більше, ніж під час використання глюкозо-пептонного середовища з концентрацією глюкози 10 г/дм³. Цей факт ще раз підтверджує, що зниження концентрації глюкози сприяє зростанню фотостимулюючого ефекту. На нашу думку, це відбувається завдяки реакції грибного організму на стресові умови, які виникають внаслідок зменшення кількості вуглецю в живильному середовищі. В результаті відбувається швидка адаптація грибного організму до негативних змін умов навколишнього середовища.

4.3. Вплив лазерного опромінення на кількість білка у міцелії

Pleurotus ostreatus, *Flammulina velutipes*, *Schizophyllum commune* та *Laetiporus sulphureus*

Станом на сьогодні гриби є цінними біологічними об'єктами, які використовують для отримання білка. Адже, культивуючи гриби на живильному середовищі, яке має у своєму складі, наприклад, целюлозу, можна отримати 20 % від сухої маси вмісту білка в міцелії. Якщо використовувати оптимізоване за кількістю необхідних компонентів живильне середовище, то вміст білка у грибній біомасі може сягати до 30 %, цей показник є більшим, ніж у багатьох овочів та злакових культур. Загалом для покращення кількості міцеліального білка застосовують традиційні підходи. Зокрема, вплив джерел вуглецю, азоту, мікроелементів та різних органічних добавок (Величко та ін., 2011).

Нами вперше проведено дослідження можливості використання опромінення когерентним світлом різної довжини хвилі для збільшення

кількості білка у міцелії *P. ostreatus*, *F. velutipes*, *S. commune* та *L. sulphureus*. Зокрема, нами було встановлено зростання кількості білка у міцелії *P. ostreatus* за дії лазерного опромінення. Для штаму Р-192 гриба *P. ostreatus* вміст загального білка зріс на 36,3 % відповідно до контролю за дії опромінення зеленим світлом (рис. 4.8). Для штамів Р-191 та Р-155 вміст білка збільшився на 32,3 % та на 32,9 % відповідно за дії цього ж режиму опромінення. Для штамів Р-108, Р-154 та Р-6v показник кількості білка зростав від 24,5 % до 32,5 % відповідно. Лазерне опромінення червоним світлом привело до зростання вмісту білка для усіх досліджених штамів у межах від 6,3 % до 14,8 %. Опромінення міцелію синім світлом викликало зростання білка міцелію для усіх досліджених штамів *P. ostreatus* в межах від 17,6 до 27 % відповідно (рис. 4.8).

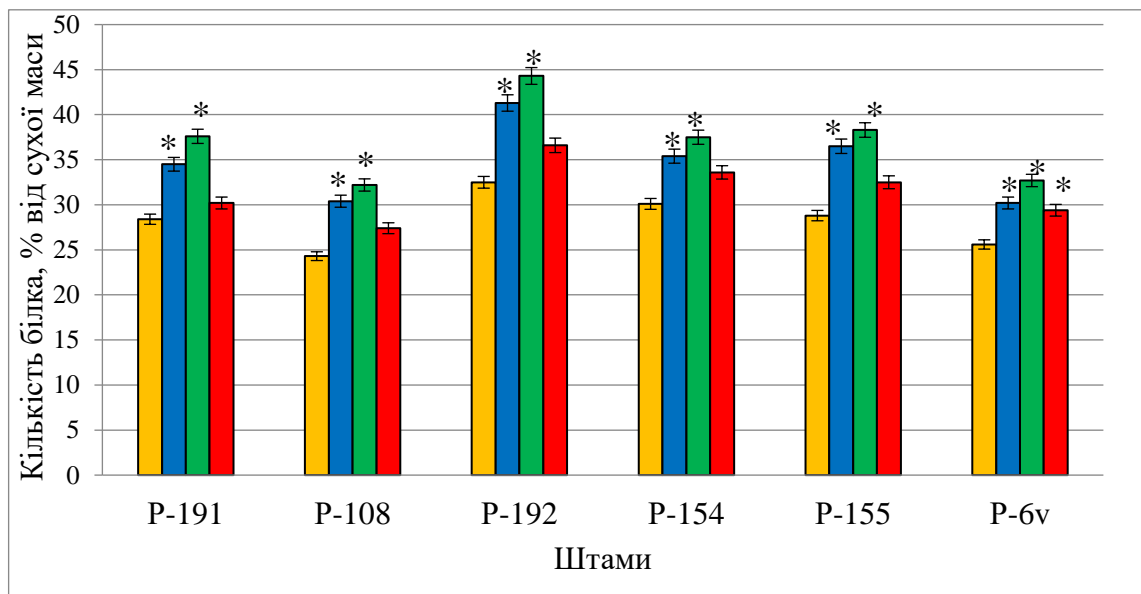


Рис. 4.8. Кількість білка у міцелії штамів *Pleurotus ostreatus* при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі за дії лазерного опромінення. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °С. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для *F. velutipes* штаму F-03 кількість білка у міцелії зросла на 28,2 % відповідно до контролю за дії опромінення зеленим світлом (рис. 4.9). Для штамів F-04 та F-103 вміст білка збільшився на 25,2 % та на 17,9 % відповідно. Для штамів F-vv та F-107 кількість білка зростала на 19,3 % та на 22,1 %

відповідно. Також нами була виявлена реакція міцелію у відповідь на дію синього світла. Зокрема, кількість білка міцелію за цього режиму стимуляції зростала від 10,1 % до 17,3 % для усіх досліджених штамів гриба *F. velutipes* відповідно. Лазерне опромінення міцелію червоним світлом викликало незначне зростання вмісту білка міцелію для усіх досліджених штамів від 2,2 % до 5,1 % відповідно (рис. 4.9).

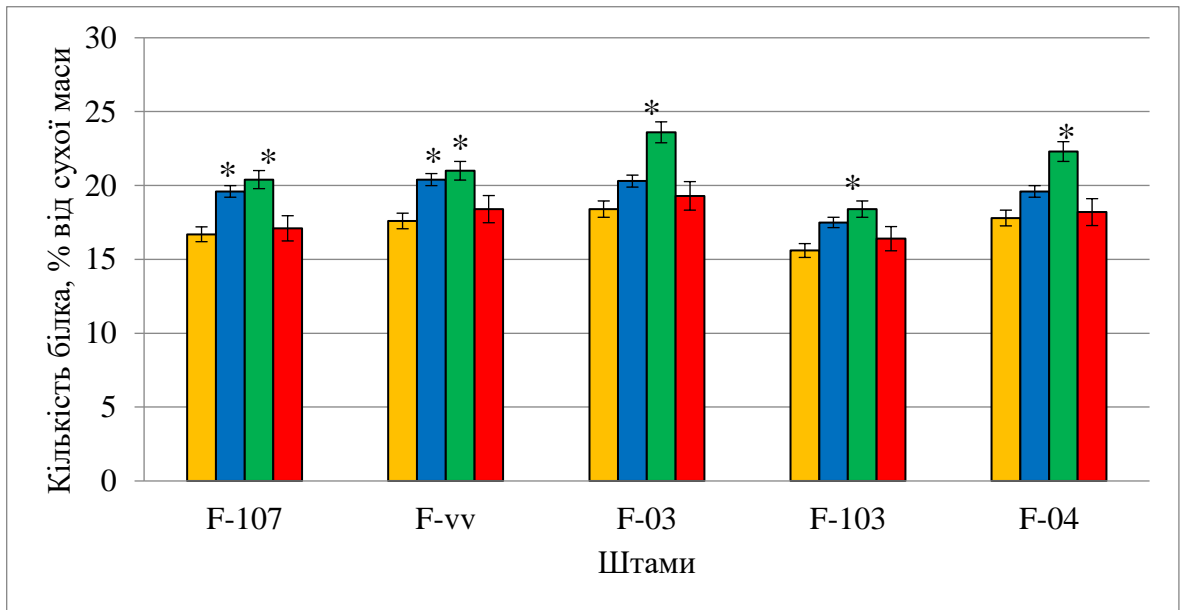


Рис. 4.9. Кількість білка у міцелії штамів *Flammulina velutipes* при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі за дії лазерного опромінення. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для лікарського гриба *S. commune* нами вперше отримані результати, які дають змогу стверджувати, що для збільшення вмісту білка у міцелії цього виду гриба найефективнішим є опромінення міцелію червоним світлом. Для штамів S.c.-03 кількість білка зросла на 29,4 % відповідно до контролю за дії цього режиму опромінення (рис. 4.10). Для штамів S.c.-01 та S.c.-02 вміст білка збільшився на 20,7 % та на 19,8 % відповідно. Для *S. commune* менш ефективним виявилось лазерне опромінення міцелію синім світлом. Кількість білка зросла для штамів S.c.-03, S.c.-01 та S.c.-02 від 4,2 % до 9 % відповідно. Опромінення зеленим світлом викликало незначне зростання кількості білка міцелію для усіх досліджених штамів у межах від 3 % до 5,8 % (рис. 4.10).

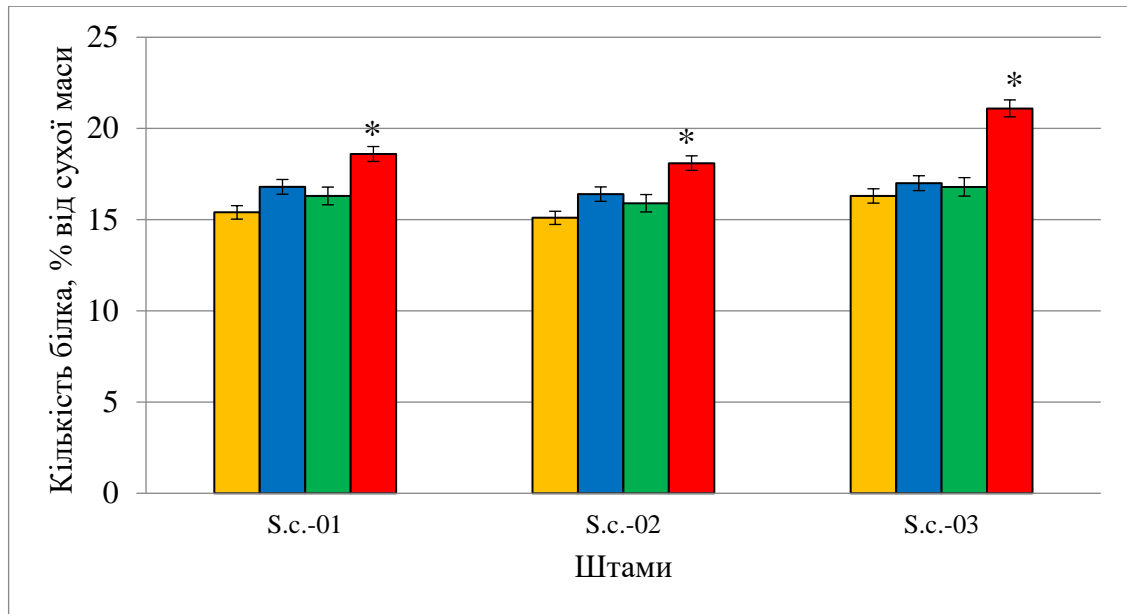


Рис. 4.10. Кількість білка у міцелії штамів *Schizophyllum commune* при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі за дії лазерного опромінення. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для штамів *L. sulphureus* протягом всього терміну культивування найвищий показник вмісту білка був зафіксований після опромінення міцелію зеленим світлом – для штаму Ls-16 вміст білка міцелію збільшився на 20,2 % відповідно до контролю (рис. 4.11). Для штамів Ls-18 та Ls-17 вміст білка збільшився на 11,1 % та на 16 % відповідно. Лазерне опромінення синім світлом незначно збільшило кількість білка для усіх досліджених штамів у межах від 4,9 % до 7,1 %. Опромінення міцелію червоним світлом також викликало незначне зростання кількості білка міцелію для усіх досліджених штамів від 3,7 % до 7,1 % відповідно (рис. 4.11).

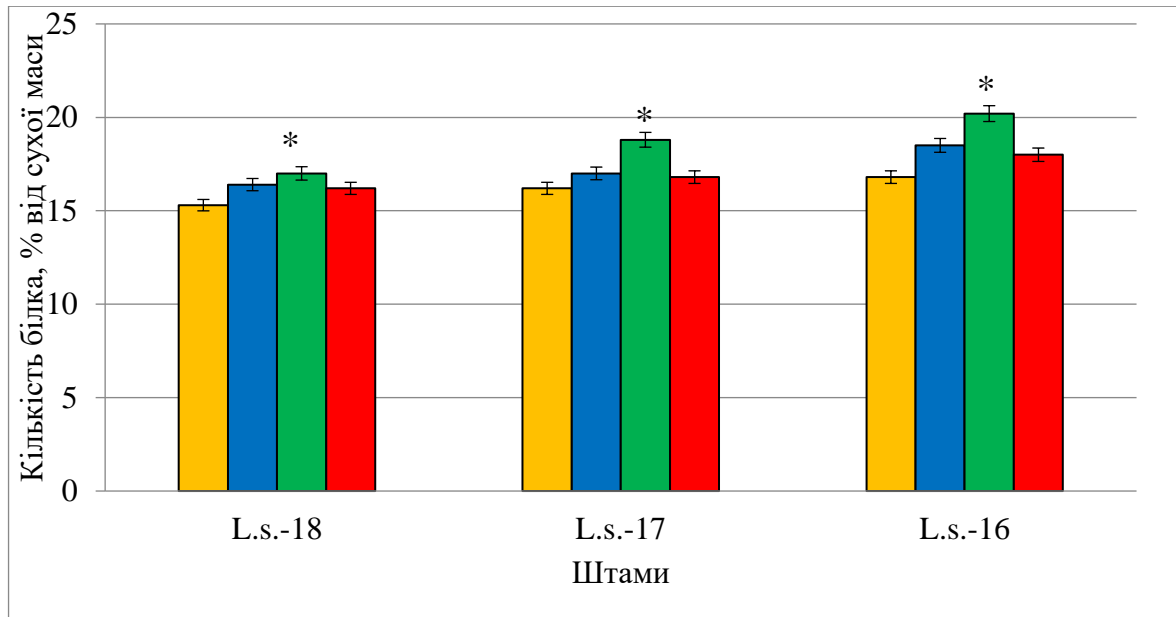


Рис. 4.11. Кількість білка у міцелії штамів *Laetiporus sulphureus* при культивуванні на глюкозо-пептонному середовищі за дії лазерного опромінення. 12 доба поверхневого культивування за температури 26 ± 2 °C. ■ – без опромінення; ■ – 405 нм; ■ – 532 нм; ■ – 635 нм. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

З літературних джерел відомо, що у *N. crassa* під час його культивування на світлі змінюється у позитивну сторону секреція деяких білків (Kallies et al., 1992). Під час освітлення міцелію *Trichoderma reesei* E. G. Simmons спостерігали підвищену регуляцію генів, що беруть участь в обміні білків (Schuster et al., 2007). Також у вирощених на світлі клітинах *Blastocladiella emersonii* Cantino & Nyatt було виявлено зростання вмісту білка більш ніж на 30 % (Goldstein, Cantino, 1962). Отримані нами результати можна пояснити з того погляду, що лазерне світло може відновлювати мембранний та генетичний апарат клітини, активувати ферменти антиперекисного захисту шляхом підвищення антиоксидантного та протекторного захисту. Це приводить до стимуляції зростання синтезу нуклеїнових кислот, структурних білків та білків регуляторів (Hillenkamp, 1987; Быков, 2006).

Нами вперше були отримані результати щодо впливу лазерного опромінення на кількість білка у міцелії штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune*. Нами встановлено, що для штамів *P. ostreatus*,

L. sulphureus та *F. velutipes* найефективнішим є використання опромінення зеленим світлом – для штаму P-192 вміст білка збільшився на 36,3 %, для штаму Ls-16 вміст білка міцелію зріс на 20,2 %, а для штаму F-103 – на 28,2 %. Для штамів *S. commune* нами отримані результати, які дають змогу стверджувати, що найефективнішим є опромінення міцелію червоним світлом – вміст білка у міцелії штаму S.c.-03 збільшився на 29,4 %.

Основні результати досліджень, що наведені в розділі 4, було опубліковано в низці наших публікацій (Reshetnyk, 2020; Решетник, 2020; Решетник, Приседський, 2020).

РОЗДІЛ 5. ФОТОІНТЕНСИФІКАЦІЯ ФЕРМЕНТАТИВНОЇ АКТИВНОСТІ ШТАМІВ ДОСЛІДЖЕНИХ ВИДІВ ГРИБІВ

5.1. Каталазна активність штамів досліджених видів грибів за дії лазерного опромінення

Каталаза в живих організмах виконує важливі функції, пов'язані з розщепленням пероксиду водню, який утворюється під час дисмутації супероксидного аніону та за аеробного окиснення відновлених флавопротеїдів (Лобанюк, 2011). Цей фермент використовується як компонент біосенсорів для кількісного визначення вмісту пероксиду водню й етанолу в біологічних об'єктах (Королева и др., 2002). Каталазу також застосовується для наукових досліджень, в медицині, фармакології, текстильній та харчовій промисловостях. Препарати цього ферменту використовують у клінічній діагностиці у складі диференційно-діагностичних живильних середовищ для виявлення та обліку патогенних і умовно-патогенних мікроорганізмів (Шамардин и др., 1988). Каталазу є одним із компонентів антиоксидантного захисту рослинної клітин (Bolwell, Wojtaszek, 1997). Основним джерелом для отримання каталази є печінка тварин, проте такий препарат має високу вартість (Voloshko et al., 2013). Однак, перспективним джерелом отримання цього ферменту можуть бути базидієві гриби, які останнім часом використовуються для його отримання. Розроблено методи отримання ферментів каталази та пероксидази поза- і внутрішньоклітинного походження і отримані нові антиоксидантні ферменти, які мають унікальні властивості і перспективи застосування в різних галузях промисловості та наукових досліджень (Maestro et al., 1993; Lung et al., 2011). Дослідження з вивчення активності ферментів, які здійснюють антиоксидантний захист клітин, проведені Н. Л. Поєдинок, показують, що після опромінення посівного міцелію в різних діапазонах довжин хвиль й когерентності інгібувало активність позаклітинної пероксидази. Водночас когерентне світло збільшувало активність внутрішньоклітинної пероксидази в 15–20 разів. А опромінення *I. obliquus* когерентним світлом як в синьому, так і червоному діапазонах довжин

хвиль, навпаки, збільшувало активність позаклітинної каталази в 30 разів відносно контролю, тоді як некогерентне світло не викликало значних змін. Світлові впливи у досліджених режимах практично не змінювали активності внутрішньоклітинної каталази (Поєдинок, 2015).

Нами встановлено, що реакція на опромінення різнилася залежно від спектральних характеристик опромінення та індивідуальних особливостей грибів. Отримані результати показують відмінність вивчених штамів в активності каталази КФ та МГ. Зокрема, найвищий показник каталазної активності культурального фільтрату та гомогенату неопроміненого міцелію було зафіксовано для штаму Р-191 *P. ostreatus* ($2485,25 \pm 19,23$ мкат/л та $2626,69 \pm 21,31$ мкат/г). Найнижче значення екстрацелюлярної каталази було у штаму Р-108 ($2327,10 \pm 19,23$ мкат/л). Найнижче значення активності каталази неопроміненого міцелію було встановлено для штаму Р-192 ($2510,42 \pm 18,62$ мкат/г). Це найімовірніше пояснюється індивідуальними характеристиками цих штамів (рис. 5.1).

Лазерне опромінення здійснювало позитивний вплив на активність каталази культурального фільтрату та гомогенату міцелію. Зокрема, у культуральному фільтраті максимум каталазної активності було зафіксовано в результаті опромінення синім лазером для штаму Р-191 *P. ostreatus* – $2986,72 \pm 11,26$ мкат/л (рис. 5.1). Зростання активності каталази у гомогенаті міцелію було встановлено для штаму Р-192 також за дії синього лазерного опромінення – на 29,6 %, порівняно з контролем. Дещо слабшою була реакція на вплив синього лазерного опромінення: для всіх штамів активність каталази у культуральному фільтраті зростала від 11,5 до 19,7 % (рис. 5.1). Активність міцеліальної каталази за даних умов опромінення зростала на 25,2–26,1 %. Лише для штамів Р-154 та Р-108 було встановлено вірогідний вплив червоного лазерного опромінення на КА фільтрату – цей показник збільшився на 9,2 % та 14,5 % відповідно. За цих умов опромінення відбулося зростання КА гомогенату міцелію для усіх штамів на 14,4–16,8 %, порівняно з контролем. Опромінення

зеленим лазером сприяло незначному зростанню активності каталази МГ лише для штамів Р-191 та Р-192 – на 18 % (рис. 5.1).

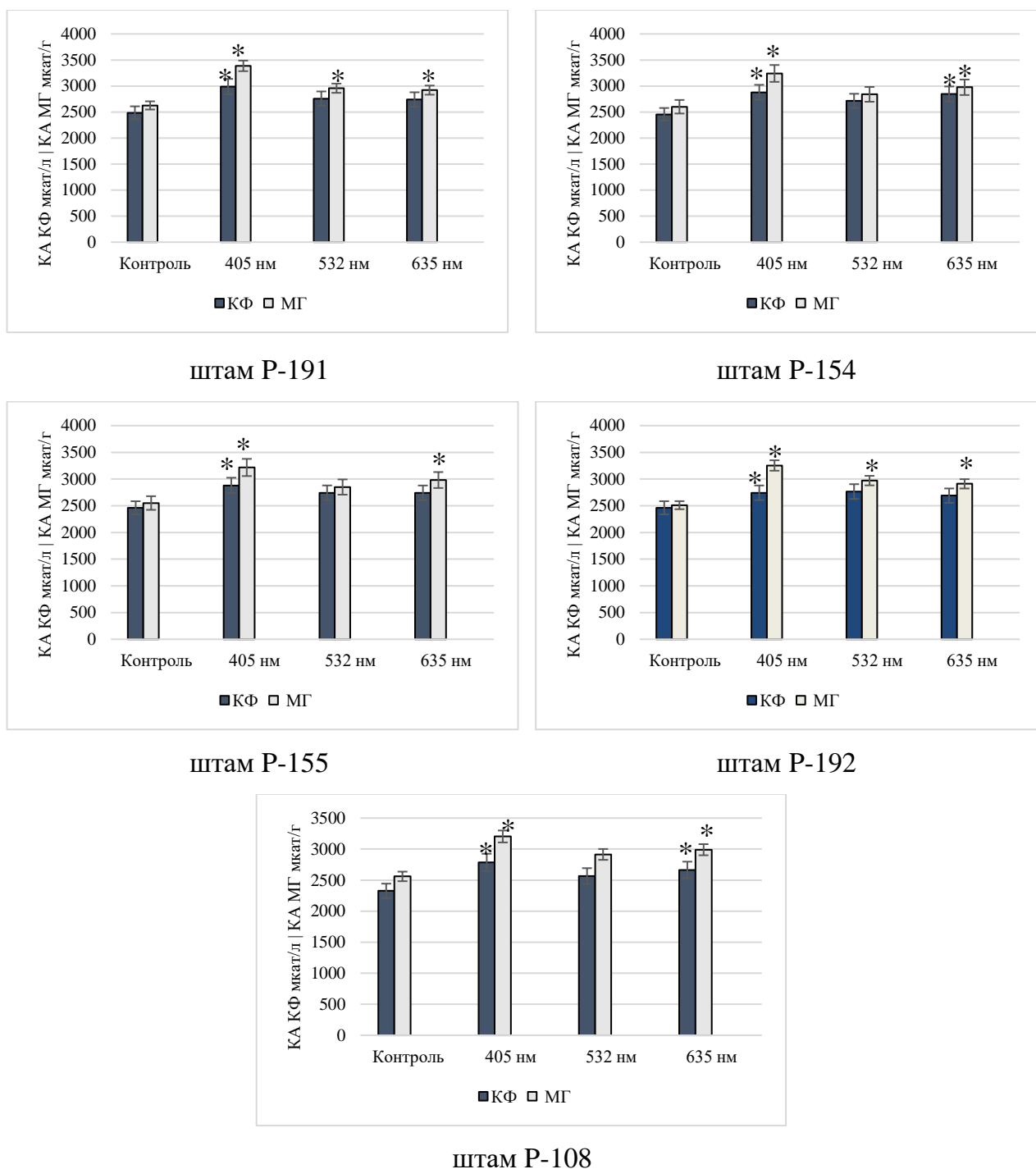


Рис. 5.1. Вплив лазерного опромінення міцелію на активність каталази культурального фільтрату та міцелію штамів *Pleurotus ostreatus*. КА – каталазна активність; КФ – культуральний фільтрат; МГ – гомогенат міцелію; * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Лазерне опромінення позитивно вплинуло на активність каталази культурального фільтрату та гомогенату міцелію штамів *F. velutipes*. Зокрема, у культуральному фільтраті максимум каталазної активності було встановлено в результаті опромінення синім світлом штаму F-04 *F. velutipes*. – $780,41 \pm 15,46$ мкат/л (табл. 5.1). Зростання активності каталази у гомогенаті міцелію було встановлено для штаму F-vv *F. velutipes* також за дії лазерного опромінення синім світлом – з $560,11 \pm 13,47$ мкат/г у контролі до $1203,66 \pm 20,31$ мкат/г у досліді. Трохи слабшою була реакція у відповідь на дію опромінення синім світлом для штамів F-03, F-103, F-107 та F-vv *F. velutipes* – активність каталази КФ достовірно зросла на 77,6–119,5 %, а КА МГ за цього режиму опромінення достовірно зросла для штамів F-03, F-103, F-107 та F-04 гриба *F. velutipes* від 67,2 до 123,2 % відповідно (табл. 5.1). Достовірне зростання активності каталази КФ за дії лазерного опромінення червоним світлом було встановлено лише для штамів F-107 та F-vv на 62,8–69,1 % відповідно, а збільшення КА МГ лише для штамів F-03, F-107 та F-vv гриба *F. velutipes* – від 58,8 до 67,2 % відповідно (табл. 5.1). Опромінення зеленим світлом достовірно збільшило показники КА КФ для штамів F-03, F-103, F-04 та F-vv *F. velutipes* на 43,3–77,7 % відповідно, активність цього ферменту гомогенату міцелію зросла від 45,4 до 110,7 % для штамів F-04, F-103 та F-vv гриба *F. velutipes* (табл. 5.1).

Таблиця 5.1. Вплив лазерного опромінення (тривалість 10 с) на каталазну активність культурального фільтрату та міцелію штамів *Flammulina velutipes*

Довжина хвилі, нм	КА КФ мкат/л · 10 ³		КА МГ мкат/г · 10 ³	
	M±m	% до контролю	M±m	% до контролю
1	2	3	4	5
штам F-03				
Контроль	354,62±19,24	100,00	589,42±20,76	100,00
405	778,44±19,18*	219,52	1019,21±26,92*	172,92
532	614,72±18,24*	173,35	819,46±19,25	139,03
635	748,52±11,36	211,20	985,39 ±14,87*	167,18

Продовження таблиці 5.1

1	2	3	4	5
штам F-103				
Контроль	385,25±14,16	100,00	526,69±16,19	100,00
405	747,72±11,26*	194,09	986,39±13,48*	187,28
532	657,5±14,28*	170,79	867,25±16,92*	164,66
635	642,55±17,26	166,78	820,52±19,52	155,79
штам F-04				
Контроль	361,16±17,04	100,00	450,88±18,88	100,00
405	780,41±15,46*	215,84	1006,39±16,73*	223,21
532	642,71±11,22*	177,75	950,12±15,44*	210,73
635	641,64±19,28	177,45	881,16±20,59	195,43
штам F-107				
Контроль	361,84±11,48	100,00	510,42±13,08	100,00
405	642,44±17,21*	177,56	853,34±19,72*	167,18
532	665,51±11,24	183,94	870,92±14,20	170,63
635	589,15±11,22*	162,84	810,46±12,87*	158,78
штам F-vv				
Контроль	387,10±11,03	100,00	560,11±13,47	100,00
405	745,61±18,24*	192,59	1203,66±20,31*	214,90
532	554,84±11,22*	143,30	814,16±13,74*	145,36
635	654,51±15,26*	169,07	890,20±18,66*	158,93

Примітки: КА – каталазна активність; КФ – культуральний фільтрат; МГ – гомогенат міцелію; $M \pm m$ – середнє арифметичне значення \pm похибка; * – $P < 0,05$, порівняно з контролем.

Результати впливу лазерного опромінення на каталазну активність культурального фільтрату та міцелію для штаму Ls-16 *L. sulphureus* виявилися такими. Каталазна активність культурального фільтрату за дії синього світла збільшилася на 112,9 %, а КА міцелію зросла на 118,6 %, порівняно з контролем (рис. 5.2). Опромінення зеленим світлом підвищило каталазну активність гомогенату міцелію на 108,6 %, а культурального фільтрату – на 75,8 %, порівняно з контролем. Опромінення міцелію червоним світлом збільшило каталазну активність культурального фільтрату на 75,5 %, а гомогенату міцелію – на 93,7 %, порівняно з контролем (рис. 5.2.).

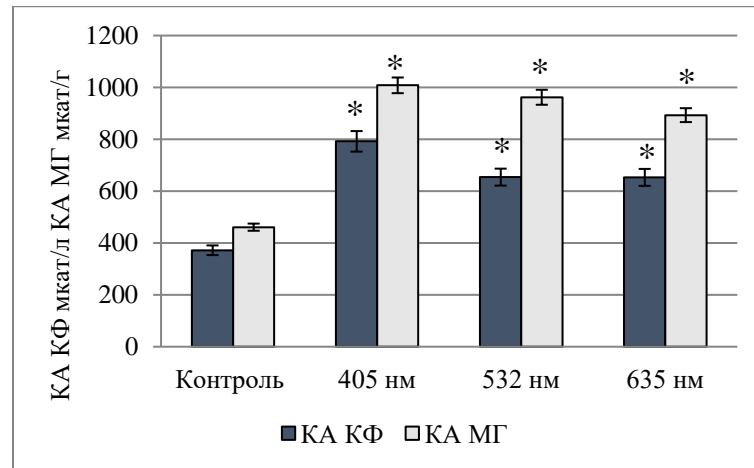


Рис. 5.2. Вплив лазерного опромінення міцелію на активність каталази штаму Ls-16 гриба *Laetiporus sulphureus*. КА – каталазна активність; КФ – культуральний фільтрат; МГ – гомогенат міцелію; * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для *S. commune* показники КА культурального фільтрату найкраще зросли для штаму S.c.-01 в результаті опромінення синім світлом – на 108,4 %, порівняно з контролем (рис. 5.3). Каталазна активність гомогенату міцелію максимально зросла також за дії синього світла для штаму S.c.-03 – на 111,4 %, порівняно з контролем. Опромінення червоним світлом було менш ефективним, але показники каталазної активності КФ найбільше зросли для штаму S.c.-01 – на 79,6 % відповідно до контрольного варіанта дослідження, а показники КА МГ найбільше зросли для штаму S.c.-02 – на 58,5 % більше за контроль (рис. 5.3). Опромінення зеленим світлом було також менш ефективним, порівняно з синім. Зокрема, КА культурального фільтрату найкраще зросла для штаму S.c.-02 – на 81,2 %, а КА гомогенату міцелію найбільше зросла також для штаму S.c.-02 – на 72 %, порівняно з контролем (рис. 5.3).

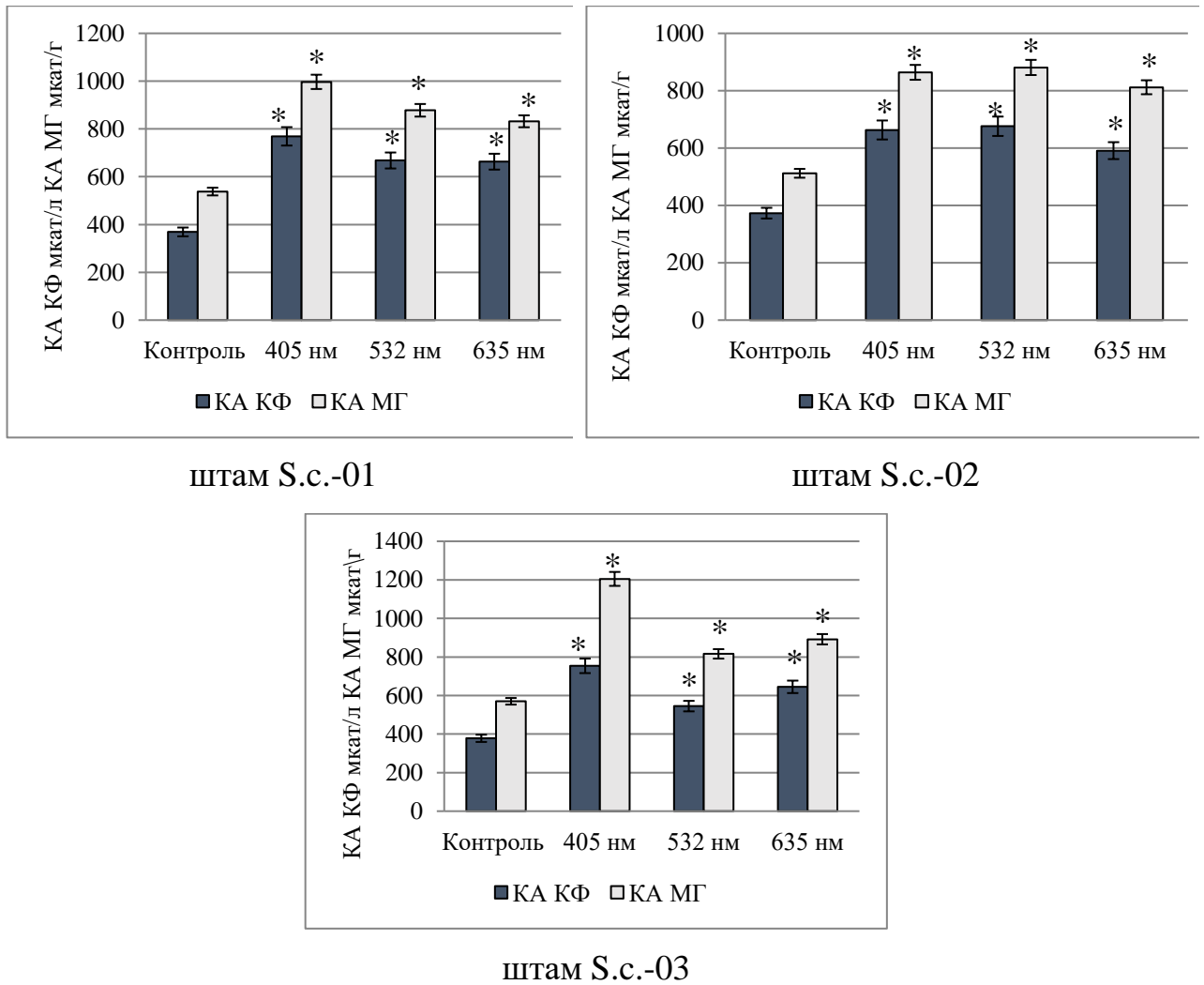


Рис. 5.3. Вплив лазерного опромінення міцелію на активність каталази штамів *Schizophyllum commune*. КА – каталазна активність; КФ – культуральний фільтрат; МГ – гомогенат міцелію; * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Аналіз результатів наших досліджень дає змогу зробити висновок, що лазерне опромінення довжиною хвилі 532 нм, 635 нм та 405 нм (енергетична доза опромінення $51,1 \text{ мДж}/\text{см}^2$) сприяє зростанню каталазної активності культурального фільтрату та гомогенату міцелію досліджених штамів. Зокрема, для штамів видів *P. ostreatus* та *F. velutipes* було встановлено найкращу реакцію міцелію на синє світло. Для штаму Ls-16 *L. sulphureus* доцільно використовувати опромінення зеленим світлом – було зафіксовано значне збільшення КА

культурального фільтрату та МГ. Для штаму S.c.-03 *S. commune* ефективним було використання опромінення червоним світлом.

Отже, нами вперше було проведено дослідження фоточутливості базидієвих грибів до когерентного монохроматичного світла, що дало змогу встановити загальні закономірності та індивідуальні особливості реакцій різних штамів на спектр світла і визначити ефективні параметри лазерної фотоактивації, які значно підвищують каталазну активність.

5.2. Пероксидазна активність штамів досліджених видів грибів за дії лазерного опромінення

Пероксидаза відіграє важливу захисну роль антиоксидантної системи організму від утворення токсичних сполук реакцій перекисного окиснення ліпідів (Кудінова, Бойко, 2001; Капустян та ін., 2004). Цей ензим бере активну участь у процесах делігніфікації деревини і регуляції процесів перекисного окиснення ліпідів (Рабинович и др., 2004). Пероксидазу виявлено у бактерій роду *Rhizobium* (Борисова и др., 1983; Свердловка и др., 1990; Решетникова и др., 1992). Здатність до синтезу пероксидази також виявлено у грибів, таких як-от: *Leptoxypium fumago* Woron.), *Albifimbria verrucaria* (Alb. & Schwein.) Ditmar, *Mucor hiemalis* Wehmer, *Coprinus cinereus* (Pers.) Rea, *Coniferiporia weirii* (Murrill) Kotl. & Pouzar, *Sporotrichum pulverulentum* Novobr., *Trametes maxima* (Mont.) Ryvardeen, *Phellinus igniarius* (L.) Quél. (Решетникова и др., 1992). Станом на сьогодні все більше відчувається дефіцит цього ферменту, оскільки основним джерелом його отримання є корені *Armoracia rusticana* P.G. Gaertn., В. Mey. & Scherb (Брантук, 2010). Також пероксидазу промислово використовують для детоксикації промислових відходів та відбілювання целюлозної пульпи, для потреб целюлозно-паперової промисловості з метою розкладання лігніну, а також як біосенсиори (Диксон, 1982; Витол и др., 1989; Ауце и др., 1990; Озерецковская и др., 1994; Kirby et al., 1995; Артемов и др., 2006; Dawkar et al.,

2008; Ghasemi et al., 2010; Krishnaveni and Kowsalya, 2011). Пероксидаза, отримана з хрону, широко використовується в діагностичних наборах для маркування антитіл (Ніколаєнко та ін., 2006), синтезу різних ароматичних хімічних речовин і видалення пероксидів з матеріалів, таких як харчові продукти і промислові відходи (Pomar et al., 2002).

Вирощування ксилотрофних грибів на сьогодні може стати перспективною економічною біотехнологією для переробки органічних відходів лігноцелюлози, що дасть змогу виробляти багаті на ензими продукти та сприятиме зменшенню забруднення навколишнього середовища (Obodai et al., 2003).

Реакція на опромінення різнилася залежно від спектральних характеристик опромінення та індивідуальних особливостей штамів. Зокрема, найвищий рівень індукції пероксидази у МГ та культуральному фільтраті було зафіксовано в результаті опромінення синім лазером для штаму P-191 *P. ostreatus* – на 396 % та 321,2 % більше за контрольні варіанти досліду (рис. 5.4). Для штамів P-155 та P-108, міцелій яких був опромінений синім лазером, показники активності пероксидази МГ зросли від 244,8 % до 373,8 % відповідно, а ПА культурального фільтрату зросла від 211,7 % до 311,9 % відповідно. Результати впливу червоного лазерного опромінення виявилися дещо іншими. Зокрема, найвищий рівень ферменту МГ було встановлено для штаму P-155, цей показник у 3,5 раза перевищував контроль (рис. 5.4). Для інших штамів рівень ПА МГ збільшився від 2,3 до 3,3 раза відповідно. Найвищий рівень індукції ензиму в КФ було встановлено для штаму P-191 (у 2,5 раза більше за контроль). Для штамів P-155 та P-108 ПА зростала від 98 % до 100 % відповідно. Опромінення міцелію зеленим світлом також сприяло зростанню ПА міцелію для усіх досліджених штамів. Зокрема, значне зростання ПА МГ було встановлено для штаму P-108 – на 236 % більше за контрольний варіант (рис. 5.4).

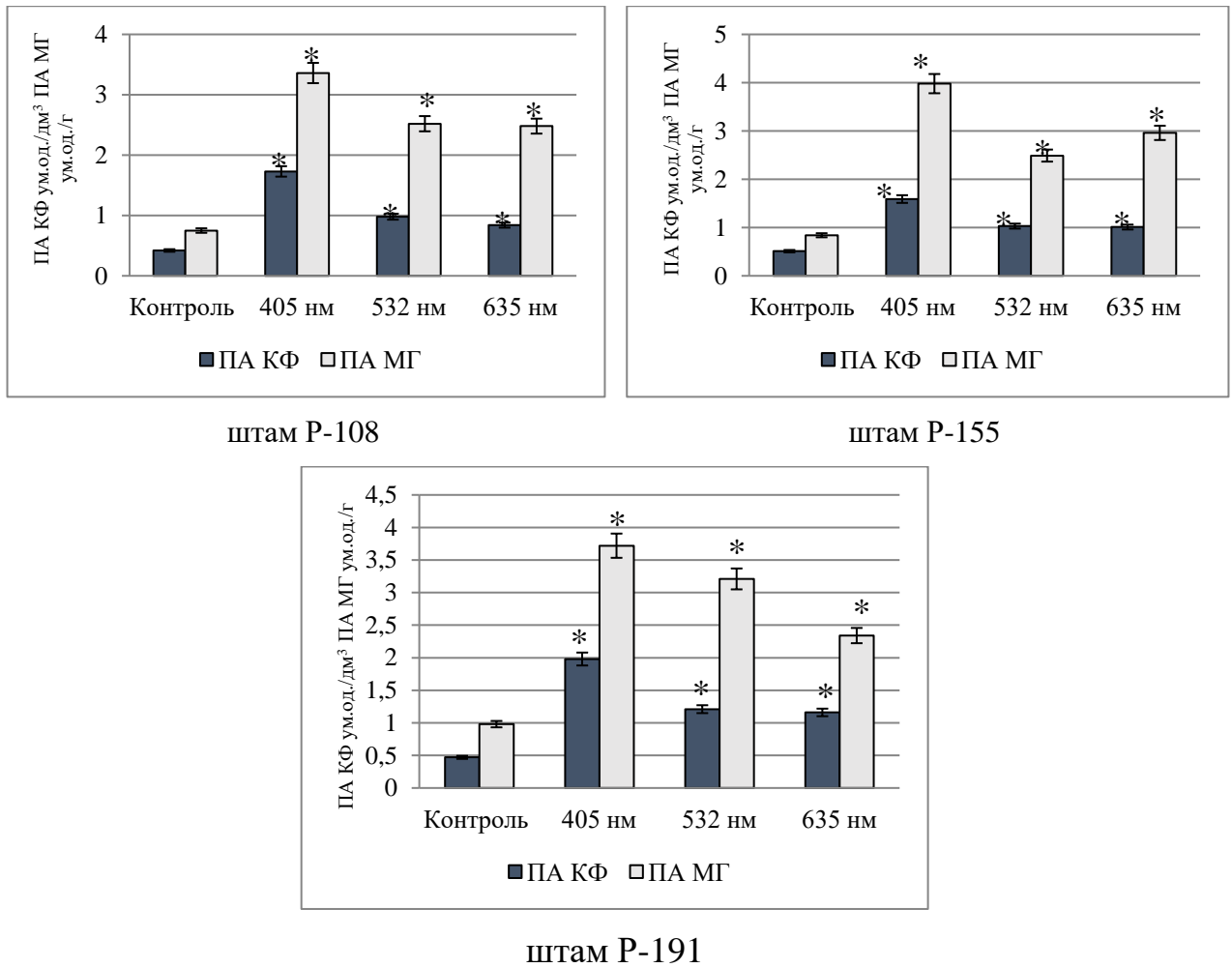


Рис. 5.4. Вплив лазерного опромінення міцелію на активність пероксидази штамів *Pleurotus ostreatus*. ПА – пероксидазна активність; КФ – культуральний фільтрат; МГ – гомогенат міцелію; * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Для інших досліджених штамів цей показник зріс від 196,4 % до 227,5 % відповідно. Значне зростання рівня індукції ензиму у КФ внаслідок впливу зеленого опромінення було встановлено для штаму P-191 (на 157,4 % більше за контроль). Для інших штамів результати були дещо нижчими (від 101,9 % до 133,3 % відповідно).

Для штамів *F. velutipes* результати дослідження були такими. Найвищий рівень пероксидази у МГ було зафіксовано в результаті опромінення синім лазером для штаму F-vv гриба *F. velutipes* – на 231,4 % більше за контрольний варіант досліду (рис. 5.5). Найвищу активність пероксидази КФ було зафіксовано для штаму F-03 за дії опромінення синім світлом – на 181,1 % більше

за контроль. Для штамів F-03 та F-04, міцелій яких був опромінений синім лазером, показники активності пероксидази МГ зросли від 179,7 % до 182,9 % відповідно, а ПА культурального фільтрату зросла від 96,8 % до 163,2 % відповідно для штамів F-vv та F-04 (рис. 5.5). Результати впливу червоного лазерного опромінення були такими. Зокрема, найвищий рівень активності ферменту МГ було встановлено для штаму F-vv, цей показник на 161,8 % перевищував контроль. Для штамів F-03 та F-04 рівень ПА МГ збільшився від 49,3 % до 98,1 % відповідно. Найвищий рівень активності ензиму в КФ було встановлено для штаму F-04 (на 91,4 % більше за контроль). Для штамів F-vv та F-03 ПА зростала від 35,6 % до 48,3 % відповідно (рис. 5.5).

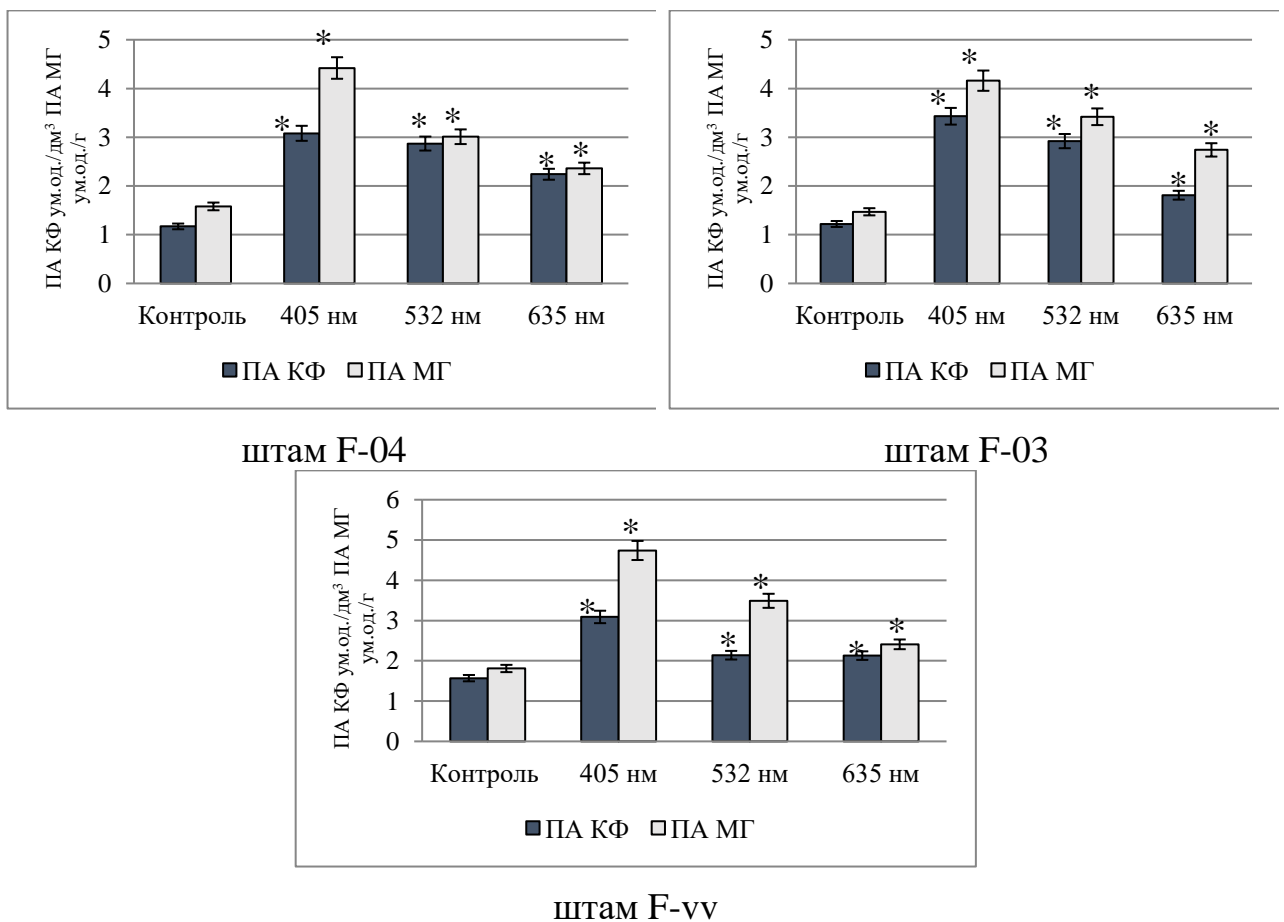
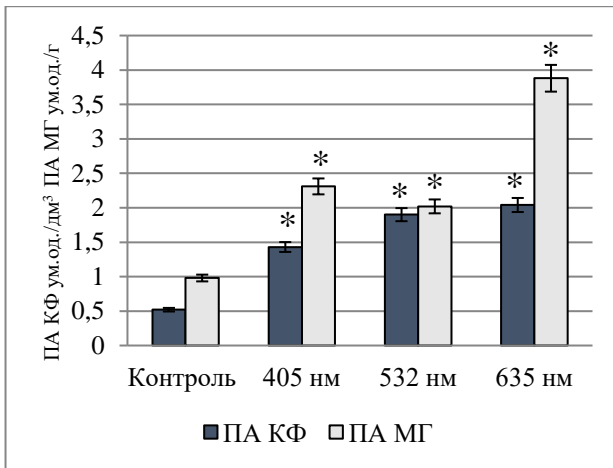


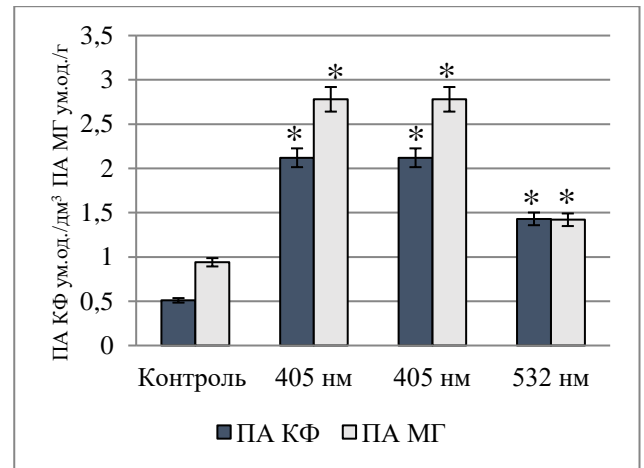
Рис. 5.5. Вплив лазерного опромінення міцелію на активність пероксидази штамів *Flammulina velutipes*. ПА – пероксидазна активність; КФ – культуральний фільтрат; МГ – гомогенат міцелію. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Опромінення міцелію зеленим світлом також сприяло зростанню ПА міцелію для усіх досліджених штамів. Зокрема, значне зростання ПА МГ було встановлено для штаму F-03 – на 132,6 % більше за контрольний варіант. Для інших досліджених штамів цей показник зріс від 90,5 % до 92,8 % відповідно. Значне зростання рівня індукції ензиму у КФ внаслідок впливу зеленого опромінення було встановлено для штаму F-04 (на 145,2 % більше за контроль). Для інших штамів результати було дещо нижчими (від 136,6 % до 139,6 % відповідно) (рис. 5.5).

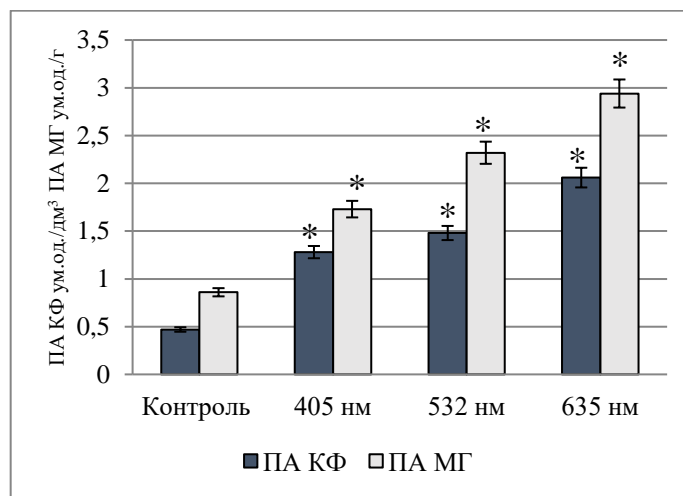
Найвищий рівень активності пероксидази у МГ *S. commune* було зафіксовано в результаті опромінення червоним лазером для штаму S.c.-02 гриба *S. commune* – на 317,0 % більше ніж контрольний варіант досліду (рис. 5.6). Найвищу активність пероксидази КФ було зафіксовано для штаму S.c.-03 за дії опромінення червоним світлом – на 338,2 % більше ніж контроль. Для штамів S.c.-03 та S.c.-01, міцелій яких був опромінений червоним лазером, показники активності пероксидази МГ зросли від 241,8 % до 295,9 % відповідно, а ПА культурального фільтрату зросла від 137,2 % до 292,3 % відповідно для штамів S.c.-01 та S.c.-02 (рис. 5.6). Результати дослідження дії синього лазерного опромінення були трохи гіршими. Найвищий рівень активності ферменту МГ було встановлено для штаму S.c.-02, цей показник на 195,7 % перевищував контроль. Для штамів S.c.-01 та S.c.-03 рівень ПА МГ збільшився від 101,1 % до 135,7 % відповідно. Найвищий рівень активності ферменту в КФ було встановлено для штаму S.c.-02 (на 315,6 % більше за контроль). Для штамів S.c.-03 та S.c.-01 ПА зростала від 172,3 % до 175 % відповідно (рис. 5.6).



штам S.c.-01



штам S.c.-02



штам S.c.-03

Рис. 5.6. Вплив лазерного опромінення міцелію на активність пероксидази штамів *Schizopyllum commune*. ПА – пероксидазна активність; КФ – культуральний фільтрат; МГ – гомогенат міцелію. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Опромінення міцелію зеленим світлом сприяло зростанню ПА міцелію для усіх досліджених штамів. Значне зростання ПА МГ було встановлено для штаму S.c.-03 – на 169,7 % більше за контрольний варіант. Для інших досліджених штамів цей показник зріс від 51 % до 106,1 % відповідно.

Значне зростання рівня індукції ензиму у КФ в результаті впливу зеленого опромінення було встановлено для штаму S.c.-01 (на 265,3 % більше за

контроль). Для інших штамів результати були дещо нижчими (від 180,3 % до 214,8 % відповідно) (рис. 5.6).

Для *L. sulphureus* результати дослідження були такими. Найвищий рівень пероксидази у МГ та КФ було зафіксовано в результаті опромінення зеленим лазером для штаму Ls-16 – на 375 % та на 371,4 % більше за контрольні варіанти дослідів (рис. 5.7). Для штамів Ls-17 та Ls-18, міцелій яких був опромінений зеленим світлом, показники активності пероксидази МГ зросли від 311,5 % до 371,8 % відповідно, а ПА культурального фільтрату зросла від 333,3 % до 351,1 % відповідно (рис. 5.7).

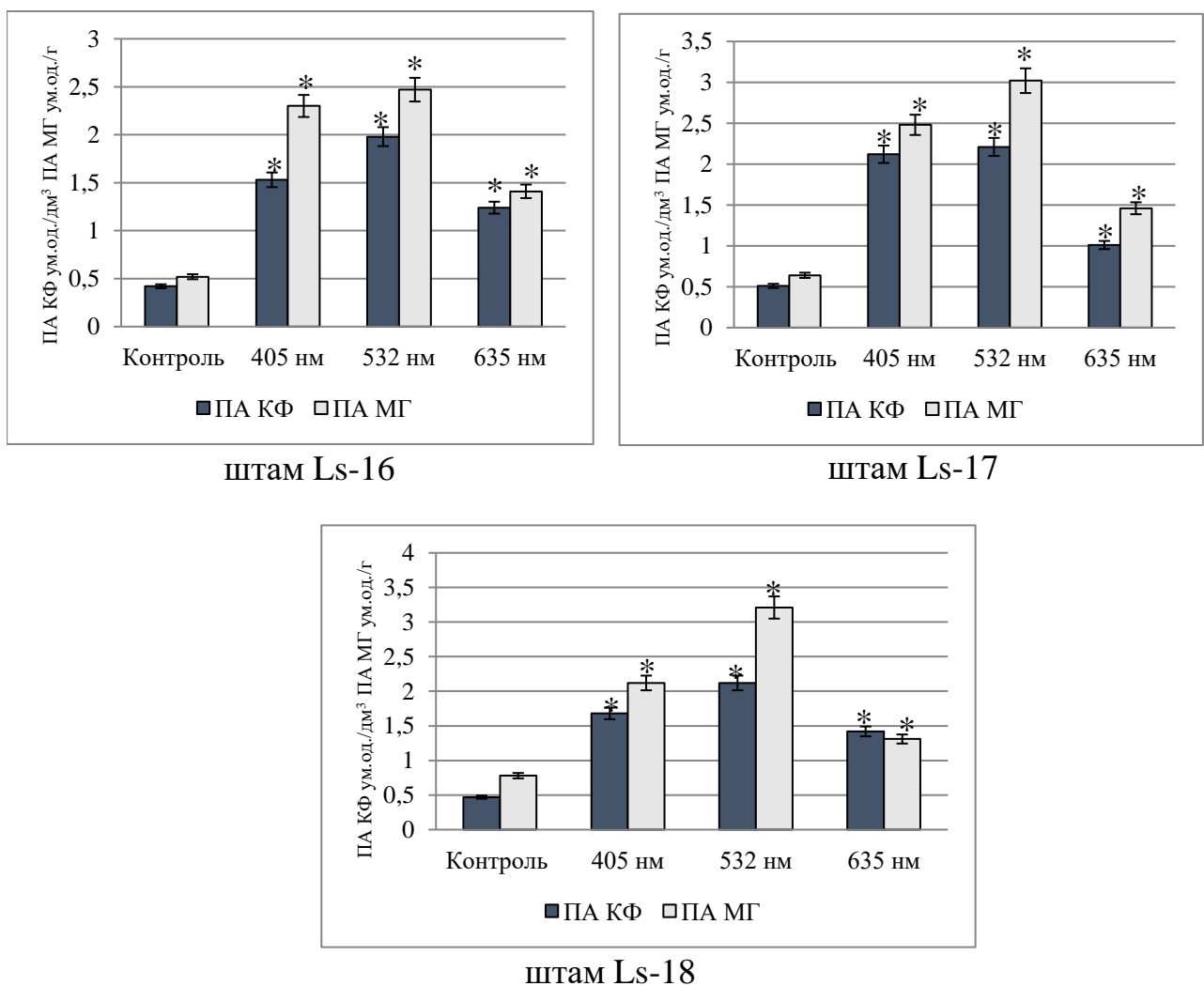


Рис. 5.7. Вплив лазерного опромінення міцелію на активність пероксидази штамів *Laetiporus sulphureus*. ПА – пероксидазна активність; КФ – культуральний фільтрат; МГ – гомогенат міцелію. * – $P < 0,05$, порівняно з контролем

Результати впливу синього лазерного опромінення виявилися такими. Зокрема, найвищий рівень активності ферменту МГ було встановлено для штаму Ls-16, цей показник на 342,3 % перевищував контроль. Для штамів Ls-17 та Ls-18 рівень ПА МГ збільшився від 171,7 % до 287,5 % відповідно. Найвищий рівень активності ензиму в КФ було встановлено для штаму Ls-17 (на 315,6 % більше за контроль). Для штамів Ls-18 та Ls-16 ПА зростала від 257,4 % до 264,2 % відповідно. Опромінення міцелію червоним світлом також сприяло зростанню ПА міцелію для усіх досліджених штамів. Зокрема, значне зростання ПА МГ було встановлено для штаму Ls-16 – на 171,2 % більше за контрольний варіант (рис. 5.7). Для інших досліджених штамів цей показник зріс від 67,9 % до 128,1 % відповідно. Значне зростання рівня індукції ензиму у КФ внаслідок впливу червоного опромінення було встановлено для штаму Ls-18 (на 202,1 % більше за контроль). Для інших штамів результати були дещо нижчими (від 98 % до 195,2 % відповідно) (рис. 5.7).

Результати наших досліджень збігаються з даними літератури (Поєдинок, 2015). Розроблений нами метод стимуляції ферментативних процесів досліджених штамів базидієвих грибів є екологічним, більш ефективним та економічним, ніж методи стимуляції біологічної активності грибів завдяки тривалому освітленню на різних стадіях онтогенезу, які використовувалися раніше (Masuno, 2010; Поєдинок, 2015), оскільки він не потребує використання спеціальних систем освітлення, стаціонарних лазерних установок, які займають велику площу та потребують значних енерговитрат.

З літературних джерел відомо, що системи реакцій окисного стресу (OSR) включають ферменти, такі як супероксиддесмутази, каталази, пероксидази, пероксиредоксини, глутаредоксин і тіоредоксин, а також ферменти для відновлення глутатіона і тіоредоксина (Heller, Tudzynski, 2011). Ці системи активуються у відповідь на окислювальний стрес регуляторами транскрипції (Temme, Tudzynski, 2009). У *Botrytis cinerea* Pers. декілька генів, які кодують

каталази, показують підвищену експресію під час впливу світла, вказуючи на те, що система OSR дійсно посилюється під час освітлення (Viefhues et al., 2015).

Результати наших досліджень із впливу лазерного опромінення на ферментну активність базидієвих грибів збігаються із сучасними уявленнями про механізми фоторегуляції фізіолого-біохімічних та морфогенетичних процесів у живих організмах (Karu, 2011).

Результати дослідження дають змогу зробити висновки про позитивний вплив лазерного опромінення на активність пероксидази культурального фільтрату та гомогенату міцелію досліджених штамів P-191, P-108, P-155 *P. ostreatus*, штамів F-03, F-04, F-vv *F. velutipes*, штамів Ls-16, Ls-17, Ls-18 *L. sulphureus* та штамів S.c.-01, S.c.-02, S.c.-03 *S. commune*.

Аналіз результатів наших досліджень дає змогу зробити висновок, що лазерне опромінення світлом довжиною хвилі 532 нм, світлом довжиною хвилі 635 нм та світлом довжиною хвилі 405 нм (енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см²) сприяє зростанню пероксидазної активності культурального фільтрату та гомогенату міцелію досліджених штамів. Найбільшою реакцією у відповідь на опромінення синім світлом характеризувалися штами P-155 та P-191 *P. ostreatus*. Зокрема, показник пероксидазної активності культурального фільтрату для штаму P-191 зріс на 321,2 %, а активність пероксидази міцелію зросла на 373,8 % для штаму P-155. Результати наших досліджень для *F. velutipes* показують, що найефективнішим є також опромінення синім світлом. Зокрема, показник пероксидазної активності культурального фільтрату для штаму F-03 збільшився на 181,15 %, а значення активності пероксидази міцелію для штаму F-vv гриба *F. velutipes* зросло на 231,4 %. Для гриба *L. sulphureus* доцільно використовувати опромінення зеленим світлом: було зафіксовано збільшення ПА культурального фільтрату на 371,4 %, а ПА МГ – на 375 % для штаму Ls-16. Для гриба *S. commune* ефективним є використання опромінення червоним світлом: показники ПА культурального фільтрату зросли 338,2 % для штаму S.c.-

03, ПА МГ зросла на 317 % для штаму S.c.-02. Інші вивчені штами мали менш суттєві зміни пероксидазної функції у відповідь на дію опромінення.

Отримані нами результати вказують на доцільність використання лазерного опромінення для інтенсифікації ферментативної активності штамів видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune*.

Основні результати досліджень, що наведені в розділі 5, було опубліковано в низці наших публікацій (Решетник, Юськов, 2019; Решетник, Юськов, 2019; Reshetnyk, Yuskov, 2019).

ВИСНОВКИ

1. Дослідження ростових, морфологічних та біосинтетичних особливостей базидієвих грибів *Flammulina velutipes* (5 штамів), *Laetiporus sulphureus* (3 штами), *Pleurotus ostreatus* (6 штамів) та *Schizophyllum commune* (3 штами) за дії опромінення за допомогою LED лазерів світлом довжиною хвилі 405 нм, 532 нм та 635 нм в умовах різних енергетичних доз опромінення (25,05–102,5 мДж/см²) дало змогу отримати нові для науки відомості про реакцію міцелію на використанні джерела світла.

2. Встановлено вплив довжини хвилі світла та енергетичної дози опромінення на радіальну швидкість росту міцелію штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune*. Показники росту міцелію штамів *P. ostreatus*, *S. commune* та *L. sulphureus* під час використання світла довжиною хвилі 532 нм та 635 нм зростали на 47,9–84,3 %. Швидкість росту міцелію штамів *F. velutipes* збільшувалася на 67,6–73,5 % в умовах опромінення довжиною хвилі 405 нм та 532 нм. Енергетична доза опромінення при цьому складала 51,1 мДж/см².

3. Опромінення світлом довжиною хвилі 405 нм, 532 нм та 635 нм міцелію штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune* не впливало на основні морфологічні характеристики колоній на картопляно-глюкозному агаризованому середовищі.

4. Уперше виявлено, що використання фотоактивованого міцелію штамів *P. ostreatus*, *S. commune*, *L. sulphureus* та *F. velutipes* на живильних середовищах зі зниженою концентрацією глюкози (8 г/дм³ та 6 г/дм³) сприяє зростанню фотостимулюючого ефекту – відбувалося значне збільшення швидкості росту (на 50–130,7 %) опроміненого міцелію, порівняно з неопроміненим.

5. Встановлено вплив довжини хвилі світла на синтез біомаси міцелію штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune*. Під час використання опромінення довжиною хвилі 532 нм кількість біомаси міцелію штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* зростала на 71,4–93,6 %. Синтез

біомаси штамів *S. commune* зростав на 75,3 % в умовах використання опромінення довжиною хвилі 635 нм. При цьому для усіх видів була використана енергетична доза опромінення 51,1 мДж/см².

6. Визначено, що зменшення кількості внесеного опроміненого інокулюму міцелію штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus* та *S. commune* з 8,4 % до 3,6% від об'єму середовища сприяє збільшенню біомаси досліджених штамів при поверхневому культивуванні на 65,5–70,4 %.

7. Виявлено, що зниження фотоіндукованої стимуляції швидкості росту міцелію для усіх досліджених нами штамів проявляється через 24 години. Фотостимулюючий ефект на швидкість росту міцелію видів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune* починає знижуватися до рівня контролю уже під час третього пересіву.

8. Уперше встановлено ефективність використання лазерного опромінення для збільшення кількості білка у міцелії штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus*, *P. ostreatus*, *S. commune*. В результаті використання опромінення міцелію штамів *F. velutipes*, *L. sulphureus* та *P. ostreatus* довжиною хвилі 532 нм вміст білка збільшився на 20,2–36,3 %. Аналогічний ефект спостерігали для міцелію штамів *S. commune* за опромінення довжиною хвилі 635 нм – вміст білка збільшився на 29,4 %.

9. Уперше проведено дослідження впливу дії лазерного опромінення на синтез екзополісахаридів штамами *S. commune* та ендо- і екзополісахаридів – штамами *F. velutipes* та *P. ostreatus*. Встановлено значне зростання кількості полісахаридів (на 30,5–51,2 %) за дії опромінення міцелію штамів *P. ostreatus* та *F. velutipes* довжиною хвилі 532 нм. Довжина хвилі 635 нм стимулювала синтез екзополісахаридів штамами *S. commune* на 70,7 %.

10. Уперше здійснено дослідження впливу концентрації глюкози на вміст та продуктивність каротиноїдів міцелію *L. sulphureus* за дії лазерного опромінення. Для збільшення вмісту каротиноїдів (на 66,1 %) та продуктивності (на 166,3 %) міцелію *L. sulphureus* ефективним є використання опромінення

довжиною хвилі 532 нм.

11. Показано, що лазерне опромінення сприяє зростанню каталазної та пероксидазної активності культурального фільтрату та гомогенату міцелію досліджених штамів. Найбільший приріст обох видів активності у відповідь на опромінення довжиною хвилі 405 нм спостерігали у штамів *P. ostreatus* та *F. velutipes*. Для збільшення каталазної та пероксидазної активності штамів *L. sulphureus* доцільно використовувати опромінення довжиною хвилі 532 нм, для штамів *S. commune* – опромінення довжиною хвилі 635 нм.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Авчиев М. И., Буторова И. А., Авчиева П. Б. Изучение особенностей роста и накопления ликопина парой гетероталличного гриба *Blakeslea trispora* ВСБ-130(+) и ВСБ-129(-). *Биотехнологія*. 2003. № 3. С. 12–19.
2. Агафонова С. В. Изучение химического состава и особенностей накопления биологически активных соединений в плодовых телах *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill в условиях Прибайкалья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12. Иркутск, 2007. 23 с.
3. Алексеенко Е. Н., Полишко Т. М., Винников А. И. Харчова, лікувальна та екологічна цінність грибів *Pleurotus ostreatus* *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія*. 2010. Вип. 18. Т. 1. С. 3–9.
4. Анищенко Г. Я., Полянская З. М., Лукьянюк Е. В. и др. Лазеропунктура в неврологии: метод. рекоменд. Москва, 1991. 21 с.
5. Артемов А. В., Попов В. О., Королева О. В., Шубина Е. В., Кудрявцева Т. Н. Перспективы использования ферментативного катализа в текстильной промышленности. *Катализ в промышленности*. 2006. № 1. С. 42–47.
6. Асимов М. М., Асимов Р. М., Рубинов А. Н. и др. Стимулирование аэробного метаболизма клеток низкоинтенсивным лазерным излучением. *Лазерная медицина*. 2007. Т. 11. Вып. 2. С. 53.
7. Ауце А. А., Брад И. И., Зариня В. Э. Применение пероксидазы для утилизации фенолсодержащих отходов биохимических производств. *Методы получения, анализа и применения ферментов: тез. Всес. конф. Рига*, 1990. С. 199.
8. Бабицкая В. Г., Щерба В. В. Антиоксидантная активность грибов – деструкторов лигноцеллюлозных субстратов. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2002. Т. 38. № 2. С. 169–173.
9. Бабицкая В. Г., Щерба В. В., Гвоздкова Т. С. Новые биологически активные добавки на основе глубокого мицелия базидиомицетов. *Успехи медицинской микологии*. Москва: Национальная академия микологии, 2006. Т. 6. С. 178–181.

10. Бадалян С. М., Мнауакаян В. Л., Арутюнян Л. С. Химическое и фармакологическое исследование высших грибов. *Микол. и фитопатол.* 1997. Т. 31. № 3. С. 61–66.
11. Бадалян С. М. Иммуномодулирующая и противоопухолевая активность макроскопических грибов (*Basidiomycotina*). *Проблемы медицинской микологии.* 2000. Т. 2. № 1. С. 23–28.
12. Бадалян С. М. Основные группы терапевтически значимых метаболитов медицинских грибов. *Проблемы медицинской микологии.* 2001. Т. 3. № 1. С. 25–32.
13. Бекер М. Е. Введение в биотехнологию. Москва: Пищевая промышленность, 1978. 231 с.
14. Белова В. М., Озорова Т. И., Беловодский В. П., Анакин С. Н., Серпуховитин И. П., Гвоздев Г. Б., Давыдович Д. В., Кирсанов А. Т. Пат. 2152929 RU, МКИ С07С403/24. Способ очистки технического β-каротина. № 99115385/04; Заявл. 12.07.1999; Оpubл. 20.07.2000.
15. Белова Н. В., Денисова Н. П. Грибы белой гнили древесины и возможность их использования для утилизации отходов. *Биотехнология.* 2005. № 4. С. 55–58.
16. Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре: Сборник научных трудов в двух томах. Т. 1 / под ред. чл.-кор. НАН Украины С. П. Вассера. Киев: Альтерпрес, 2011. 212 с.
17. Биологические особенности лекарственных макромицетов в культуре: Сборник научных трудов в двух томах. Т. 2 / под ред. чл.-кор. НАН Украины С. П. Вассера. Киев: Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, 2012. 459 с.
18. Бисько Н. А., Митропольська Н. Ю., Соломко Э. Ф. Лекарственные грибы – для здоровья и красоты. Киев: Наук. думка, 2003. 40 с.
19. Бісько Н. А., Ломберг М. Л., Митропольська Н. Ю., Михайлова О. Б. Колекція культур шапинкових грибів (ІВК). Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, Національна Академія наук України. Київ: «Альтерпрес», 2016. 120 с.

20. Бондарцев А. С. Шкала цветов. Москва: Издательство АН СССР, 1954. 27 с.
21. Борисова В. Н., Дехтярь Р. Г., Гудкова Л. В., Здоровец Л. М. Peroксидазы гиофомицетов. *Мицелиальные грибы (физиология, биохимия, биотехнология: тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. конф.* Пушино, 1983. С. 134.
22. Бороменський Д. О., Бісько Н. А. Вплив умов культивування на накопичення біомаси та ендополісахаридів грибами роду *Ganoderma* (*Ganodermataceae*). *Український ботанічний журнал*. 2020. № 77(2). Р. 117–124.
23. Брантюк А. А. Спосіб отримання peroксидази із коренів хрону: пат. 51189 Україна. № u 200913199, від 18.12.2009, МПК (2006.01), Бюл. № 13, від 12.07.2010.
24. Бриль Г. Е. Молекулярно-клеточные основы терапевтического действия низкоинтенсивного лазерного излучения. Саратов, 2000.
25. Бриттон Г. Биохимия природных пигментов: пер. с англ. Москва: Мир, 1986. 442 с.
26. Булах Е. М. Грибы – источник жизненной силы. Владивосток: Русский остров, 2001. 64 с.
27. Бухало А. С. Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре. Киев: Наук. думка, 1988. 144 с.
28. Бухало А. С., Бісько Н. А., Соломко Э. Ф. Культивирование съедобных и лекарственных грибов. Киев: Урожай, 2004. 128 с.
29. Бухало А. С., Соломко Э. Ф., Вассер С. П., Михайлова О. Б. Лекарственные препараты и пищевые добавки из макромицетов. *Успехи медицинской микологии*. Москва: Нац. акад. микологии. 2005. Т. 5. С. 254–256.
30. Быков А. В. Лазерная электродинамика, элементарные и когерентные процессы при взаимодействии лазерного излучения с веществом. Москва: Физматлит, 2006. 384 с.
31. Вакарчук І. О. Квантова механіка: підручник. 4–те вид. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2012. 872 с.

32. Варбанец Л. Д., Здоровенко Г. М., Книрель Ю. А. Методы исследования эндотоксинов. Киев: Наук. думка, 2006. 238 с.
33. Велигодська А. К., Федотов О. В. Порівняльна характеристика загального вмісту каротиноїдів у деяких видів базидіальних грибів. *Мікробіологія і біотехнологія*. 2012. № 4. С. 84–100.
34. Велигодська А. К., Федотов О. В. Отримання та аналіз препаратів каротиноїдів деяких штамів ксилотрофних базидіоміцетів. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія*. 2016. № 24(2). С. 290–294.
35. Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Некоторые биохимические аспекты в экологии грибов. *Усп. микробиол.* 1983. № 18. С. 112–132.
36. Величко Т. О., Зубарева І. М., Мітіна Н. Б., Ткаля О. І., Шаталін Д. Б. Оптимізація поживних середовищ для культивування *Pleurotus ostreatus*. *Наукові праці Одеської національної академії харчових технологій*. 2011. Вип. 40(2). С. 165–167.
37. Витол И. С., Мелик-Саркисов О. С., Аветисов В. А., Дубровский И. Г. Использование пероксидазы и глутаматдегидрогиназы в качестве биохимических маркеров в биотехнологических исследованиях на картофеле. *Докл. ВАСХНИЛ*. 1989. Т. 10. С. 14–15.
38. Волошко Т. Є., Федотов О. В. Скринінг штамів базидіоміцетів за активністю антиоксидантних оксидоредуктаз. *Мікробіологія і біотехнологія*. 2011. №. 4(16). С. 69–81.
39. Волошко Т. Є., Федотов О. В. Вплив деяких мікроелементів на активність оксидоредуктаз базидіоміцетів. *Мікробіологія і біотехнологія*. 2013. Т. 1. No 21. С. 63–80.
40. Воскресенская Н. П. Принципы фоторегулирования метаболизма растений и регуляторное действие красного и синего света на фотосинтез. *Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений*. Москва, 1975. С. 16–36.

41. Воскресенская Н. П., Дроздова И. С., Аксенова Н. П. Влияние света и фитогормонов на фотосинтез, рост и развитие картофеля сорта Миранда. *Регуляция роста и развития картофеля*. Москва, 1990. С. 20–29.
42. Гвоздкова Т. С., Сорока О. Н., Черноок Т. В., Залашко М. В. Эффективность антиоксидантного действия различных концентраций спиртового экстракта из мицелия каротинсинтезирующего гриба *Laetiporus sulphureus*. *Микробиология и биотехнология XXI столетия: матер. Междунар. конф., посвященной 100-летию со дня рождения С. А. Самцевича, Минск, 22–24 мая 2002 г.* Минск, 2002. С. 24–25.
43. Гвоздкова Т. С., Мишин Л. Т., Черноок Т. В., Пленина Л. В., Капич А. Н. Глубинный мицелий ксантофилсодержащего гриба *Laetiporus sulphureus* – основа биологически активной добавки. *Успехи медицинской микологии*. 2003. Т. 3. С. 218–220.
44. Гвоздкова Т. С., Черноок Т. В., Филимонова Т. В., Рожкова З. А., Осадчая О. В., Смирнов Д. А., Щерба В. В., Бабицкая В. Г. Оценка возможности использования базидиальных грибов в качестве источников биоактивных липидных компонентов. *Успехи медицинской микологии*. Т. 9. 2007. С. 151–154.
45. Гесслер Н. Н., Соколов А. В., Быховский В. Я., Белозерская Т. А. Активность супероксиддисмутазы и каталазы у каратиноидсинтезирующих грибов *Blakeslea trispora* и *Neurospora crassa* в условиях окислительного стресса. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2002. Т. 38. № 3. С. 237–242.
46. Гесслер Н. Н., Соколов А. В., Быховский В. Я., Белозерская Т. А. Активность супероксиддисмутазы и каталазы у каратиноидсинтезирующих грибов *Blakeslea trispora* и *Neurospora crassa* в условиях окислительного стресса. *Микробные биотехнологии: фундаментальные и прикладные аспекты: сб. науч. тр. НАН Беларуси, Ин-т микробиологии*. 2002а. Т. 38. № 3. С. 237–242.
47. Горнова И. Б. Использование видимого света в биотехнологии. *Современная микология России: первый съезда микологов России, 10–12 октября 2002г.: тез. докл.* Москва, 2002. С. 294–295.

48. Горовой Л. Ф. Влияние света на морфогенез шляпочных грибов. Киев: Институт ботаники им. Н. Г. Холодного, 1989. 44 с.
49. Гревцева Н. В., Шидакова-Каменюка О. Г., Набоков Д. О. Використання каротинвмісної сировини в технологіях макаронних та борошняних кондитерських виробів. Харків: ХДУХТ, 2018. 120 с.
50. Громик Ю. П. Радиційноіндуковане підвищення синтезу каротиноїдних пігментів у *Aspergillus versicolor*. VIII International Conference *Microbial biotechnology: activities and future. Microbial biotechnology: activities and future 19th – 22 nd November 2012 Kyiv, Ukraine*. 2012. P. 101–102.
51. Гудвин Т. В. Сравнительная биохимия каротиноидов. V *Международ. Биохим. Конгр. Симп. III. Эволюц. биохимия*. Москва: Изд-во АН СССР, 1962. С. 300.
52. Дейнека В. И., Шапошников А. А., Дейнека Л. А., Гусева Т. С., Вострикова С. М., Шенцева Е. А., Закирова Л. Р. Каротиноиды: строение, биологические функции и перспективы применения. *Научные ведомости*. № 6(46). 2008. С. 19–25.
53. Денисова Н. П. Лечебные свойства грибов. Этно-микологический очерк. Санкт-Петербург: СПбГМУ, 1998. 60 с.
54. Дзигун Л. П. Біологія базидієвих макроміцетів *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill та *Ceriporus squamosus* (Huds.) Quéł. в культурі: автореф. дис. ... канд. біол. наук (д-ра філософії): 03.00.21. НАН України, Ін-т ботаніки ім. М. Г. Холодного. Київ, 2020. 24 с.
55. Дзигун Л. П., Палюшок О. А., Чуднівєць О. М. Підбір методів екстракції каротиноїдів із глибинного міцелію *Laetiporus sulphureus*. *Наукові вісті Національного технічного університету України «Київський політехнічний інститут»*. 2016. № 3. С. 30–35.
56. Дзигун Л. П. Лікарський ксилотрофний базидіоміцет *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill – перспективний об'єкт біотехнології. *Наукові вісті НТУУ «КПІ»*. 2011. № 3. С. 40–49.
57. Диксон М., Уэбб Э. Ферменты. Москва: Мир, 1982. Т. 1. 899 с.

58. Дорофеев В. Ю., Медведева Ю. В., Карначук Р. А. Оптимизация светового режима при культивировании оздоровленных растений картофеля *in vitro* с целью повышения продукционного процесса. *Материалы VI Московского международного конгресса. Ч. 1* (Москва, 21–25 марта 2011 г.). Москва: Экспобиохим-технологии, РХТУ им. Д. И. Менделеева, 2011. С. 238–239.
59. Дорошкевич Н. В. Вплив лазерного опромінення на продуктивність гриба *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) Kummer. *Вісник Донецького університету. Серія А. Природн. науки*. 2007. № 1. С. 290–292.
60. Дудка И. А., Вассер С. П., Элланская И. А. Методы экспериментальной микологии. Справочник. Киев: Наук. думка, 1982. 550 с.
61. Жданова Н. Н., Василевская А. И. Экстремальная экология грибов в природе и эксперименте. Киев: Наук. думка, 1982. 168 с.
62. Захаров С. Д., Скопинов С. А., Чудновский В. М. Первичные механизмы воздействия низкоинтенсивного лазерного излучения в биологических системах: Слабопоглощающие фотоакцепторы и структурное усиление локального воздействия в биологических жидкостях. *Лазеры и медицина: Тез. докл. междунар. конф.* (Ташкент, 1989). Москва, 1989. Ч. 1. С. 81–82.
63. Инюшин В. М., Чекуров П. Р. Биостимуляция лучом лазера и биоплазма. Алма-Ата, Казахстан, 1975. 120 с.
64. Калинина Н. В., Терешина В. М., Меморская А. С., Феофилова Е. П. Взаимосвязь синтеза β -каротина и зиготообразования у гетероталлических штаммов *Blakeslea trispora*. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2007. Т. 43. № 1. С. 69–76.
65. Камінська М. В. Каротиногенез у різних штамів дріжджів *Phaffia rhodozyma* та їх застосування у живленні курей-несучок: дис... канд. с.-г. наук: 03.00.04. УААН; Інститут біології тварин. Львів., 2005. 144 с.
66. Камінська М., Сологуб Л. Каротинсинтезуючі дріжджі *Phaffia rhodozyma*. *Вісник львів. ун-ту. Сер. біол.* 2004. Вип. 37. С. 3–12.

67. Капич А. Н., Гвоздкова Т. С., Квачева З. Б. и др. Антиоксидантные, радиозащитные и противовирусные свойства экстрактов мицелия гриба *Laetiporus sulphureus* в условиях глубинного культивирования. *Успехи медицинской микологии*. 2004. № 3. С. 146–148.
68. Капустян А. В., Кучеренко В. П., Панюта О. О., Мусієнко М. М. Активність пероксидази та зміна її ізоферментних форм за умов низькотемпературного стресу. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2004. Т. 36. № 1. С. 55–63.
69. Карандашов В. І Біологічні ефекти синього світла та перспективи їх використання в практичній медицині. *Фотобіологія та фотомедицина*. 2013. Вип. 1. № 2. С. 98–106.
70. Кару Т. Й. Универсальный клеточный механизм лазерной биостимуляции: фотоактивация фермента дыхательной цепи цитохромоксидазы. *Голографія: фундаментальні дослідження, інноваційні проекти та нанотехнології. XXVI школа по когерентній оптиці та голографії: матеріали*. Иркутск: «Папірус», 2008. С. 156–175. URL: <http://www.cohol.org/Downloads/school%2026.pdf>
71. Катаева Н. В., Аветисов В. А. Клональное размножение в культуре ткани. *Культура клеток растений*. Москва: Наука, 1981. С. 137–149.
72. Ковсман Е. П., Солоп К. А., Бательман В. Д., Самохвалов Г. И., Христофоров В. Л., Вакулова Л. А., Жидкова Т. А. Пат. 2074177 RU, МКИ С07С403/24. Способ получения бета-каротина. № 93035263/04; Заявл. 07.07.1993; Оpubл. 27.02.1997.
73. Константинова Т. Н., Аксенова Н. П., Сергеева Л. И., Чайлахян М. Х. Взаимное влияние света и гормонов на регуляцию морфогенетических процессов в культуре in vitro. *Физиология растений*. 1998. Т. 34. № 4. С. 795–802.
74. Королева О. В., Степанова Е. В., Ландесман Е. О., Васильченко Л. Г., Хромоньгина В. В., Жердев А. В., Рабинович М. Л. Иммуноферментный анализ разложения гербицида почвенными и дереворазрушающими грибами. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2002. Т. 38. № 4. С. 413–418.

75. Кричковська Л. В. Створення біологічно-активних продуктів на основі стабілізованого каротину біотехнологічного походження: автореф. дис... д-ра біол. наук: 03.00.20. НАН України. Ін-т біохімії ім. О. В. Палладіна. Київ, 2003. 36 с.
76. Круподьорова Т. А., Барштейн В. Ю., Пещук Л. В., Гащук О. І., Костенко Є. Є. Культивування *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) Kumm. на рослинних відходах. *Biotechnologia Acta*. 2014. № 7(4). С. 92–99.
77. Кудінова О. В., Бойко М. І. Активність пероксидази в паростках сосни звичайної, уражених *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. (коренева губка). *Питання біоіндикації та екології*. Запоріжжя. 2001. Вип. 6. № 2. С. 83–88.
78. Кунщикова И. С., Казарян Р. В., Кудинова С. П. Пат. 2177505 RU, МКИ С12Р23/00, С12N1/14, С12N1/14, С12R1:645. Пара штаммов гетероталличного гриба *Blakeslea trispora* КР 74+ и КР 86 продуцирующая бета-каротин. № 2000103831/13; Заявл. 15.02.2000; Опубл. 27.12.2001.
79. Ліновицька В. М. Біологія лікарських базидієвих макроміцетів *Schizophyllum commune* Fr. та *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray в умовах культури: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.21. НАН України, Ін-т ботаніки ім. М. Г. Холодного. Київ, 2020. 28 с.
80. Ліновицька В. М., Бухало А. С., Швед О. М., Дуган О. М. Створення біотехнології отримання екзополісахаридів на основі глибиного культивування вищого базидіоміцету *Schizophyllum commune*. *Вісник Національного університету «Львівська політехніка»*. Серія: Хімія, технологія речовин та їх застосування. 2011. № 700. С. 161–172.
81. Лобанок А. Г. Биотехнология микробных энзимов. *Наука и инновации*. 2011. № 1(95). С. 66–69.
82. Ломберг М. Л. Лікарські макроміцети у поверхневій та глибинній культурі: дис. ... канд. біол. наук: 03.00.21. Київ, 2005. 231 с.
83. Макромицеты: лекарственные свойства и биологические особенности. Т. 2. / под ред. проф. И. Габриэля. Киев: Наш формат, 2016. 261 с.

84. Михайлюк М. М., Колесник В. Я., Любецький В. Й. Лікування дрібних домашніх тварин з використанням нетрадиційних методів. Київ: ПП «Графіка», 2006. 60 с.
85. Морозов А. И. Лекарственные грибы. Донецк: Сталкер, 2003. 207 с.
86. Мусієнко М. М., Паршикова Т. В., Славний П. С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. Київ: Фітоцентр, 2001. 200 с.
87. Нікітіна О. В. Технологія функціональних інгредієнтів на основі біополімерів культивованих грибів: автореф. дис. ... канд. техн. наук: спец. 03.00.20 «Біотехнологія». Одес. нац. акад. харч. технологій. Одеса: ОНАХТ, 2015. 20 с.
88. Ніколаєнко І. В., Раєвська Г. Є., Галкін О. Ю., Гончаренко В. С., Рахуба М. М. Набір моноклональних антитіл R2, R4, специфічних до ферменту пероксидази хрому, придатних для використання у імуноферментному аналізі: пат. 16040 Україна. № u 200601617, від 16.02.2006, МПК (2006), Бюл. № 7, від 17.07.2006.
89. Озерецковская О. Л., Ильинская О. Л., Васюкова Н. И. К вопросу о получении и практическом использовании растительных пероксидаз. *Физиология растений*. 1994. Т. 41. № 4. С. 626–633.
90. Островский М. А. Молекулярная физиология зрительного пигмента родопсина. *Фізіол. журнал*. 2011. Т. 57. № 5. С. 64–69.
91. Пантьо В. В., Ніколайчук В. І., Пантьо В. І. Вплив низькоінтенсивного лазерного випромінювання на біологічні об'єкти (огляд літератури). *Науковий вісник Ужгородського університету Серія Біологія*. 2009. Вип. 26. С. 99–106.
92. Петрова Ж. О. Розробка процесів одержання каротиновмісних харчових продуктів: дис... канд. техн. наук: 05.18.12. Інститут технічної теплофізики НАН України. Київ, 2004. 218 с.

93. Поєдинок Н. Л. Биотехнологические основы интенсификации культивирования съедобных и лекарственных макромицетов с помощью света низкой интенсивности: дис. ...д-ра биол. наук.: 03.00.20. Киев, 2015. 387 с.
94. Приседський Ю. Г., Гутянська С. С. Вплив лазерного опромінення насіння на ростові процеси та вміст пігментів у проростках олійних культур. *Наукові доповіді Національного університету біоресурсів і природокористування України*. 2017. № 2. URL: http://nbuv.gov.ua/UJRN/Nd_2017_2_3
95. Приседський Ю. Г. Пакет програм для проведення статистичної обробки результатів біологічних експериментів. Донецьк: ДонНУ, 2005. 84 с.
96. Приседський Ю. Г. Статистична обробка результатів біологічних експериментів. Донецьк: Кассиопея, 1999. 210 с.
97. Прімова Л. О., Висоцький І. Ю. Особливості азотистого складу біомаси мукорового гриба *Blakeslea trispora*. *Вісник СумДУ. Серія Медицина*, 2008. Т. 1. № 2. С. 27–34.
98. Прокопенко Г. Г., Лазарева Г. А., Бровкина И. Л. Иммуномодулирующее и антиоксидантное действие β -каротина, эссенциале при острой кровопотере. *Пат. физиол. и эксп. терапия*. 2000. № 1. С. 12.
99. Рабинович М. Л., Болובהва А. В., Васильченко Л. Г. Разложение природных ароматических структур и ксенобиотиков грибами. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2004. Т. 40. № 1. С. 5–23.
100. Рассел Д. Гомеостаз. Москва: VSD, 2012. 80 с.
101. Рассохин В. Ф. Лазерная терапия в неврологии. Киев: Серж, 2001. 128 с.
102. Решетник К. С. Покращення ростових характеристик гриба *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing під дією лазерного опромінення. *Екологія Донбасу: уроки історії та виклики сьогодення*. Збірник тез доповідей Першої міжнародної науково-практичної конференції (Донецька область, Волноваський район смт. Графське 10–11 жовтня 2017 р.). Вінниця, 2017. С. 49–52.
103. Решетник К. С. Дослідження впливу лазерного опромінення на ростові характеристики гриба *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. *Актуальні проблеми*

ботаніки та екології. Матеріали міжнар. конф. молодих учених (Луцьк, 5–10 вересня 2017 р.). Луцьк, 2017. С. 84.

104. Решетник К. С. Дослідження впливу лазерного опромінення на ростові характеристики гриба *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. Матеріали наукової конференції професорсько-викладацького складу, наукових працівників і здобувачів наукового ступеня за підсумками науково-дослідної роботи за період 2015–2016 рр. (Вінниця, 15–18 травня 2017 р.): у 2-х т. Т. 1. Вінниця, 2017. С. 23–24.

105. Решетник К. С. Визначення ефективності використання опроміненого посівного міцелію для отримання біомаси грибів. *Актуальні питання розвитку Біології та Екології: VI Міжнародна наукова конференція студентів, аспірантів та молодих вчених* (Вінниця, 21–22 жовтня 2020 р.). Вінниця, 2020. С. 59–61.

106. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Вплив лазерного опромінення на накопичення біомаси та екзополісахаридів гриба *Schizophyllum commune* Fr. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Серія: Біологічні науки*. 2020. Вип. 1. № 389. С. 25–30.

107. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Деклараційний патент України на корисну модель № 124286. Спосіб стимулювання росту лікарського гриба *Schizophyllum Commune* Fr. Заявка № u 201712427, від 14.12.2017, МПК (2018.01), Бюл. № 6, від 26.03.2018.

108. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Деклараційний патент України на корисну модель № 124612. Спосіб стимулювання початкових етапів росту лікарського гриба *Schizophyllum Commune* Fr. Заявка № u 201712432, від 14.12.2017, МПК (2017.01), Бюл. № 7, від 10.04.2018.

109. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Деклараційний патент України на корисну модель № 124610. Спосіб стимулювання росту їстівного гриба гливи звичайної (*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm.). Заявка № u 201712425, від 14.12.2017, МПК (2018.01), Бюл. № 7, від 10.04.2018.

110. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Ріст та культурально-морфологічні особливості деяких штамів *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill за дії лазерного опромінення. *Ukrainian Botanical Journal*. 2020. Вип. 77. № 6. С. 472–479. URL: <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.472>
111. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Спосіб стимулювання росту дикаріотичного міцелію їстівного гриба гливи звичайної (*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm.): пат. 124287 Україна. № u 201712431, від 14.12.2017, МПК (2018.01), Бюл. № 6, від 26.03.2018.
112. Решетник К. С., Приседський Ю. Г., Юськов Д. С. Деклараційний патент України на корисну модель № 877419. Спосіб інтенсифікації ростових параметрів вищого базидіального гриба *Flammulina velutipes*. Заявка № u 201811990, від 03.12.2018, МПК А01G 18/40 (2018.01), Бюл. № 7, від 09.04.2019.
113. Решетник К. С., Юськов Д. С. Деклараційний патент України на корисну модель № 996219. Спосіб підвищення активності антиоксидантної системи базидіоміцета *Pleurotus ostreatus*. Заявка № u 201812553, від 17.12.2018, МПК А01G 18/40 (2018.01), Бюл. № 7, від 09.04.2019.
114. Решетник К. С., Юськов Д. С. Інтенсифікація росту базидієвого гриба *Schizophyllum commune* за допомогою лазерного опромінення. *Агроекологічний журнал*. 2020. № 2. С. 106–111.
115. Решетник К. С. Вплив LED лазерів на ростові процеси макроміцета *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. *Наукові доповіді НУБіП України*. 2019. Вип. 81(5). С. 1–8.
116. Решетник К. С., Юськов Д. С. Вплив лазерного опромінення на каталазну активність базидіоміцета *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. *Вісник Львівського університету. Серія: Біологічна*. 2019. № 81. С. 3–11.
117. Решетник К. С., Юськов Д. С. Вплив лазерного опромінення на ростові параметри деяких штамів гливи звичайної *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *Шевченківська весна: досягнення біологічної науки/BioScience Advances*. Збірник

- тез XVI Міжнародної наукової конференції студентів та молодих вчених (Київ, 24–27 квітня 2018 р.). Київ, 2018. С. 74–75.
118. Решетник К. С., Юськов Д. С. Вплив лазерного опромінення на швидкість росту міцелію деяких штамів гливи звичайної *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології*. Матеріали V Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих вчених. Вінниця, 2018. С. 126–127.
119. Решетник К. С., Юськов Д. С. Каталазна активність макроміцета *Pleurotus ostreatus* (Jacq. Fr) P. Kumm. за дії лазерного опромінення. *ScienceRise: Biological Science*. 2019. Vol. 1. № 16. С. 30–36.
120. Сааков В. С. Альтернативные пути биосинтеза каротиноидов у Procaruota и Eucaryota. *Докл. АН России*. 2003. Т. 392. № 6. С. 825–831.
121. Салеба Л. В., Сарібекова Д. Г., Куник О. М., Сарібеков Г. С., Микитенко К. Є. Дослідження процесу екстрагування каротиноїдів. *Вісник ХНТУ*. 2016. № 2(57). С. 178–182.
122. Самойлов М. Г. Сучасний стан проблеми дослідження механізму дії низькоінтенсивного лазерного випромінювання. *Фотобіологія та фотомедицина*. 2000. № 12. С. 76–83.
123. Сафрай А. И. Производство мицелия в России. *Школа грибоводства*. 2000. № 3. С. 20–24.
124. Свердлова Н. И. Гаврилова В. П., Шамолина И. И. Получение пероксидазы из базидиальных грибов. *Методы получения, анализа и применения ферментов: Всес. научн. конф.: тезисы докл. Рига*, 1990. С. 90.
125. Серета Ю. Ю., Лебедева О. Н., Ляпустина Е. В., Зубарева И. М. Влияние состава питательных сред на рост глубинной культуры *Pleurotus ostreatus*. *Хімія та сучасні технології: тези доповідей V Міжнародної науково-технічної конференції студентів, аспірантів та молодих вчених (Дніпропетровськ, 20–22 квітня 2011 р.)* Дніпропетровськ, 2011. С. 502.

126. Соломко Е. Ф., Ломберг М. Л., Митропольська Н. Ю. Ріст окремих видів лікарських макроміцетів на поживних середовищах різного складу. *Укр. ботан. журн.* 2000. Вип. 57. С. 119–126.
127. Соломко Э. Ф. Высший съедобный базидиальный гриб вешенка обыкновенная *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) Kumm., как продуцент биомассы пищевого назначения (медико-биологический аспект). АН УССР. Ин-т ботаники. Препр. Киев, 1988. 54 с.
128. Соломко Э. Ф., Дудка И. А. Перспективы использования высших базидиомицетов в микробиологической промышленности. ВНИИСЭНТИ: Обзорная информация. Сер. 3. Москва, 1985. 48 с.
129. Соломко Э. Ф. Физиолого-биохимические свойства и биосинтетическая активность высшего базидиального гриба *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) Kumm., в глубинной культуре: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1992. 49 с.
130. Сорока А. Н., Гвоздкова Т. С., Залашко М. В. Carotenoid synthesis by the fungus *Laetiporus sulphureus* M131 growing on different substrates. *Известия Нац. академии наук Беларуси. Сер. Биологические науки.* 2002. № 4. С. 113–115.
131. Сорока О. Н., Гвоздкова Т. С., Залашко М. В. Влияние источников углерода на рост и образование каротиноидов базидиальным грибом *Laetiporus sulphureus* M131. *Весці Нацыянальнай Акадэміі Навук Беларусі. Серыя біялагічных навук.* 2002а. № 3. С. 112–114.
132. Сорока О. Н., Гвоздкова Т. С., Залашко М. В. Каратиногенез гриба *Laetiporus sulphureus* M131 на различных питательных субстратах. *Весці Нацыянальнай Акадэміі Навук Беларусі. Серыя біялагічных навук.* 2002б. № 4. С. 113–115.
133. Стручкова И. В., Лазарева Е. С., Смирнов В. Ф. Амилазная и оксидоредуктазная активность микодеструктора *Aspergillus terreus* при его росте на новых полимерных материалах. *Вест. Нижегородск. ун-та им. Н. И. Лобачевского.* 2010. № 2(2). С. 591–595.

134. Терёшина В. М., Меморская А. С., Феофилова Е. П. Состав липидов у мукорового гриба *Blakeslea trispora* в условиях стимуляции ликопинообразования. *Микробиология*. 2010. Т. 79. № 1. С. 39–44.
135. Терёшина В. М., Меморская А. С., Феофилова Е. П. Экспресс-метод определения содержания ликопина и в-каротина. *Микробиология*. 1994. Т. 63. № 6. С. 1 111–1 116.
136. Тихомиров А. А., Лисовский Г. М., Сидько Ф. Я. Спектральный состав света и продуктивность растений. Новосибирск: Наука. Сиб. Отделение, 1991. 168 с.
137. Тучин В. В. Основы взаимодействия низкоинтенсивного лазерного излучения с биотканями: дозиметрический и диагностический аспекты. *Известия Академии наук, серия физическая*. 1995. Т. 59. № 6. С. 120–143.
138. Федотов О. В. Загальна антиоксидантна активність деяких штамів базидіальних грибів в динаміці росту. *Біологічний вісник Мелітопольського державного педагогічного університету ім. Богдана Хмельницького*. 2016. № 2(6). С. 158–165.
139. Федотов О. В., Брусніцина О. М. Вплив джерел вуглецевого живлення на ріст і каталазну активність штаму Р-6v *Pleurotus ostreatus*. *Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону*. 2009. № 1(8). С. 248–253.
140. Федотов О. В., Чайка О. В., Волошко Т. Є., Велигодська А. К. Колекція культур шапінкових грибів – основа мікологічних досліджень та стратегії збереження біорізноманіття базидіоміцетів. *Вісник Донецького університету, Сер. А: Природничі науки*. 2012. № 1. С. 209–213.
141. Федотов О. В., Волошко Т. Є. Розробка способів отримання і аналіз ферментних препаратів пероксидаз та каталаз деяких видів базидіоміцетів. *Біологічний вісник Мелітопольського державного педагогічного університету ім. Богдана Хмельницького*. 2013. № 1(7). С. 113–127.
142. Фенгел Д., Вегенер Р. Древесина. Химия: ультраструктура, реакции. Москва, 1988.

143. Феофилова Е. П. Каротиноиды грибов: биологические функции и практическое использование. *Прикладная биохимия и микробиология*. 1994. Вып. 30. № 2. С. 181.
144. Феофилова Е. П. Каротиноиды грибов: биологические функции и практическое использование. *Прикладная биохимия и микробиология*. 1994. Т. 30. Вып. 2. С. 181–195.
145. Феофилова Е. П., Терешина В. М., Меморская А. С. Достижения и проблемы новой области биотехнологии: получение медицинских препаратов на основе биологически активных веществ мицелиальных грибов. *Успехи медицинской микологии*. 2001. Т. 1. С. 254–256.
146. Шамардин В. А., Кузьмин Ю. А., Каральник Б. В. Использование каталазы в иммуноферментных реакциях. *Лабораторное дело*. 1988. № 4. С. 67–68.
147. Шевченко Л. В., Михальська В. М., Яремчук О. С., Камінська О. В., Байер О. В. Джерела каротиноїдів та їх характеристика (Огляд). *Science Review*. 2018. Vol. 8. No 15. С. 48–53. doi: 10.31435/rsglobal_sr/30092018/6147
148. Шмирьова Л. М., Бевза О. М., Слободян Н. В. Квантова електроніка: навч. посіб. Ч. 2. Для студентів факультету електроніки КПІ ім. Ігоря Сікорського усіх форм навчання. Київ: КПІ ім. Ігоря Сікорського, 2019. 101 с.
149. Abdel-Fatth G., Watzl B., Huang D. et al. Carotene in vitro stimulates tumour necrosis factor alpha and interleukin I alpha secretion by human peripheral blood. *Pergamon Press*. 1993. Vol. 13. No 8. P. 863–871.
150. Adebayo-Tayo B. C., Jonathan S. G., Egbomuche R. C. Optimization of growth conditions for mycelial yield and exopolysaccharides production by *Pleurotus ostreatus* cultivated in Nigeria. *Afr. J. Microbiol. Res.* 2011. Vol. 5. No 15. P. 2 130–2 138. doi: 10.5897/AJMR11.328
151. Al-Maali G. A. The influence of different compounds of trace elements on the biomass and synthesis of exopolysaccharides of mycelium *Trametes versicolor* (Polyporaceae, Polyporales). *Biosystems Diversity*. 2017. Vol. 25. No 4. P. 289–296. doi:10.15421/011744

152. Anke T. Basidiomycetes: A source for new bioactive secondary metabolites. *Prog Ind Microbiol.* 1989. Vol. 27. No 51. P. 95–134.
153. Armstrong G. A., Hearst J. E. Carotenoids 2: Genetics and molecular biology of carotenoid pigment biosynthesis. *FASEB J.* 1996. Vol. 10. No 2. P. 228–237.
154. Avalos J., Estrada A. F. Regulation by light in *Fusarium*. *Fungal Genet. Biol.* 2010. No 47. P. 930–938.
155. Ballario P., Vittorioso P., Magrelli A., Talora C., Cabibbo A., Macino G. White collar-1, a central regulator of blue light responses in *Neurospora*, is a zinc finger protein. *EMBO J.* 1996. Vol. 15. No 7. P. 1650–1657.
156. Bayram O., Biesemann C., Krappmann S., Galland P., Braus G. H. More than a repair enzyme: *Aspergillus nidulans* photolyase-like CryA is a regulator of sexual development. *Mol. Biol. Cell.* 2008. No 19. P. 3 254–3 262. URL: <http://dx.doi.org/10.1091/mbc.E08-01-0061>
157. Bejarano E. R., Avalos J., Lipson E. D., Cerdá-Olmedo E. 1991. Photoinduced accumulation of carotene in *Phycomyces*. *Planta.* No 183. P. 1–9. URL: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00197560>
158. Berrocal-Tito G., Sametz-Baron L., Eichenberg K., Horwitz B. A., Herrera-Estrella A. Rapid blue light regulation of a *Trichoderma harzianum* photolyase gene. *J. Biol Chem.* 1999. No 274. P. 14 288–14 294. URL: <http://dx.doi.org/10.1074/jbc.274.20.14288>
159. Betina V., Zajacova J. Regulation of periodicity and intensity of photo-induced conidiation of *Trichoderma viride*. *Folia Microbiol.* 1978. Vol. 23. P. 453–459.
160. Betina V., Zajacová J. Inhibition of photo-induced *Trichoderma viride* conidiation by inhibitors of RNA synthesis. *Folia Microbiol (Praha).* 1978. № 23. P. 460–464. URL: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02885576>
161. Bhattacharjya D. K., Paul R. K., Miah Md. N., Ahmed K. U. Comparative study on nutritional composition of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus* Fr.) cultivated on different sawdust substrates. *Bioresearch Communications.* 2015. Vol. 1. No 2. P. 93–98.

162. Bishop K. S., Kao Chi H., Xu Y., Glucina M. P., Paterson R. M., Ferguson L. R. From 2000 years of *Ganoderma lucidum* to recent developments in nutraceuticals. *Phytochemistry*. 2015. Vol. 114. P. 56–65.
163. Bolwell G. P., Wojtaszek P. Mechanisms for the generation of reactive oxygen species in plant defence – a broad perspective. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 1997. Vol. 51. № 6. P. 347–366. URL: <https://doi.org/10.1006/pmpp.1997.0129>
164. Borhani A., Badalyan S. M., Garibyan N. et al. *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Singer: An Edible Mushroom in Northern Forest of Iran and its Antagonistic Activity. *Against Selected Plant Pathogenic Fungi*. 2011. Vol. 3. No 2. P. 162–167.
165. Britton G. Structure and properties of carotenoids in relation to function. *The FASEB Journal*. 1995. Vol. 9. No 15. P. 1 551–1 558.
166. Brown J. S. Functional organization of chlorophyll and carotenoids in the algae, *Nannochloropsis salina*. *Plant Physiol*. 1987. Vol. 83. No 2. P. 434–437.
167. Brudacher G. B., Weiser H. A. Vitamin activity of β -carotene. *Internat J. Vit. Nutrition. Res*. 1985. P. 5–15.
168. Byerrum R. U., Clarke D. A., Lucas E. H., Ringler R. L., Stevens J. A., Stock C. C. Tumor inhibitors in *Boletus edulis* and other holobasidiomycetes. *Antibiotics and chemotherapy (Northfield)*. 1957. Vol. 7. No 1. P. 1–4.
169. Carlile M. J. The photobiology of fungi. *Annu Rev Plant Physiol*. 1965. Vol. 16. P. 175–202.
170. Carlile M. The photobiology of fungi. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 1965. No 16. P. 175–202.
171. Catlett N. L., Yoder O. C., Turgeon B G. Whole-genome analysis of two-component signal transduction genes in fungal pathogens. *Eukaryot. Cell*. 2003. No 2. P. 1 151–1 161.
172. Chang S. T., Wasser S. P. The role of culinary-medicinal mushrooms on human welfare with a pyramid model for human health. *Int J. Med Mushr*. 2012. Vol. 14. No 2. P. 95–134. doi: 10.1615/intjmedmushr.v14.i2.10

173. Chang S. T., Miles P. G. Mushroom biology – a new discipline. *Mycol.* 1992. No 6. P. 64–65.
174. Chanwun T. N., Muhamad N., Chirapongsatonkul N. and Churngchow N. Hevea brasiliensis cell suspension peroxidase: purification, characterization and application for dye decolorization. *AMB Express.* 2013. Vol. 3. P. 14.
175. Chen C. H. Genome-wide analysis of light-inducible responses reveals hierarchical light signalling in *Neurospora*. *EMBO J.*, 2009. No 28. P. 1 029–1 042.
176. Cheng Q. Recent patents on carotenoid production in microbes. *Recent patent biotechnology.* 2007. Vol. 1. P. 202–211.
177. Cohen R., Persky L. and Hadar Y. Biotechnological applications, and potential of wood-degrading mushrooms of the genus *Pleurotus*. *Appl Microbiol Biotechnol.*, 2002. No 58. P. 582–594.
178. Corrochano L. M. Fungal photoreceptors: sensory molecules for fungal development and behaviour. *Photochem Photobiol Sci.* 2007. Vol. 6. P. 725–736.
179. Corrochano L. M. Fungal photoreceptors: sensory molecules for fungal development and behaviour. *Photochem Photobiol Sci.* 2007. No 6. P. 725–736.
180. Corrochano L. M. Light in the Fungal World: From Photoreception to Gene Transcription and Beyond. *Annual Review of Genetics.* 2019. Vol. 53. P. 149–170.
181. Corrochano L. M., Galland P., Lipson E. D., Cerdá-Olmedo E. Photomorphogenesis in *Phycomyces*: fluence-response curves and action spectra. *Planta*, 1988. No 174. P. 315–320. URL: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00959516>
182. Corrochano L. M. Fungal phototobiology: a synopsis. *IMA Fungus.* 2011. Vol. 2. No 1. P. 25–28.
183. Daba A. S., Ezeronye O. U. Anti-cancer effect of polysaccharides isolated from higher basidiomycetes mushrooms. *African Journal of Biotechnology.* 2003. Vol. 2. No 12. P. 672–678. URL: <https://doi.org/10.5897/AJB2003.000-1123>
184. Dashtban M, Schraft H. and Qin W. Fungal bioconversion of lignocellulosic residues; opportunities & perspectives. *Int J. Biol Sci.* 2009. No 5. P. 578–595.

185. Davoli P., Mucci A., Schenetti L., Weber R. W. S. Laetiporic acids, a family of non-carotenoid polyene pigments from fruit-bodies and liquid cultures of *Laetiporus sulphureus* (Polyporales, Fungi). *Phytochemistry*. 2005. No 66. P. 817–823.
186. Dawkar V. V., Jadhav U. U., Jadhav S. U. and Govindwar S. P. Biodegradation of disperse textile dye Brown 3REL by newly isolated *Bacillus* sp. VUS. *Journal of Applied Microbiology*. 2008. Vol. 105. No 1. P. 14–24.
187. De Fabo E. C., Harding R. W., Shropshire W. Action spectrum between 260 and 800 nanometers for the photoinduction of carotenoid biosynthesis in *Neurospora crassa*. *Plant Physiol.* 1976. No 57. P. 440–445. URL: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.57.3.440>
188. De Silva D. D., Rapior S., Sudarman E., Stadler M., Xu J., Alias S. A. et al. Bioactive metabolites from macrofungi: Ethnopharmacology, biological activities and chemistry. *Fungal Divers.* 2013. No 62. P. 1–40.
189. Dong D, Tang W., Yu X., Nilsen Y., Kim R., Griffith R., Arnold J., Schüttler H. B. Systems biology of the clock in *Neurospora crassa*. *PloS one*. 2008. Vol. 3. No 8. e3105. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003105>
190. Duc L. H., Fraser P. D., Tam N. K. et al. Carotenoids present in halotolerant *Bacillus* sporeformers. *FEMS Microbiol Lett.* 2006. No 255. P. 215–224.
191. Eberhar D., Rau W., Zehender C. Über den Einfluss des Lichts auf die Carotinoidbildung von *Fusarium aquaeductuum*. *Planta*. 1961. No 56. P. 302–308.
192. Eldahshan O. A., Singab A. N. Carotenoids. *J. Pharmacogn. Phytochem.* 2013. Vol. 2. No 1. P. 225–234.
193. Esquivel-Naranjo E. U., García-Esquivel M., Medina-Castellanos E., Correa-Pérez V. A., Parra-Arriaga J. L, Landeros-Jaime F, Cervantes-Chávez J. A., Herrera-Estrella A. A *Trichoderma atroviride* stress-activated MAPK pathway integrates stress and light signals. *Mol. Microbiol.* 2016. No 100. P. 860–876. URL: <http://dx.doi.org/10.1111/mmi.13355>
194. Farkas V., Gresik M., Kolarova N., Sulova Z., Sestak S. Biochemical and physiological changes during photoinduced conidiation and derepression of cellulase

- synthesis in *Trichoderma*. In: Kubicek CP, Eveleigh DE, Esterbauer H, Steiner W, Kubicek-Pranz EM (eds) *Trichoderma reesei* cellulase: biochemistry, genetics, physiology and application. *Graham, Cambridge*. 1990. P. 139–155.
195. Fedotov O. V. Wood-destroying fungi as bio-sources of ferments for medicinal and nutritional purposes. Plant and Microbial Enzymes: isolation, characterization and biotechnology applications. *Tbilisi: Myza*. 2009. P. 125–126.
196. Friedl M. A., Schmoll M., Kubicek C. P., Druzhinina I. S. Photostimulation of *Hypocrea atroviridis* growth occurs due to a crosstalk of carbon metabolism, blue light receptors and response to oxidative stress. *Microbiology*. 2008. Vol. 154. P. 1 229–1 241.
197. Fuller K. K., Loros J. J., Dunlap J. C. Fungal photobiology: visible light as a signal for stress, space and time. *Curr Genet*. 2015. No 61. P. 275–288. URL: <http://dx.doi.org/10.1007/s00294-014-0451-0>
198. Galagan G. V., Calvo S. E. et al. The genome sequence of the filamentous fungus *Neurospora crassa*. *Nature*. 2003. Vol. 422. P. 859–868.
199. Galland P., Lipson E. D. Modified action spectra of photogeotropic equilibrium in *Phycomyces blakesleeanus* mutants with defects in genes *madA*, *madB*, *madC* and *madH*. *Photochem Photobiol*. 1985. No 41. P. 331–335. URL: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1751-1097.1985.tb03493.x>
200. Georgiou P., Christos D. A. Production of β -carotene by *Sclerotinia sclerotiorum* and its role in sclerotium differentiation. *Mycol. Res*. 2001a. № 105. P. 1 110–1 115.
201. Georgiou P., Christos D. A. B-Carotene production and its role in sclerotial differentiation of *Sclerotium rolfsii*. *Fungal Genet. Biol*. 2001b. No 34. P. 11–20.
202. Ghasemi F., Tabandeh F., Bambai B. and Sambasiva Rao K. R. S. Decolorization of different azo dyes by *Phanerochaete chrysosporium* RP78 under optimal condition. *International Journal of Environmental Science and Technology*. 2010. Vol. 7. No 3. P. 457–464.

203. Godinho A., Bhosle S. Carotenes produced by alkaliphilic orangepigmented strains of *Microbacterium arborescence* – AGSB isolated from coastal sand dunes. *Indian journal of marine science*. 2008. Vol. 37. P. 307–312.
204. Goldstein A., Cantino E. C. Light-stimulated polysaccharide and protein synthesis by synchronized, single generations of *Blastocladiella emersonii*. *J. Gen Microbiol.* 1962. Vol. 28. P. 689–699. URL: <https://doi.org/10.1099/00221287-28-4-689>
205. Gresik M., Kolarova N., Farkas V. Hyperpolarization and intracellular acidification in *Trichoderma viride* as a response to illumination. *J. Gen Microbiol.* 1991. Vol. 137. No 11. P. 2 605–2 609. URL: <https://doi.org/10.1099/00221287-137-11-2605>
206. Guillot J., Kanska G. Lectins in Higher Fungi. *Biochem System Ecol.* 1997. No 3. P. 203–230.
207. Halliwell B. How to characterise biological antioxidants. *Free Radicals Res. Commun.* 1990. No 9. P. 1–32.
208. Hamid H., Rehman K. U. Potential applications of peroxidases. *Food Chemistry*. 2009. Vol. 115. No 4. P. 1 177–1 186.
209. Harding R. W., Melles S. Genetic analysis of phototropism of *Neurospora crassa* perithecial beaks using white collar and albino mutants. *Plant Physiol.* 1983. No 72. P. 996–1 000.
210. Hassan F. R. H., Ghada M., El-Kady A. T. M. Mycelial Biomass Production of Enoke Mushroom (*Flammulina velutipes*) by Submerged Culture. *Australian J. Basic and Applied Sci.* 2012. No 6(7). P. 603–610.
211. Hegemann P. Algal sensory photoreceptors *Ann. Rev. Plant Biol.* 2008. № 59. P. 167–189.
212. Heintzen C. Plant and fungal photopigments. *WIREs Membr. Transp. Signal.* 2012. No 1. P. 411–432. doi: 10.1002/wmts.36

213. Heller J., Tudzynski P. Reactive oxygen species in phytopathogenic fungi: signaling, development, and disease. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2011. No 49. P. 369–390.
214. Herrera-Estrella A., Horwitz B. A. Looking through the eyes of fungi: molecular genetics of photoreception. *Mol. Microbiol.* 2007. Vol. 64. No 1. P. 5–15.
215. Hillenkamp F. Interaction between laser radiation and biological systems. *Lasers in Biology and Medicine. New York; London,* 1987. P. 36–75.
216. Hobbs C. R. The chemistry, nutritional value, immunopharmacology, and safety of the traditional food of medicinal split-gill fungus *Schizophyllum commune* Fr.: Fr. (Schizophyllaceae). A literature review. *Int. J. of Medicinal Mushrooms.* 2005. Vol. 7. P. 127–139.
217. Hofrichter M., Ullrich R., Pecyna M. J., Liers C. and Lundell T. New and classic families of secreted fungal heme peroxidases. *Applied Microbiology and Biotechnology.* 2010. Vol. 87. No 3. P. 871–897.
218. Horwitz B. A., Perlman A., Gressel J. Induction of *Trichoderma* sporulation by nanosecond laser pulses: evidence against cryptochrome cycling. *Photochem Photobiol.* 1990. No 51. P. 99–104. URL: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1751-1097.1990.tb01689.x>
219. Idnurm A., Heitman J. Ferrochelatase is a conserved downstream target of the blue light-sensing White collar complex in fungi. *Microbiology.* 2010. No 156. P. 2393–2407.
220. Idnurm A., Heitman J. Light controls growth and development via a conserved pathway in the fungal kingdom. *PLoS Biol.* 2005. No 3. P. e95.
221. Ikekawa T., Ikeda Y., Yoshioka Y., Nakanishi K. & Yamazaki E. Studies on antitumor polysaccharides of *Flammulina velutipes* (Curt. ex Fr.) Sing. II. The structure of EA3 and further purification of EA5. *Journal of Pharmacobio-dynamics.* 1982. Vol. 5. No 8. P. 576–581.

222. Ishida B. K., Turner C., Chapman M. H., McKeon T. A. Fatty acids and carotenoid composition in gac (*Momordica cochinchinensis* Spreng) fruit. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2004. Vol. 52. P. 274–279.
223. Josikura M., Vasino K. Carotenoid colorant agent. *Japan pat.* No 54-84127 Cl.C 09 B 61/00. 1981.
224. Jyonouchi H., Hill R. J., Tomita Y. et al. Studies of immunomodulating actions of carotenoids. I. Effects of β -carotene and astaxanthin on murine lymphocyte functions and cell surface marker expression in in vitro culture system. *Nutr. Cancer*. 1991. Vol. 16. No 1. P. 93–105.
225. Jyonouchi H., Sun S., Iijima K. et al. Antitumor activity of astaxanthin and its mode of action. *Nutr. Cancer*. 2000. Vol. 36. No 1. P. 59–65.
226. Jyonouchi H., Zhang L., Gross M. et al. Immunomodulating actions of carotenoids: Enhancement of in vivo and in vitro antibody production to T-dependent antigens. *Nutr. Cancer*, 1994. Vol. 21. No 1. P. 47–58.
227. Kalac P. A review of chemical composition and nutritional value of wild-growing and cultivated mushrooms. *J. Sci. Food Agric.* 2013. No 93. P. 209–218.
228. Kallies A., Mohsenzadeh S., Rensing L. Effects of light on protein secretion in *Neurospora crassa*. *Arch Microbiol.* 1992. Vol. 157. P. 104–106.
229. Kamada T., Sano H., Nakazawa T., Nakahori K. Regulation of fruiting body photomorphogenesis in *Coprinopsis cinerea*. *Fungal Genetics and Biology*. 2010. Vol. 11. P. 917–921.
230. Kang C. Y., Lee C. O., Chung K. S. et al. Antitumor Component of *Lariporus sulphureus* and its Immunostimulating Activity. *Arch. Pharm. Res.* 1982. Vol. 5. No 2. P. 39–43.
231. Kapich A. N., Gvozdkova T. S., Kvacheva Z. B. Antioxidant, radioprotective and antiviral properties of the extracts of the mycelium fungus *Laetiporus sulphureus*. *Successes of Medical Mycology*. US, Moscow. 2008. P. 146–148.
232. Karu T. I. Photobiology of low-power laser therapy. London: Harwood, Acad. Publ., 1989.

233. Karu T. I. Light coherence. Is this property important for photomedicine? 2011. URL: <http://www.photobiology.info/Coherence.html>
234. Karu T. J. On the molecular mechanism of therapeutic action of low-intensity laser radiation. *Dokl. AN SSSR*. 1986. Vol. 29. P. 1 245–1 249.
235. Kertesz-Chaloupkova K., Walser P. J., Granado J. D., Aebi M., Kues U. Blue light overrides repression of asexual sporulation by mating type genes in the basidiomycete *Coprinus cinereus*. *Fungal Genet Biol*. 1998. No 23. P. 95–109. URL: <http://dx.doi.org/10.1006/fgbi.1997.1024>
236. Khaneja R., Perez-Fons L., Fakhry S. et al. Carotenoids found in *Bacillus*. *Journal of Applied Microbiology*. 2010. No 108. P. 1 889–1 902.
237. Kim J. M., Ra K. S., Noh D. O. et al. Optimization of submerged culture conditions for the production of angiotensin converting enzyme inhibitor from *Flammulina velutipes*. *J. Industr. Microbiol. Biotechnol*. 2002. 29(5). P. 292–295.
238. Kim H., Son H., Lee Y.-W. Effects of light on secondary metabolism and fungal development of *Fusarium graminearum*. *Appl. Microbiol*. 2014. No 116. P. 380–389.
239. Kirby N., McMullan G. and Marchant R. Decolourisation of an artificial textile effluent by *Phanerochaete chrysosporium*. *Biotechnology Letters*. 1995. Vol. 17. No 7. P. 761–764.
240. Klase Ni. P. Dung T., Duong E. Radkov and Paul N. Winberg. «Plant Growth Lighting Device and Method». 2015. No 0623. URL: <http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=edspgr&AN=edspgr.09060468&lang=es&site=edslive&scope=site>
241. Komagata K. Value of chemosystematic data for predicting anamorph-teleomorph relationships between the genera *Rhodotorula* and *Rhodospiridium*. *FEMS Microbiology Letters*. 1992. Vol. 100. No 1–3. P. 503–508. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1992.tb14084.x>
242. Krishnaveni M., Kowsalya R. Characterization and decolorization of dye and textile effluent by laccase from *Pleurotus florida* – A white-rot fungi. *International Journal of Pharma and Bio Sciences*. 2011. Vol. 2. No 1. P. 117–123.

243. Kues U. Life history and developmental processes in the basidiomycete *Coprinus cinereus*. *Microbiol Mol Biol Rev.* 2000. Vol. 64. No 2. P. 316–353.
244. Lai T., Gao Y., Zhou S. Global marketing of medicinal Ling Zhi mushroom *Ganoderma hucidum* (W. Curt.: Fr.) Products and safety concerns. *Int. J. of Medicinal Mushrooms.* 2004. Vol. 6. No 2. P. 185–190.
245. Lamb T. M., Goldsmith C. S., Bennett L, Finch K. E., Bell-Pedersen D. Direct transcriptional control of a p38 MAPK pathway by the circadian clock in *Neurospora crassa*. *PLoS One.* 2011. Vol. 6. No 11. P. e27149.
246. Larroude M., Celinska E., Back A., Thomas S., Nicaud J.-M., Ledesma-Amaro R. A synthetic biology approach to transform *Yarrowia lipolytica* into a competitive biotechnological producer of β -carotene. *Biotechnology and Bioengineering.* 2018. Vol. 115. No 2. P. 464–472. doi: 10.1002/bit.26473
247. Lee C. Y., Park J. E., Kim B. B. Determination of Mineral Components in the Cultivation Substrates of Edible Mushrooms and Their Uptake into Fruiting Bodies. *Mycobiol.* 2009. No 37(2). P. 109–113.
248. Lee H. S., Ohnishi Y., Horinouchi S. A sigmaB-like factor responsible for carotenoid biosynthesis in *Streptomyces griseus*. *J. Mol. Microbiol Biotechnol.* 2001. Vol. 3. No 1. P. 95–101.
249. Lewis Z. A., Correa A., Schwerdtfeger C., Link K. L., Xie X., Gomer R. H., Thomas T., Ebbole D. J., Bell-Pedersen D. Overexpression of White Collar-1 (WC-1) activates circadian clock-associated genes, but is not sufficient to induce most light-regulated gene expression in *Neurospora crassa*. *Mol Microbiol.* 2002. Vol. 45. No 4. P. 917–931.
250. Liang Z, Wu C, Shieh Z, Cheng S. Utilization of grass plants for cultivation of *Pleurotus citrinopeleatus*. *Int Biodeterior Biodegrad.* 2009. Vol. 63. P. 509–514. doi: 10.1016/j.ibiod.2008.12.006

251. Losi A., Quest B. and Gärtner W. Listening to the blue: The time-resolved thermodynamics of the bacterial blue-light receptor YtvA and its isolated LOV domain. *Photochem. Photobiol. Sci.* 2003. No 2. P. 759–766.
252. Lu B. C. The role of light in fructification of the basidiomycete *Cyathus stercoreus*. *Am J Bot.* 1965. No 52. P. 432–437. URL: <http://dx.doi.org/10.2307/2440258>
253. Lu B. C., Gallo N., Kües U. White-cap mutants and meiotic apoptosis in the basidiomycete *Coprinus cinereus*. *Fungal Genet Biol.* 2003. No 39. P. 82–93. URL: [http://dx.doi.org/10.1016/S1087-1845\(03\)00024-0](http://dx.doi.org/10.1016/S1087-1845(03)00024-0)
254. Lundell T. K., Mäkelä M. R. and Hildén K. Lignin-modifying enzymes in filamentous basidiomycetes-ecological, functional and phylogenetic review. *Journal of Basic Microbiology.* 2010. Vol. 50. No 1. P. 5–20.
255. Lung M. Y., Hsieh C. W. Antioxidant property and production of exopolysaccharide from *Armillaria mellea* in submerged cultures: effect of culture aeration rate. *Eng. Life Sci.* 2011. Vol. 11. P. 482–490.
256. Maestro D. P., Borrja P. R. Actividad antioxidante de esteroides y ácidos orgánicos naturales. *Grass y aceites.* 1993. T. 44. No 3. P. 208–212.
257. Mandeel Q. A., Al-Laith A. A., Mohamed S. A. Cultivation of Oyster Mushrooms (*Pleurotus* spp.) on Various Lignocellulosic Wastes. *World Journal Microbiology and Biotechnology.* 2005. No 21. P. 601–607.
258. Mantzouridou F., Tsimidou M. Z. On the monitoring of carotenogenesis by *Blakeslea trispora* using HPLC. *Food Chemistry.* 2007. Vol. 104. No 1. P. 439–444.
259. Manzi P., Pizzoferrato L. Beta glucans in edible mushrooms. *Food Chem.* 2000. Vol. 68. P. 315–318.
260. Marco-Urrea E. and Reddy C. A. Degradation of chloro-organic pollutants by white rot fungi microbial degradation of xenobiotics. *Environmental Science and Engineering.* 2012. Vol. 2. P. 31–66.
261. Masuno K. Development of technical utilization of LED in *Pholiota nameko* cultivation. Tech. Rep. Nagano: Pref. Forest. Res., 2010. 137 p.

262. McCracken F. I. Some factors affecting basidiospore germination of *Pleurotus sapidus*. *Can. J. of Botany*. 1982. Vol. 60. No 9. P. 1 658–1 661.
263. Mishyn L., Gvozdkova T. Steroid compounds from the fungus *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr) Murr.: recovery and quantitation. Матер. Междунар. науч. конф. «Современное состояние и перспективы развития микробиологии и биотехнологии», Минск, 26–28 мая 2004 г. 2004. С. 265–267.
264. Mishyn L., Zalashko M. Separation and spectrophotometric studies of *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murr. Carotenoids. *Microbiology and Biotechnology of the XXI Century: Proc. Int. Conf., June 22–24*. 2002. P. 55–56.
265. Miyazaki Y. Masuno K., Abe M. Light-stimulative effects on the cultivation of edible mushrooms by using blue led. 7th International Conference on Mushroom. *Biology and Mushroom Products (ICMBMP7)*, 4–7 oct. 2011: proceedings. Arcachon, 2011. P. 58–67.
266. Moore D., Gange A. C., Gange E. G., Boddy L. / eds. Boddy L., Frankland J. C., van West P. Fruit bodies: their production and development in relation to environment *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. Amsterdam. 2008. P. 79–103.
267. Moore D., Robson G. D., Trinci A. P. 21st Century Guidebook to Fungi. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2011. 236 p.
268. Morgan W. M. Plant tissue culture. *World Agriculture*. 1993. P. 19–21.
269. Morimoto N., Oda Y. Effects of light on fruit-body formation in a basidiomycete, *Coprinus macrorhizus*. *Plant Cell Physiol*. 1973. No 14. P. 217–225.
270. Nakano Y., Fujii N., Kojima M. Identification of Blue-Light Photoresponse Genes in Mushroom Mycelia. *Bioscience Biotechnology Biochemistry*. 2010. Vol. 10. P. 2 160–2 165.
271. Nakazawa T. et al. Stimulative effects of light and a temperature downnet/shift on transcriptional expressions of developmentally regulated genes in the initial stages of fruitingbody formation of the basidiomycetous mushroom *Lentinula edodes*. *FEMS Microbiol. Lett*. 2008. No 289. P. 67–71.

272. Nanba K. et al. Effects of LED lights on fruiting-body production in *Hypsizigus marmoreus*. *Mushroom Sci. Biotechnol.* 2002. No 10. P. 141–146.
273. Ng T. Peptides, and proteins from fungi. *Peptides*. 2004. No 25. P. 1 055–1 073.
274. Obermuller-Jevic U. C., Francz P. I. Enhancement of the UVA induction of haem oxygenase-1 expression by β -carotene in human skin fibroblast. *FEBS Lett.* 1999. Vol. 460. No 2. P. 212–216.
275. Obodai M., Cleland-Okine J., Vowotor K. Comparative study on the growth and yield of *Pleurotus ostreatus* mushroom on different lignocellulosic by – products. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*. 2003. Vol. 30 No 3. P. 146–149.
276. Ooi V. A review of pharmacological activities of mushroom polysaccharides. *Int. J. Med. Mushr.* 1999. Vol. 3. P. 361–394.
277. Ossowski L., Lopez M. Proteolytic enzymes in cancer invasion. Introduction. *Enz Protein*. 1996. No 49. P. 5–6.
278. Perez-Fons L., Steiger S., Khaneja R. et al. Identification and the developmental formation of carotenoid pigments in the yellow / orange *Bacillus* spore-formers. *Biochimica et Biophysica Acta*. 2011. № 1 811. P. 177–185.
279. Philippoussis A., Zervakis G., Diamantopoulou P. Bioconversion of agricultural lignocellulosic waste through the cultivation of edible mushroom *Agrocybe aegerita*, *Volriella volvacca* and *Pleurotus* spp. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2001. No 17. P. 191–200.
280. Pirog T. P. *Biotechnology*. NUHT. Kyiv, 2010. 323 p.
281. Pomar F., Caballero N., Pedreo M. A. and Ros Barceló A. H₂O₂ generation during the auto-oxidation of coniferyl alcohol drives the oxidase activity of a highly conserved class III peroxidase involved in lignin biosynthesis. *FEBS Letters*. 2002. Vol. 529. No 2–3. P. 198–202.
282. Poppe J. Use of agricultural waste materials in the cultivation of mushrooms. *Science And Cultivation Of Edible Fungi*. 2000. Vol. 1(2). P. 3–23.

283. Potapova T. V., Levina N. N., Belozerskaya T. A., Kritsky M. S., Chailakhian L. M. Investigation of electrophysiological responses of *Neurospora crassa* to blue light. *Arch Microbiol.* 1984. Vol. 137. No 3. P. 262–265.
284. Poyedinok N. L. Influence of low-intensity laser radiation on the growth and development of *Hericiun erinaceus* (Bull.: Fr.) Pers. and *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) Kumm. *Int. J. Med. Mushr.* 2001. Vol. 3, No 2(3). P. 199.
285. Poyedinok N. L., Buchalo A. S., Negriyko A. M., Potemkina J. V., Mykchaylova O. B. The action of argon and helium-neon laser radiation on growth and fructification of culinary-medicinal mushrooms *Pleurotus ostereatus* (Jacq.: Fr.) Kumm., *Lentinus edodes* (Berk.) Singer, and *Hericiun erinaceus* (Bull.: Fr.) Pers. *International Journal of Medicinal Mushrooms.* 2003. Vol. 5. P. 293–299.
286. Poyedinok N. L., Potemkina Z. V., Buchalo A. S., Negriyko A. M., Grygansky A. Ph. Stimulation with low-intensity laser light of basidiospore germination and growth of monocaryotic isolates in Medicinal Mashroom *Hericiun erinaecus* (Bull.: Fr.) Pers. (Aphyllorphoromycetideae). *International Journal of Medicinal Mushrooms.* 2000. Vol. 2. No 4. P. 339–342.
287. Purschwitz J., Muller S., Kastner C., Fischer R. Seeing the rainbow: light sensing in fungi. *Current Opinion in Microbiology.* 2006. Vol. 9. P. 566–571.
288. Rau W. Untersuchungen über die lichtabhängige Carotenoidsynthese. I. Das Wirkungsspektrum von *Fusarium aquaeductuum*. *Planta.* 1967a. No 72. P. 14–28.
289. Rau W. Untersuchungen über die lichtabhängige Carotenoidsynthese. Erstatz der Lichtinduktion durch Mercuribenzoat. *Planta.* 1967b. No 75. P. 263–277.
290. Rau W. Untersuchungen über die lichtabhängige Carotenoidsynthese. IV. Die Rolle des Sauerstoffs bei der Lichtinduktion. *Planta.* 1969. No 84. P. 30–42.
291. Reshetnikov S. V., Wasser S. P., Tan K. K. Higher Basidiomycota as a source of antitumor and immunostimulating polysaccharides. *Int J Med Mushrooms.* 2001. No 3. P. 361–394.

292. Reshetnyk K. Analysis of the influence of laser irradiation on the accumulation of biomass and polysaccharides *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *ScienceRise: Biological Science*. 2020. No 3(24). C. 18–23.
293. Reshetnyk K. Investigation the effect of laser irradiation on the growth characteristics of *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *2ND International Conference «Smart Bio»* (Kaunas, 3–5 May 2018). Kaunas, 2018. P. 344.
294. Reshetnyk K. The influence of laser irradiation on the content of carotenoids in the mycelium of fungi *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill. *Chornomorski Botanical Journal*. 2020. 16 (4). C. 333–342. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2020-16-4-6
295. Reshetnyk K., Prysedsky Yu., Yuskov D. The influence of laser irradiation on the development of vegetative micelium *Pleurotus ostreatus*. *Biologija*. 2019. Vol. 65. No. 4. P. 243–250.
296. Reshetnyk K., Yuskov D. Modification of peroxidase activity of some stains of basidiomycota under the influence of laser radiation. *The scientific heritage. Biological Sciences*. 2019. Vol. 39. No 1. C. 12–14.
297. Rice P. J., Lockhart B. E., Barker L. A., Adams E. L., Ensley H. E., Williams D. L. Pharmacokinetics of fungal (1–3)- β -D-glucans following intravenous administration in rats. *Int. Immunopharmacol*. 2004. 4(9). P. 1 209–1 215.
298. Rowan N. J., Smith J. E. and Sullivan R. Immunomodulatory activities of mushroom glucans, and polysaccharide-protein complexes in animals, and humans (A review). *Int J Med Mushr*. 2003. No 5. P. 95–110.
299. Sanchez C. Lignocellulosic residues: biodegradation and bioconversion by fungi. *Biotechnol Adv*. 2009. 27. P. 185–194.
300. Scherba V. V., Babitskay V. G., Truchonovec V. V., Fomina V. I., Bisko N. A., Mitropolskaya N. Yu. The influence of the cultivation conditions on the chemical composition of medicinal mushrooms *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) Kumm. and *Lentinus edodes* (Berk) Sing. *Intern. J. Med. Mushr*. 1999. 1(2). P. 181–185.
301. Schmid R. Blue light effects in endogenous rhythms. *Blue light responses / ed. by Senger H. ERC Press, Florida, 1987. Vol. 1. P. 87–100.*

302. Schmid R. Blue light effects in endogenous rhythms / ed. by Senger H., ERC Press, Florida, 1987. Vol. 1. P. 87–100.
303. Schuster A., Kubicek C. P., Friedl M. A. et al. Impact of light on *Hypocrea jecorina* and the multiple cellular roles of ENVOY in this process. *BMC Genomics*. 2007. Vol. 8. 449. URL: <https://doi.org/10.1186/1471-2164-8-44>
304. Schwerdtfeger C. Linden H. VIVID is a flavoprotein and serves as a fungal blue light photoreceptor for photoadaptation. *EMBO J*. 2003. 22(18). P. 4 846–4 855.
305. Schwerdtfeger C., Linden H. Blue light adaptation and desensitization of light signal transduction in *Neurospora crassa*. *Mol Microbiol*. 2001. Vol. 39. No 4. P. 1 080–1 087.
306. Schwerdtfeger C., Linden H. VIVID is a flavoprotein and serves as a fungal blue light photoreceptor for photoadaptation. *EMBO J*. 2003. Vol. 22. No 18. P. 4 846–4 855.
307. Sigler L., de la Maza L. M., Tan G., Egger K. N., Sherburne R. K. Diagnostic difficulties caused by a nonclamped *Schizophyllum commune* isolate in a case of fungus ball of the lung. *Journal of clinical microbiology*. 1995. Vol. 33. No 8. 1979–1983. URL: <https://doi.org/10.1128/JCM.33.8.1979-1983.1995>
308. Sinicyn A. P. Gusakov A. V., Chernoglazov V. M. Bioconversion of lignocellulosic materials. Moscow: Izd-vo MGU, 1995. 224 p.
309. Smiderle F. R., Carbonero E. R., Mellinger C. G., Sasaki G. L., Gorin P. A. & Iacomini M. Structural characterization of a polysaccharide and a β -glucan isolated from the edible mushroom *Flammulina velutipes*. *Phytochemistry*. 2006. Vol. 67. No 19. P. 2 189–2 196.
310. Sobieralski K., Siwulski M., Lisiecka J. et al. Fungi-derived-glucans as a component of functional food. *Acta Sci. Pol., Hortorum Cultus*. 2012. Vol. 11. P. 111–128.
311. Sommer T., Chambers J. A., Eberle J., Lauter F. R., Russo V. E. Fast light-regulated genes of *Neurospora crassa*. *Nucleic Acids Res*. 1989. Vol. 17. No 14. P. 5 713–5 723.

312. Stalpers J. A. Identification of wood-inhabiting Aphyllophorales in pure culture. *Studies in Mycology*. 1978. 16. P. 1–248.
313. Stamets P. Growing Gourmet and Medicinal Mushrooms. Hong Kong: Ten Speed Press and Mycomedea Productions, 1993.
314. Suzuki T., Tsuzuki A., Ohno N., Ohshima Y., Adachi Y., Yadomae T. Synergistic action of beta-glucan and platelets on interleukin-8 production by human peripheral blood leukocytes. *Biol Pharm Bull*. 2002. 25(1). P. 140–144.
315. Takano H., Obitsu S., Beppu T., Ueda K. Light-induced carotenogenesis in *Streptomyces coelicolor* A3(2): identification of an extracytoplasmic function sigma factor that directs photodependent transcription of the carotenoid biosynthesis gene cluster. *J. Bacteriol*. 2005. Vol. 187. No 5. P. 1 825–1 832.
316. Temme N., Tudzynski P. Does *Botrytis cinerea* ignore H₂O₂-induced oxidative stress during infection? Characterization of *Botrytis* activator protein. *Mol. Plant Microbe. Interact*. 2009. № 22. P. 987–998.
317. Tisch D., Schmoll M. Light regulation of metabolic pathways in fungi. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2010. Vol. 85. P. 1 259–1 277. URL: <https://doi.org/10.1007/s00253-009-2320-1>
318. Tisch D., Kubicek C. P., Schmoll M. Crossroads between light response and nutrient signalling: ENV1 and PhLP1 act as mutual regulatory pair in *Trichoderma reesei*. *BMC Genomics*. 2014. Vol. 15. P. 425–438.
319. Treshalina H. M., Lukasheva E. V., Sedakova L. A. *et al.* Anticancer enzyme L-lysine α -oxidase. *Appl Biochem Biotechnol*. 2000. Vol. 88. P. 267–273. URL: <https://doi.org/10.1385/ABAB:88:1-3:267>
320. Vachali P., Bhosale P., Bernstein P. S. Microbial carotenoids. *Methods Mol. Biol*. 2012. № 898. P. 41–59.
321. Van Griensven L. J. Culinary-medicinal mushrooms: Must action be taken. *Int J Med Mushrooms*. 2009. № 11. P. 281–286.

322. Vargovic P, Pokorny R., Holker U., Hofer M., Varecka L. Light accelerates the splicing of *srh1* homologue gene transcripts in aerial mycelia of *Trichoderma viride*. *FEMS Microbiol Lett.* 2006. Vol. 254. No 2. P. 240–244.
323. Venkateshwaran G., Somashekar D., Prakash M H., Basappa S. C., Richard J. Production and utilisation of catalase using *Saccharomyces cerevisiae*. *Proc. Biochem.* 1999. No 34. P. 187–191.
324. Viefhues A., Schlathoelter I., Simon A., Viaud M., Tudzynski P. Unraveling the function of the response regulator BcSkn7 in the stress signaling network of *Botrytis cinerea*. *Eukaryot. Cell.* 2015. No 14. P. 636–651.
325. Villares A., Mateo-Vivaracho L., Guillamn E. Structural Features and Healthy Properties of Polysaccharides Occurring in Mushrooms. *Agriculture.* 2012. No 2. P. 452–471.
326. Vitalini M. W., de Paula R. M., Goldsmith C. S., Jones C. A., Borkovich K. A., Bell-Pedersen D. Circadian rhythmicity mediated by temporal regulation of the activity of p38 MAPK. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2007. No 104. P. 18 223–18 228. URL: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0704900104>
327. Voloshko T., Fedotov O. Comparative characteristics of basidiomycetes – producers of catalase. *Biotechnologia Acta.* 2013. Vol. 6. No 3. P. 89–94.
328. Wachtel-Galor S., Yuen J., Buswell J. A., Benzie I. F. F. *Ganoderma lucidum* (Lingzhi or Reishi): A medicinal mushroom. In: Benzie IFF, Wachtel-Galor S, editors. *Herbal Medicine: Biomolecular and Clinical Aspects.* 2nd ed. Boca Raton (FL): CRC Press/Taylor & Francis. 2011. Chapter 9. 403 p.
329. Wang J. Y., Wen L. L., Huang Y. N. et al. Dual effects of antioxidants in neurodegeneration: direct neuroprotection against oxidative stress and indirect protection via suppression of glia-mediated inflammation. *Curr. Pharm. Des.* 2006. Vol. 12. No 27. P. 3 521–3 533.
330. Wasser S. Medicinal mushrooms as a source of antitumor and immunomodulating polysaccharides. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2002. Vol. 60. P. 258–274.

331. Wasser S. P. Medicinal mushroom science: History, current status, future trends, and unsolved problems. *Int J Med Mushrooms*. 2010. № 12. P. 1–16.
332. Wasser S. P. Medicinal mushrooms as a source of antitumor, and immunomodulating polysacchzrides. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2002. No 60. P. 258–274.
333. Wasser S. P., Weis A. L. Medicinal properties of substances occurring in Higher Basidiomycetes Mushrooms: current perspectives (Review). *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 1999b. Vol. 1. P. 31–62.
334. Wasser S. P., Weis A. L. Therapeutic effects of substances occurring in higher Basidiomycetes mushrooms: A modern perspective. *Crit Rev Immunol*. 1999a. No 19. P. 65–96.
335. Wettstein D. Chlorophyll-letale und der submikroskopische Formweschsel der Plastiden. *Exp Cell Res*. 1957. 12(3). P. 427–506.
336. Ying J. Z., Mao X. L., Ma Q. M., Zong Y. C., Wen H. A. *Icones of Medicinal Fungi from China*. Beijing: Science Press, 1987.
337. Yu Q., Ghisla S., Hirschberg J., Mann V., Beyer P. Plant Carotene Cis-Trans Isomerase CRTISO: A New Member of The Fadred-Dependent Flavoproteins Catalyzing Non-Redox Reactions. *The Journal of Biological Chemistry*. 2011. Vol. 286. No 10. P. 8 666–8 676. URL: <http://doi.org/10.1074/jbc.M110.208017>
338. Yu Z., Fischer R. Light sensing and responses in fungi. *Nature Reviews Microbiology*. 2019. No 17(1). P. 25–36.
339. Zaidman B. Z., Yassin M., Mahajna J., Wasser S. P. Medicinal mushroom modulators of molecular targets as cancer therapeutics. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2005. № 67. P. 453–468.
340. Zaidman B. Z., Yassin M., Mahajna J. A. and Wasser S. P. Medicinal mushroom modulators of molecular targets as cancer therapeutics. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2005. No 67. P. 453–468.
341. Zalevsky Z., Belkin M. Coherence and speckle in photomedicine and photobiology. *Photomedicine and Laser Surgery*. 2011. Vol. 29. No 10. P. 655–656.

342. Zalokar M. Studies on biosynthesis of carotenoids in *Neurospora crassa*. *Archives of Biochemistry*. 1954. № 50. P. 71–80.
343. Zalokar M. Biosynthesis of carotenoids in *Neurospora*. Action spectrum of photoactivation. *Archives of Biochemistry*. 1955. № 56. P. 318–325.
344. Zervoudakis G. B-carotene production and sclerotial differentiation in *Sclerotinia minor*. *Mycol. Res.* 2003. No 107. P. 624–631.

СПИСОК РОБІТ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ**Статті в журналах, що індексуються Web of Science**

1. Reshetnyk K., Prysedsky Yu., Yuskov D. The influence of laser irradiation on the development of vegetative micelium *Pleurotus ostreatus*. *Biologija*. 2019. Vol. 65, No 4. P. 243–250. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).

Статті у закордонних наукових виданнях, включених до інших міжнародних наукометричних баз даних

2. Reshetnyk K., Yuskov D. Modification of peroxidase activity of some stains of basidiomycota under the influence of laser radiation. The scientific heritage. *Biological Sciences*. 2019. Vol. 39, No 1. С. 12–14. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).

Статті у наукових фахових виданнях України

3. Решетник К. С. Вплив LED лазерів на ростові процеси макроміцета *Flammulina velutipes* (Curt.:Fr.) Sing. *Наукові доповіді НУБіП України*. 2019. Вип. 81(5). С. 1–8.

4. Reshetnyk K. The influence of laser irradiation on the content of carotenoids in the mycelium of fungi *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill. *Chornomorski Botanical Journal*. 2020. 16 (4). С. 333–342. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2020-16-4-6

5. Reshetnyk K. Analysis of the influence of laser irradiation on the accumulation of biomass and polysaccharides *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *ScienceRise: Biological Science*. 2020. No 3(24). С. 18–23.

6. Решетник К. С., Юськов Д. С. Каталазна активність макроміцета *Pleurotus ostreatus* (Jacq. Fr) P. Kumm. за дії лазерного опромінення. *ScienceRise: Biological Science*. 2019. Vol. 1. No 16. С. 30–36. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).

7. Решетник К. С., Юськов Д. С. Вплив лазерного опромінення на каталазну активність базидіоміцета *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. *Вісник Львівського університету. Серія: Біологічна*. 2019. №. 81. С. 3–11. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).
8. Решетник К. С., Юськов Д. С. Інтенсифікація росту базидієвого гриба *Schizophyllum commune* за допомогою лазерного опромінення. *Агроекологічний журнал*. 2020. № 2. С. 106–111. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).
9. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Вплив лазерного опромінення на накопичення біомаси та екзополісахаридів гриба *Schizophyllum commune* Fr. *Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Серія: Біологічні науки*. 2020. 1(389). С. 25–30. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).
10. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Ріст та культурально-морфологічні особливості деяких штамів *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill за дії лазерного опромінення. *Ukrainian Botanical Journal*. 2020. 77(6). С. 472–479. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.472> (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).

Матеріали доповідей наукових конференцій

11. Решетник К. С. Дослідження впливу лазерного опромінення на ростові характеристики гриба *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. Матеріали наукової конференції професорсько-викладацького складу, наукових працівників і здобувачів наукового ступеня за підсумками науково-дослідної роботи за період 2015–2016 рр. (Вінниця, 15–18 травня 2017 р.): у 2-х т. Т. 1. Вінниця, 2017. С. 23–

12. Решетник К. С. Покращення ростових характеристик гриба *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing під дією лазерного опромінення. *Екологія Донбасу: уроки історії та виклики сьогодення*. Збірник тез доповідей Першої міжнародної науково-практичної конференції (Донецька область, Волноваський район смт. Графське 10–11 жовтня 2017 р.). Вінниця, 2017. С. 49–52.
13. Решетник К. С. Дослідження впливу лазерного опромінення на ростові характеристики гриба *Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing. *Актуальні проблеми ботаніки та екології*. Матеріали міжнар. конф. молодих учених (Луцьк, 5–10 вересня 2017 р.). Луцьк, 2017. С. 84.
14. Reshetnyk K. Investigation the effect of laser irradiation on the growth characteristics of *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *2ND International Conference «Smart Bio»* (Kaunas, 3–5 May 2018). Kaunas, 2018. P. 344.
15. Решетник К. С., Юськов Д. С. Вплив лазерного опромінення на ростові параметри деяких штамів гливи звичайної *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *Шевченківська весна: досягнення біологічної науки / BioScience Advances*. Збірник тез XVI Міжнародної наукової конференції студентів та молодих вчених (Київ, 24–27 квітня 2018 р.). Київ, 2018. С. 74–75. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).
16. Решетник К. С. Визначення ефективності використання опроміненого посівного міцелію для отримання біомаси грибів. *Актуальні питання розвитку Біології та Екології: VI Міжнародна наукова конференція студентів, аспірантів та молодих вчених*. Вінниця: 21–22 жовтня 2020 р. 2020. Вінниця, С. 59–61.
17. Решетник К. С., Юськов Д. С. Вплив лазерного опромінення на швидкість росту міцелію деяких штамів гливи звичайної *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології*. Матеріали V Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих вчених. Вінниця, 2018. С. 126–127. (Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).

Патенти

18. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Спосіб стимулювання росту дикаріотичного міцелію їстівного гриба гливи звичайної (*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm): пат. 124287 Україна. № у 201712431, від 14.12.2017, МПК (2018.01), Бюл. № 6, від 26.03.2018. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

19. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Деклараційний патент України на корисну модель № 124286. Спосіб стимулювання росту лікарського гриба *Schizophyllum Commune* Fr. Заявка № у 201712427, від 14.12.2017, МПК (2018.01), Бюл. № 6, від 26.03.2018. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

20. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Деклараційний патент України на корисну модель № 124612. Спосіб стимулювання початкових етапів росту лікарського гриба *Schizophyllum Commune* Fr. Заявка № у 201712432, від 14.12.2017, МПК (2017.01), Бюл. № 7, від 10.04.2018. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

21. Решетник К. С., Приседський Ю. Г. Деклараційний патент України на корисну модель № 124610. Спосіб стимулювання росту їстівного гриба гливи звичайної (*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm.). Заявка № у 201712425, від 14.12.2017, МПК (2018.01), Бюл. № 7, від 10.04.2018. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

22. Решетник К. С., Приседський Ю. Г., Юськов Д. С. Деклараційний патент України на корисну модель № 877419. Спосіб інтенсифікації ростових

параметрів вищого базидіального гриба *Flammulina velutipes*. Заявка № u 201811990, від 03.12.2018, МПК А01G 18/40 (2018.01), Бюл. № 7, від 09.04.2019. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

23. Решетник К. С., Юськов Д. С. Деклараційний патент України на корисну модель № 996219. Спосіб підвищення активності антиоксидантної системи базидіоміцета *Pleurotus ostreatus*. Заявка № u 201812553, від 17.12.2018, МПК А01G 18/40 (2018.01), Бюл. № 7, від 09.04.2019. *(Особистий внесок дисертанта: проведення експериментальних досліджень, здійснення статистичної обробки результатів, аналіз літературних матеріалів та написання частини тексту).*

Апробація результатів дисертації

1. Наукова конференція професорсько-викладацького складу, наукових працівників і здобувачів наукового ступеня за підсумками науково-дослідної роботи за період 2015–2016 рр., Вінниця, Україна, 15–18 травня 2017, *заочна участь.*
2. Перша міжнародна науково–практична конференція «Екологія Донбасу: уроки історії та виклики сьогодення», 10–11 жовтня, Графське, Україна, 2017, *заочна участь.*
3. Міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології», Луцьк, Україна, 5–10 вересня, 2017, *заочна участь.*
4. XVI Міжнародна наукова конференція студентів та молодих вчених «Шевченківська весна: досягнення біологічної науки/BioScience Advances», Київ, Україна, 24-27 квітня, 2018, *заочна участь.*
5. 2ND International Conference «Smart Bio», Kaunas, Lithuania, 3-5 May, 2018, *заочна участь.*
6. V Міжнародна наукова конференція студентів, аспірантів та молодих вчених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології», Вінниця, Україна, 2018, *усна доповідь.*

7. VI Міжнародна наукова конференція студентів, аспірантів та молодих вчених. Актуальні питання розвитку Біології та Екології, Вінниця, Україна, 21–22 жовтня 2020 р. Вінниця, 2020. *усна доповідь*.

**Морфологічні особливості колоній штамів *Pleurotus ostreatus* за дії
лазерного опромінення**

Штам	Довжи на хвилі світла, нм	Тривалість опромінення, с			
		5	10	15	20
Р-192	Контроль	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 10–15 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу			
	405	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 10–13 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 13–16 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу
	532	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого

		кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,9$ мм/добу	3–5 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 6,9$ мм/добу	4–5 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу	кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу
	635	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,9$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 6,3$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу
P-6v	Контроль	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 16–18 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 4,8$ мм/добу			
	405	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,5$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 5,2$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалася

		колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 10–13 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,2$ мм/добу			зона менш щільного міцелію радіусом 15–17 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,1$ мм/добу
532	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,3$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 7,1$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 4–5 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 15–18 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,2$ мм/добу	
635	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій	

		непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалась зона менш щільного міцелію радіусом 15–18 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,3$ мм/добу	змін. $V_R = 6,1$ мм/добу	інокулюма колоній утворювалась зона менш щільного міцелію радіусом 15–19 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,3$ мм/добу	непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалась зона менш щільного міцелію радіусом 16–18 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,1$ мм/добу
P-191	Контроль	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалась зона менш щільного міцелію радіусом 16 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,1$ мм/добу			
	405	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,3$ мм/добу
	532	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 5 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 7,4$	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без

		відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу	мм/добу	мм/добу	змін. $V_R = 5,6$ мм/добу
	635	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 6,1$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,5$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,5$ мм/добу
P-154	контроль	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5$ мм/добу			
	405	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалась зона менш щільного міцелію радіусом 11-12 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,5$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу

	532	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,9$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 6 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 7$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 5 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу
	635	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 14–21 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 6$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 15–18 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 16–18 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,5$ мм/добу
P-155	контроль	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 13–15 мм, щільно притиснутого до			

	субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу			
405	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 9–11 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 8–10 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу</p>
532	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,5$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 7,1$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,9$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 9–12 мм, щільно</p>

					притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу
	635	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 13–16 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 6,1$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 8–9 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 8–11 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу
P-108	контроль	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 8–10 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5$ мм/добу			
	405	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Слабо виражена	Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій

	<p>непрозорий. Зональність відсутня. Навколо інокулюма колоній утворювалася зона менш щільного міцелію радіусом 6–8 мм, щільно притиснутого до субстрату. Реверзум без змін. $V_R = 5,5$ мм/добу</p>	<p>змін. $V_R = 5,7$ мм/добу</p>	<p>зональність. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу</p>	<p>непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу</p>
532	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Зональність відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 7,2$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 4–5 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу</p>
635	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 1–2 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 3–4 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 6$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу</p>	<p>Колонія пухнаста, ватно-шерстиста, щільний повітряний міцелій білого кольору висотою 2–3 мм, субстратний міцелій непрозорий. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу</p>

**Морфологічні особливості колоній штамів *Flammulina velutipes* за дії
лазерного опромінення**

Штам	Довжи на хвилі світла, нм	Тривалість опромінення, с			
		5	10	15	20
F-03	Контроль	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,3$ мм/добу			
	405	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 8,2$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,2$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,2$ мм/добу
	532	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 6,4$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 8,1$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,2$ мм/добу
	635	Колонії гриба мали круглу форму з	Колонії гриба мали круглу форму з	Колонії гриба мали круглу форму з	Колонії гриба мали круглу форму з

		нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 6,8$ мм/добу	нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,1$ мм/добу	нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,3$ мм/добу	нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,3$ мм/добу
F-107	Контроль	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 3,4$ мм/добу			
	405	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,9$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,6$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,6$ мм/добу
	532	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу,	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу,	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу,

		центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,5$ мм/добу	центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу	колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,5$ мм/добу	центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,7$ мм/добу
	635	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3-8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 3,7$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3-8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 3,9$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3-8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 3,7$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3-8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 3,8$ мм/добу
F-vv	Контроль	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3-8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 3,8$ мм/добу			
	405	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм.	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним

		краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу	Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,3$ мм/добу	краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,1$ мм/добу
532	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,5$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,5$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,3$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,2$ мм/добу	
635	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір	

		<p>колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4$ мм/добу</p>	<p>колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,5$ мм/добу</p>	<p>сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,2$ мм/добу</p>	<p>колонії сніжно-білий, з віком, на 3–8 добу, центр колонії забарвлювався до світло-коричневого кольору. Субстрат не забарвлювався. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,2$ мм/добу</p>
F-103	Контроль	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,2$ мм/добу			
	405	<p>Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу</p>	<p>Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу</p>	<p>Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,5$ мм/добу</p>	<p>Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,5$ мм/добу</p>
	532	<p>Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить</p>	<p>Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить</p>	<p>Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить</p>	<p>Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить</p>

		близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,9$ мм/добу	близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 5,4$ мм/добу	близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,8$ мм/добу	близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,7$ мм/добу
635		Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно- білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,6$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно- білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,5$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно-білий, з віком. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,7$ мм/добу	Колонії гриба мали круглу форму з нерівним краєм. Колір колонії сніжно- білий. Текстура міцелію бавовняна, висота повітряних гіф становить близько 2 мм. Реверзум без змін. $V_R = 4,4$ мм/добу

**Морфологічні особливості колоній штамів *Schizophyllum commune* за дії
лазерного опромінення**

Штам	Довжина хвилі світла, нм	Тривалість опромінення, с			
		5	10	15	20
S.c.-01	Контроль	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,4$ мм/добу			
	405	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 4$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 5,5$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,7$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,8$ мм/добу
	532	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного

		міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,9$ мм/добу	міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,8$ мм/добу	нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,8$ мм/добу	міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,7$ мм/добу
	635	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 4,8$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 5,9$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,6$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,6$ мм/добу
S.c.-02	Контр оль	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,6$ мм/добу			
	405	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм.	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм.	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений.	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм.

		незабарвлений. $V_R = 3,2$ мм/добу			
405	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 4$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 5,5$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,5$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,4$ мм/добу	
532	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,9$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,8$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,5$ мм/добу	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,4$ мм/добу	
635	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з невисоким (1–	Колонії перисті, прилягаючі до поверхні живильного середовища з	

		невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 4,7$ мм/добу	невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 5,9$ мм/добу	2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,4$ мм/добу	невисоким (1–2 мм) повітряним міцелієм білого кольору, щільним непрозорим шаром субстратного міцелію з нерівним краєм. Реверзум незабарвлений. $V_R = 3,4$ мм/добу
--	--	--	--	---	--

**Морфологічні особливості колоній штамів *Laetiporus sulphureus* за дії
лазерного опромінення**

Штам	Довжина хвилі світла, нм	Тривалість опромінення, с			
		5	10	15	20
Ls-16	Контроль	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) світло-кремового кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 6,6$ мм/добу			
	405	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. Інокулюм та центральна зона колонії навколо нього утворювали менш щільний міцелій. Далі від центру інокулюму до краю колонії розходилися концентричні кола щільного та більш високого міцелію. $V_R = 7,6$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з щільним невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 9$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 4,3$ мм/добу
	532	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) пісочного кольору. Слабо	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм). Інокулюм та центральна	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору.

		виражена зональність. Реверзум без змін. Інокулюм та центральна зона колонії навколо нього утворювали менш щільний міцелій. Далі від центру інокулюму до краю колонії розходилися концентричні кола щільного та більш високого міцелію. $V_R = 8,3$ мм/добу	зона колонії навколо нього утворювали більш щільний та високий міцелій, забарвлений в блідо-пісочний колір. Далі від центру інокулюму до краю колонії розходилися концентричні кола менш щільного та більш високого міцелію. Субстратний міцелій по краю колонії був світло-кремового кольору. Реверзум без змін. $V_R = 11$ мм/добу	виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 7,6$ мм/добу	Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 4,3$ мм/добу
	635	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) світло-кремового кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 7,6$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 8,6$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 4$ мм/добу
Ls-17	Контр оль	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) світло-кремового кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 6,4$ мм/добу			
	405	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (2–	Колонія повстяно-борошнистого типу з щільним невисоким міцелієм (2–	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–

		3 мм) пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,8$ мм/добу	3 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 7,8$ мм/добу	2 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,6$ мм/добу	2 мм) блідо-пісочного кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу
	532	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,9$ мм/добу	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (4 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 7,9$ мм/добу	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,8$ мм/добу	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу
	635	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) світло-кремового кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,9$ мм/добу	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 7,3$ мм/добу	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,7$ мм/добу	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу
Ls-18	Контр оль	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) світло-кремового кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 6,6$ мм/добу			
	405	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо	Колонія повстяно-борошністого типу з щільним невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо	Колонія повстяно-борошністого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору.

		виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,8$ мм/добу	виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 8$ мм/добу	виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,6$ мм/добу	Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,6$ мм/добу
532	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,9$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (3–4 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 8,3$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,8$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,7$ мм/добу	
635	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) світло-кремового кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,9$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (2–3 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 7,3$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Слабо виражена зональність. Реверзум без змін. $V_R = 6,7$ мм/добу	Колонія повстяно-борошнистого типу з невисоким міцелієм (1–2 мм) блідо-пісочного кольору. Зональність міцелію відсутня. Реверзум без змін. $V_R = 5,8$ мм/добу	