

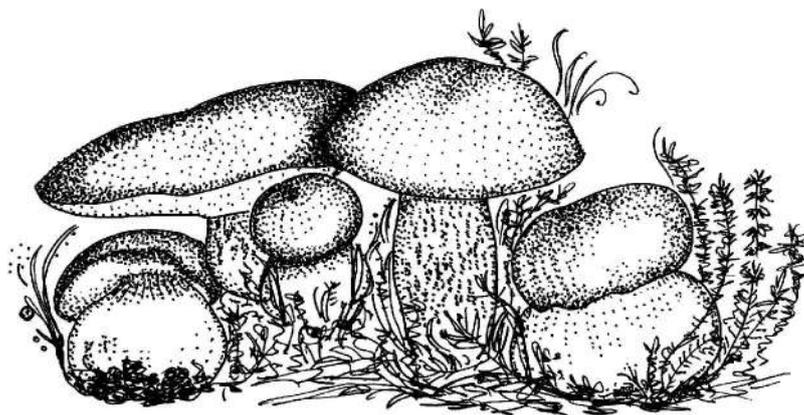
МАКРОМИЦЕТЫ: ЛЕКАРСТВЕННЫЕ СВОЙСТВА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ



**НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ им. Н.Г. ХОЛОДНОГО**

**NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE
N.G. KHOLODNY INSTITUTE OF BOTANY**

**МАКРОМИЦЕТЫ:
ЛЕКАРСТВЕННЫЕ СВОЙСТВА
И БИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ**



КИЕВ 2012

УДК 57.082.2:582.282/.284.3:615.322

Макромицеты: лекарственные свойства и биологические особенности /Под ред. проф. С.П. Вассера. – К., 2012. - 285 с.

В монографии даны концептуальные положения науки о лекарственных грибах, представлены результаты многолетних исследований биологических, нейротропных, медико-фармакологических, аккумулирующих и биоиндикационных свойств макромицетов. Издание предназначено для микологов, медиков, экологов, специалистов в области грибоводства и охраны окружающей среды, преподавателей и студентов ВУЗов.

У монографії подані концептуальні положення науки про лікарські гриби, наведені результати багаторічних досліджень біологічних, нейротропних, медико-фармакологічних, акумулюючих та біоіндикаційних властивостей макроміцетів. Видання призначене для мікологів, медиків, екологів, спеціалістів у грибівництві і охороні довкілля, викладачів та студентів ВНЗів.

This monograph displays the conceptual positions of medicinal mushroom science. These are results of long-term studies of biological, neurotropic, medicinal, pharmaceutical, accumulating, and bioindicative properties of macromycetes. This edition will be of value to mycologists, physicians, ecologists, and specialists in the field of mushroom cultivation and environmental protection, teachers, and students of high school.

Редакционный совет:

**Чл.-кор. НАН Украины, проф., д-р биол. наук С.П. Вассер,
канд. биол. наук А.А. Гродзинская**

Ответственный редактор - чл.-кор. НАН Украины С.П. Вассер

**Печатается по решению Ученого совета
Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины**

Editorial Board:

**Solomon P. Wasser, Prof., Dr. Sci., Corresponding Member of the
National Academy of Sciences of Ukraine; Anna A. Grodzinskaya, PhD**

ISBN 978-966-02-6415-1

Т.В. Береговая, В.Т. Билай, С.П. Вассер, А.Ф. Григанский, А.А. Гродзинская, С.Г. Иващенко, Е.В. Колотушкина, В.М. Кухарский, Н.Д. Кучма, М.Л. Ломберг, М.Г. Молдаван, Э.Ф. Соломко, А.И. Самчук, С.А. Сырчин

Киев, 2012

ПРЕДИСЛОВИЕ

Одним из чудес, одной из загадок органического мира, бесценным даром природы является царство грибов, которое насчитывает более 100000 видов. Грибы встречаются во всех средах обитания, они исключительно разнообразны по форме, размерам, строению, окраске, образу жизни, значению в природе и жизни человека. Впечатляет не только огромное видовое разнообразие грибов, поражает многообразие функций, которые они выполняют.

Особого внимания заслуживают макромицеты, образующие видимые невооруженным глазом плодовые тела, к которым относятся съедобные, ядовитые, галлюциногенные, лекарственные виды грибов, микоризообразователи, паразиты древесных, кустарниковых и даже травянистых растений, сапротрофные разрушители древесины, лесного опада, источник биологически активных, в том числе лекарственных веществ, ценнейшие объекты промышленного грибоводства, объемы производства которого в 2011 году достигли 24 млн тонн.

В мировом масштабе насчитывается около 15 тысяч видов макромицетов, среди которых есть съедобные разной степени качества, условно съедобные, несъедобные, ядовитые, галлюциногенные и лекарственные. Среди этого обширного пространства своеобразным «островом» выделяются лекарственные шляпочные грибы. Всего десять лет назад наука о лекарственных грибах (*medicinal mushroom science*) была признана специальной самостоятельной отраслью знаний, со своими перспективами, задачами, подходами и проблемами. Действительно, в настоящее время макромицеты являются не только традиционным деликатесом, но и, главным образом, поистине неисчерпаемым источником биологически активных веществ с широким спектром действия: противораковым, антиоксидантным, иммуномодулирующим, гепатопротекторным, антибактериальным, антивирусным, снижающим уровень холестерина и т.д. В целом, описано свыше 130 фармакологических применений высших грибов.

Монография содержит семь независимых разделов, представляющих собой обобщающие результаты многолетних обширных разнообразных исследований. Круг вопросов, затрагиваемых авторами данной монографии, чрезвычайно велик: от лекарственных шляпочных грибов, их места в современном мире, разнообразных лечебных свойств и эффектов макромицетов, этномикологических исследований так называемых «магических» грибов до биологических особенностей (экологических, физиолого-биохимических, аккумулятивных и пр.). Результаты радиобиологических исследований макромицетов на территории Украинского Полесья, приведенные в книге, охватывают послечернобыльский период и на сегодняшний день являются наиболее полной сводкой по данной проблеме.

С.П. Вассер
Член-корреспондент НАНУ
Профессор,
доктор биологических наук

С.П. ВАССЕР

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины
Украина, 01601, Киев, ул. Терещенковская, 2

ЛЕКАРСТВЕННЫЕ ШЛЯПОЧНЫЕ ГРИБЫ: ИСТОРИЯ, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ, ТЕНДЕНЦИИ И НЕРЕШЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ В ИХ ИЗУЧЕНИИ

Представлен анализ истории, современного состояния, тенденций в изучении лекарственных шляпочных грибов. Целью данного обзора является привлечение внимания ко многим, исключительно важным нерешенным вопросам развития науки о лекарственных шляпочных грибах (medicinal mushroom science) в 21 веке. Особое внимание уделено грибным полисахаридам. Практически все Basidiomycetes содержат биологически активные полисахариды в своих плодовых телах, культуральном мицелии и культуральной жидкости. Приведено обобщение данных о полисахаридах 700 видов высших Hetero- и Homobasidiomycetes. Обсуждена как химическая структура полисахаридов, ее связь с противоопухолевым действием, включая возможные пути химической модификации, экспериментальные испытания и клиническое использование противоопухолевых или иммуностимулирующих полисахаридов, так и возможные механизмы их биологического действия. В частности, наиболее важными для современной медицины являются полисахариды с противоопухолевыми и иммуностимулирующими свойствами. Некоторые из грибных полисахаридов, которые уже прошли три стадии клинических испытаний и широко, и успешно используются в Азии для лечения разных форм рака и других заболеваний. В общем, шляпочные грибы имеют порядка 130 медицинских назначений, включая противоопухолевое, иммуномоделирующее, антиоксидантное, «захватывающее свободные радикалы», антигипохолестериновое, противовирусное, противобактериальное, противопаразитное, противогрибковое, детоксикационное, гепатопротекторное и антидиабетическое.

Ключевые слова: лекарственные грибы, иммуоцевтики, полисахариды, полисахаридно-белковые комплексы, бета-глюканы, противоопухолевая, иммуномоделирующая активность, макрофаги, Саркома 180, карцинома Эрлиха, *Agaricus brasiliensis*, *Ganoderma lucidum*, *Lentinus edodes*, *Trametes versicolor*, *Schizophyllum commune*, *Grifola frondosa*.

Список сокращений: Дектин-1: лектин-1 С-типа, ассоциированный с дендритами клетки ; Дектин-2: лектин-2 С-типа, ассоциированный с дендритами клетки); DSHEA - Dietary Supplement Health and Education Act - сертифицированные пищевые добавки); ELISA - иммуноферментный анализ - энзимсвязанный иммуносорбционный метод); HPLC - high-performance liquid chromatography -высокоразрешающая жидкостная хроматография; ЯФ-кВ - ядерный фактор каппа В; ПЦР - полимеразная цепная реакция; ОТ-ПЦР – полимеразная цепная реакция с использованием обратной транскриптазы); ВОЗ – Всемирная организация здравоохранения.

Введение

Применение лекарственных шляпочных грибов (ЛШГ) в традиционных лечебных практиках имеет длительную историю. Современные исследования проверяют и подтверждают большую часть древних сведений. Междисциплинарное поле научных исследований ЛШГ развивается и все чаще демонстрирует мощные и уникальные свойства веществ, выделенных из грибов в течение последних трех десятилетий. Современная клиническая практика в Японии, Китае, Корее, России и некоторых других странах опирается на препараты грибного происхождения (Chang, 1999; Mizuno, 1999;Wasser, Weis, 1999; Reshetnikov et al., 2001; Wasser, 2007; Van Griensven, 2009; Chang, Wasse, 2012).

Древние восточные традиции подчеркивают важность некоторых видов шляпочных грибов, а именно, лингчи или рейши [*Ganoderma lucidum* (W. Curt.:Fr.) P. Karst.] и шиитаке [*Lentinus edodes* (Berk.)

Singer]. В восточноевропейских странах шляпочные грибы также играли важную роль в лечении жителей сельской местности. Наиболее важными видами в этих странах до настоящего времени являются *Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) Pilát (чага), *Fomitopsis officinalis* (Vill.: Fr.) Bond. et Singer (трутовик лекарственный), *Piptoporus betulinus* (Bull.:Fr.) P. Karst. (березовый трутовик) и *Fomes fomentarius* Fr.:Fr. (трутовик настоящий) (Pöder, 2005). Эти виды используются в лечении желудочно-кишечных расстройств, различных форм рака, бронхиальной астме, ночном потоотделении и т.д. Длительная история традиционного использования грибов в качестве лечебного средства известна в Центральной Америке (особенно видов р. *Psilocybe*), Африке (население йоруба в Нигерии и Бенине), Алжире и Египте. Известна особая роль *Amanita muscaria* (L.:Fr.) Pers. (*Мухомора красного*) в сибирском и тибетском шаманизме, буддизме и кельтских мифах (Wasson, 1968; Wasser, Weis, 1999; Van Griensven, 2009, Wasser, 2011).

Кроме того, шляпочные грибы чрезвычайно многочисленны и распространены повсеместно. Предполагается, что общее число шляпочных грибов в мире вероятно достигает 150 000, хотя науке известно всего лишь около 10% описанных видов (приблизительно 15 000) (Hawksworth, 2001; Mueller, Schmit, 2006; Kirk et al., 2008).

В настоящее время грибы особенно ценятся не только за их пищевую, диетическую ценность и биологическую доступность, но и за фармакологические свойства. Они представляют собой огромный и в то же время неиспользованный потенциал важных фармацевтических продуктов. В частности, ЛШГ представляют собой неисчерпаемый источник полисахаридов и полисахарид-белковых комплексов, фенолов, тритерпенов с противораковыми и иммуностимулирующими свойствами. Многие, если не все, высшие *Basidiomycetes* содержат биологически активные полисахариды в своих плодовых телах, культуральном мицелии и культуральной жидкости (Wasser, 2002, 2011; Smith et al., 2003).

I. Современное состояние

В последнее время исследования лекарственных свойств шляпочных грибов охватывают изучение их противоопухолевого, иммуномодулирующего, антиоксидантного, антирадикального, сердечно-сосудистого, снижающего уровень холестерина, противовирусного, антибактериального, противопаразитного, противогрибкового, детоксикационного, гепатопротекторного и антидиабетического действий (Gao et al., 2002, 2003, 2004; Didukh et al., 2003; Rowan et al., 2003; Zhang et al., 2007; Dai et al., 2009; Wasser, 2011; Chang, Wasser, 2012).

Полисахариды ЛШГ предотвращают онкогенез, оказывают прямое противоопухолевое действие на различные синергетические опухоли, предотвращают образование метастазов. Их активность особенно успешна при использовании в сочетании с химиотерапией. Противоопухолевое действие полисахаридов нуждается в компонентах интактных Т-клеток, их активность осуществляется посредством тимусзависимого иммунного механизма. Они активируют цитотоксические макрофаги, моноциты, нейтрофилы, природные клеточные киллеры, дендритные клетки и химические мессенджеры (цитокины, интерлейкины, интерфероны и колониестимулирующие факторы), которые запускают систему комплемента и ответы острой фазы.

Кроме этого, полисахариды ЛШГ можно рассматривать как мультицитокиновые индукторы, способные индуцировать экспрессию генов различных иммуномодуляторных цитокинов и цитокиновых рецепторов (Chihara et al., 1969; 1970; Wasser, 2002, 2011; Smith et al., 2003; Gao et al., 2003, 2004; Chang, Wasser, 2012).

В последнее десятилетие интерес научного сообщества направлен на исследование молекулярных механизмов, ответственных за клиническое действие компонентов ЛШГ. Был установлен потенциальный эффект молекул нескольких классов

компонентов ЛШГ (полисахаридов, липополисахаридов и глюкопротеинов) на иммунную систему. Они могут восстанавливать и усиливать иммунологические ответы иммунных клеток-эффекторов, хотя они не имеют прямого цитотоксического действия на опухоли (Chihara et al., 1969, 1970).

Полисахариды из других, менее известных, но перспективных видов грибов также показывают положительные результаты в лечении рака *in vivo* и *in vitro*. Среди этих видов – *Agaricus brasiliensis* S. Wasser et al. (= *A. blazei* sensu Heinem.), *Phellinus linteus* (Berk. et W. Curt.) Teng, *Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) S.F. Gray, *Tremella mesenterica* Retz.:Fr., *Hypsizygus marmoreus* (Peck) Bigelow, *Flammulina velutipes* (W. Curt.:Fr.) P. Karst. и др. Новый класс противоопухолевых препаратов из лекарственных грибов был назван модификаторами биологического ответа (МБО). Применение МБО стало новым способом лечения рака наряду с хирургией, химио- и радиотерапией (Mizuno, 1999; Wasser, 2002, 2011; Gao et al., 2002; Zhang et al., 2007; Chang, Wasser, 2012).

Иммуноцелтики, выделенные более, чем из тридцати видов ЛШГ, показали противоопухолевую активность в экспериментах на животных. Тем не менее, только для некоторых была проверена противораковая активность для человеческого организма. У небольшого количества были обнаружены β -D-глюканы или связанные с белками β -D-глюканы. Кроме того, позже было показано их более высокую иммуностимулирующую активность, чем у свободных глюканов. Проведены многочисленные клинические испытания, подтверждающие ингибирующие противоопухолевые эффекты *Lentinus edodes* (Chihara et al., 1969, 1970; Hobbs, 2000; Wasser, 2005), *Grifola frondosa* (Boh, Berovic, 2007), *Schizophyllum commune* Fr.: Fr. (Hobbs, 2005), *Ganoderma lucidum* (Wasser, 2005; Yuen, Gohel, 2005; Zhou et al., 2005; Lin, 2009; Mahajna et al., 2009), *Trametes versicolor* (L.:Fr.) Lloyd (Yang, 1999; Hobbs, 2004), *Inonotus obliquus* (Mizuno et al., 1999; Park et al., 2005), *Phellinus linteus*

(Berk. et M.A. Curt.) Teng (Yoon et al., 2007), *Flammulina velutipes* (Maruyama, Ikekawa, 2007), *Cordyceps sinensis* (Holliday, Cleaver, 2008) и др. Грибные иммуоцветики главным образом действуют путем повышением статуса иммунной системы человека. Этот процесс включает активацию дендритных клеток, природных киллеров клеток, Т-клеток, макрофагов и выработки цитокинов. Некоторые препараты из лекарственных грибов, главным образом на основе полисахаридов и особенно β -глюканов были разработаны для клинических и коммерческих целей: «Крестин» (PSK) и PSP (полисахаридпептид) из *Trametes versicolor*, «Лентинан», выделенный из *Lentinus edodes*, «Шизофиллан» - из *Schizophyllum commune*, «Бефунгин» из *Inonotus obliquus* (Рис.1), D-фракция – из *Grifola frondosa*, полисахаридная фракция из *Ganoderma lucidum* (GLPS), фракция, связанная с активной гексозой (КСАГ) и многие другие.

Среди других компонентов ЛШГ, представляющих терапевтический интерес, вторичные метаболиты – лектины, лактоны, терпеноиды, алкалоиды, антибиотики и металл-хелатирующие вещества, также играют важную роль в функционировании иммунной системы организма. ЛШГ содержат многочисленные энзимы, такие как лакказа, супероксиддисмутаза, глюкоксидаза и пероксидаза. Было показано, что терапия с использованием ферментов играет важную роль в лечении рака, предотвращая оксидативный стресс и ингибируя рост клеток (Wasser, Weis, 1999; Zaidman et al., 2005; Wasser, 2011).



Рис. 1. Для клинических потребностей были разработаны некоторые препараты из лекарственных грибов, главным образом полисахариды и, в частности, β -глюканы: А – крестин (PSK) – из *Trametes versicolor*; В – лентинан – из *Lentinus edodes*; С – шизофиллан или сонифилан из *Schizophyllum commune*; D – бэфунгин из *Inonotus obliquus*.

Было документально подтверждено, что ЛШГ продуцируют огромное количество биологически активных веществ, которые не только стимулируют иммунную систему, но также модулируют специфические клеточные ответы путем вмешательства в специфические пути трансдукции. Например, фенетиловый эфир кофейной кислоты, который специфически ингибирует связывание ядерного фактора каппа В с ДНК, и демонстрирует многообещающие результаты в лечении MCF-7 клеток рака груди, продуцируется *Agaricus bisporus*, *Marasmius oreades*, *Lentinus edodes*

и *Phellinus linteus*. В дополнение к этому, стало известно, что метанольный экстракт *Fomes fomentarius* ингибирует экспрессию индуцибельной нитрооксидсинтетазы и циклооксигеназы путем регуляции активности связывания ядерного фактора каппа В с ДНК. Панопоксидон – вещество, выделенное из видов р. *Panus* (найденное также у *Lentinus crinitus*), влияет на опосредованный ядерным фактором каппа В ответ путем ингибирования фосфорилирования ингибиторных белков каппа В. Продемонстрировано, что подобные вещества могут использоваться в качестве молекулярной мишени в злокачественных клетках при борьбе с раком. Благодаря низкому молекулярному весу (размеру), позволяющему им проникать через клеточные мембраны, эти вещества классифицированы как соединения с низким молекулярным весом, среди которых – лектины, лактоны, терпеноиды, алкалоиды, антибиотики и металл-хелатирующие вещества. Уже для многих видов грибов известны разнообразные метаболиты, способные модулировать различные внутриклеточные пути, что играет важнейшую роль в лечении рака (Zaidman et al., 2005, 2008; Petrova et al., 2008, 2009; Yassin et al., 2008; Rouhana-Toubi et al., 2009).

ЛШГ производят благоприятное воздействие не только как лекарства, но и как продукты нового класса, имеющие ряд названий: диетические, или пищевые добавки (dietary supplements), функциональные продукты, нутрицевтики, микофармацевтики и дизайнерская пища (рис. 2), оказывающие благоприятное влияние на здоровье при ежедневном употреблении в составе здорового питания (Chang, 2006; Chang, Buswell, 2006; Wasser, Akavia, 2008; Wasser, 2011; Chang, Wasser, 2012).



Рис. 2. Разнообразные виды пищевых добавок (dietary supplements) из лекарственных шляпочных грибов.

Возросший интерес к традиционным средствам лечения различных физиологических нарушений и признание многочисленных биологических активностей в грибных продуктах привело к образованию термина «грибные нутрицевтики», который не следует путать с нутрицевтиками, функциональной пищей и фармацевтиками. Грибной нутрицевтик – очищенный (рафинированный), или частично очищенный экстракт или биомасса из грибного мицелия или плодового тела, который употребляется в форме капсул или таблеток как пищевая добавка (dietary supplement) (не пища) и потенциально имеет терапевтическое применение. Регулярное употребление может повысить иммунный ответ человеческого организма, увеличив тем самым сопротивляемость к болезни и в некоторых случаях приводить к регрессии болезненного состояния. Таким образом, действуя как иммунопотенциаторы, препараты из ЛШГ, модифицируют

биологические ответы хозяина (также известны как модификаторы биологического ответа).

Нет никакого сомнения, что продукты на основе ЛШГ-превосходные диетические добавки. Быстро растущий рынок грибных диетических добавок в настоящее время оценивается более, чем в 15 млрд. долларов США (представляя собой 10% от общего рынка пищевых добавок). С каждым годом появляются новые данные о благоприятных эффектах пищевых добавок, произведенных из лекарственных грибов (Chang, 1999; Wasser, Akavia, 2008; Wasser, 2011; Chang, Wasser, 2012).

В настоящее время на рынке появился новый продукт для лечения деменции (в частности болезни Альцгеймера), основанный на стандартизованном экстракте, содержащем герициноны и амилобан (оба компонента из гриба *Hericium erinaceus* – львиная грива).

Как отмечалось выше, существует много разнообразных проблем, с которыми по-прежнему сталкиваются исследователи в области науки о лекарственных грибах. На протяжении последних лет мы достигли определенных успехов в этом плане, и были сформулированы задачи, которые найдут свое решение в будущем. Современное состояние использования ЛШГ для здоровья и профилактики зависит от обнаружения или подтверждения пользы для здоровья, непосредственно связанной с потреблением грибов. Фитотерапия во многих развитых странах находится на подъеме. Лечение травами и ЛШГ может быть дешевле, чем западная медицина, особенно в тех местностях, где она используется народными целителями. Спрос на традиционные лекарственные средства в городах сохраняется. Стоимость – главный фактор в использовании и распространении ЛШГ. Будущее ЛШГ будет зависеть от уровня и регулярности потребления свежих целых грибов, концентратов и продуктов. Доверие к ЛШГ может основываться только на необходимом регулировании (введении в

действие) данных контроля безопасности, эффективности и надежности. Из-за того, что большинство продуктов не было стандартизировано, многие процедуры были упущены, что определялось различными компаниями-производителями. Многие из этих компаний использовали различные методы приготовления, и как результат, их продукты отличаются по полезным компонентам из-за различного содержания действующих активных веществ. Поэтому необходимо определить и сфокусировать внимание на наиболее важных областях исследований, что имеет решающее значение для понимания вопросов здоровья и качества жизни в условиях глобального перенаселения.

II. БУДУЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ И НЕРЕШЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ В ИЗУЧЕНИИ ЛШГ

С одной стороны, наука о ЛШГ совершила огромный прогресс в течение последних тридцати лет, охватив традиционную китайскую медицину, а также китайские лекарства на основе трав, вместе с их коммерческими производными. С другой стороны, имеется очень много нерешенных, но очень важных для будущего науки о ЛШГ проблем, которые, в свою очередь, также могут влиять на развитие этой науки в 21 веке. Ниже перечислены наиболее критически важные задачи развития науки о ЛШГ.

A. Таксономия и номенклатура ЛШГ

Много видов ЛШГ нуждаются в критической обработке. Без правильного научного названия вида ЛШГ, будущие его исследования не будут иметь никакой ценности. Наряду с классическими таксономическими методами, такой молекулярный метод как определение штрих кода ДНК (*DNA barcoding*) может быть удобным и полезным для правильной идентификации видов ЛШГ и стандартизованных продуктов из них. Например, в настоящее время есть свидетельства того, что большинство видов, ранее описанных

как лингчи, или рейши (*Ganoderma lucidum*) во многих фармакологических исследованиях были идентифицированы неверно. *G. lucidum* представляет собой таксон-линнеон, или комплекс видов, будущее разделение которого нуждается в осторожном подходе (Wasser et al., 2006). Публикации, патенты и продукты также находятся «в опасности» (в группе риска). В последние годы как минимум 166 видов рода *Ganoderma* были описаны в различных уголках земного шара (Moncalvo, Rivarden, 1997). Около 100 видов р. *Ganoderma* известны из Китая (Zhao, 1989). Например, неизвестно таксономическое положение так называемой лекарственного голубого лингчи, красного лингчи, или белого лингчи. На Третьей Международной конференции по лекарственным грибам (США, Порт Таунсенд, штат Вашингтон), Проф. Монкальво представил специальную пленарную лекцию «Молекулярная систематика р. *Ganoderma*: что такое рейши?» (Moncalvo, 2005). Что же такое рейши на самом деле? В 2006 г. мы опубликовали специальную книгу, посвященную таксономии комплексного вида *G. lucidum* (Wasser et al., 2006). В этой книге были представлены описания видов и идентификационные ключи для всех видов и внутривидовых таксонов видового комплекса *G. lucidum* Северного полушария, включая *G. resinaceum*, *G. weberianum* (= *G. microsporum*), *G. chaleum*, *G. oregonense*, *G. curtisii*, *G. tsugae* var. *tsugae*, *G. tsugae* var. *jannieae*, *G. lucidum* var. *lucidum*, *G. lucidum* var. *valesiacum* и *G. lucidum* var. *carnosum* (Wasser et al., 2006).

Другой пример ошибочной идентификации был показан для *Agaricus blazei*, хорошо известного по литературным данным лекарственного гриба. *A. blazei* – североамериканский эндемичный вид, описанный всего лишь из трех локалитетов и не существующий в культуре, соответственно он не может быть отнесен к лекарственным грибам. Существует две концепции *A. blazei*: *A. blazei* sensu Murrill, известного из трех местообитаний США, и *A.*

blazei sensu Heinem., известного из Бразилии и культивируемого в Японии (Wasser et al., 2002). Мы изучали типовый материал *A. blazei* sensu Murrill, *A. blazei* sensu Heinem., *A. subrufescus* из Нью-Йоркского ботанического сада (NY) и другие виды этой группы, как культивируемые штаммы из различных стран, так и природный материал из Бразилии. *A. blazei* sensu Murrill и *A. blazei* sensu Heinem. представляют собой два разных вида. *A. blazei* sensu Murrill отличается от *A. blazei* sensu Heinem. размером и формой плодовых тел, поверхностью шляпки, типом шляпочных покровов, наличием хейлоцистид и размером спор. Было установлено, что широко культивируемый съедобный и лекарственный гриб, известный как *A. blazei* не имеет ничего общего с *A. blazei*, описанным Муррилом из США, поэтому он был описан как новый для науки вид *A. brasiliensis* (Wasser et al., 2002). *A. blazei* теперь не рассматривается среди съедобных лекарственных видов. Позже на основе морфологических и молекулярно-биологических данных были доказаны различия между *A. blazei* и *A. brasiliensis* (Didukh et al., 2004). Результаты Р. Кэрригана и наши данные, представленные в нескольких публикациях последних лет, прояснили различия между *A. brasiliensis*, *A. subrufescens*, *A. fiardii*, *A. praemagniceps* и *A. blazei* (Kerrigan, 2005; Wasser et al., 2002, 2005; Didukh et al., 2004). Эти виды теперь классифицированы по четким морфологическим, молекулярным и биологическим характеристикам и по географическому распространению. Ошибочная классификация *A. blazei*, создавшая много проблем в науке о лекарственных грибах, к настоящему времени была исправлена.

Другой проблемный комплексный вид – лекарственный и съедобный гриб – *Flammulina velutipes*, который особенно популярен среди японских и китайских культивируемых видов. В Китае, например, есть четыре близких вида рода *Flammulina*: *F. velutipes*, *F. rossica*, *F. yunanesis* и *Flammulina* sp. НКAS51191 (Ge et al., 2008). Анализ последовательностей ITS/5.8S рДНК видов р. *Flammulina* из

Китай подтверждает, что они более близки к канадской, чем к европейской и популяции из США. Какие виды и штаммы культивируются в разных странах под именем *F. velutipes* и какие штаммы являются более важными с медицинской точки зрения? Ответы на эти вопросы остаются загадкой. Недостаток информации порождает новые проблемы. Каким образом мы можем доверять лекарственной эффективности этих культивируемых в различных странах видах? Это один и тот же вид, или близкие, идентифицированные как различные виды?

Б. Исследование съедобных ЛШГ в чистой культуре

Следует уделять больше внимания исследованию лекарственных съедобных грибов в чистой культуре. Изучение культур является необходимым для обеспечения стабильности и непрерывности научной работы. Телеоморфная стадия является самым главным критерием в идентификации культур, но очень часто лекарственные грибы не образуют плодовые тела в чистой культуре. В микологической литературе слишком мало внимания уделено вегетативному мицелию лекарственных грибов. Вегетативный мицелий лекарственных грибов представляет собой комплекс разветвленных гиф, которые отличаются лишь в узких пределах ширины, длины, числа ядер, толщины клеточной стенки и разветвленности. Накопление информации о возросшем количестве исследований, посвященных вегетативному мицелию видов лекарственных грибов, обеспечивает новый материал для изучения и сравнения морфологических характеристик мицелия и их потенциальной оценки в целях таксономии и контроля чистоты в биотехнологических процессах.

В августе 2009 мы опубликовали книгу «Микроструктуры вегетативного мицелия макромицетов в чистой культуре» (Buchalo et al., 2009). Эта книга представляет собой первое за последние 25 лет издание, посвященное макромицетам в чистой культуре. Она

содержит оригинальные данные по микроструктурам в чистой культуре вегетативного мицелия лекарственных и съедобных грибов ста видов *Basidiomycetes* и *Ascomycetes*. Исследование микроструктур проводили методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и многие микроструктуры были описаны впервые для науки. Было показано, что для таксономической характеристики культур лекарственных грибов, должны учитываться следующие критерии: наличие и морфология телеоморфной стадии, морфология и скорость роста мицелиальной колонии на эталонной среде, тип анаморфы, присутствие, расположение и морфология пряжек и других структур вегетативного мицелия, ферментативные реакции грибной колонии, температурный интервал мицелиального роста (Buchalo, Didukh, 2005; Buchalo et al., 2009, 2012).

Ввиду того, что нет типовых штаммов лекарственных грибов нам необходимо правильно выделять типовые штаммы лекарственных грибов. Мы должны организовать всемирную коллекцию культур съедобных и лекарственных грибов с депозитарной деятельностью последующих патентных процедур в соответствии с Будапештским договором. Этот вопрос должен быть обсужден со Всемирной федерацией коллекций культур.

В. Проблемы пищевых добавок из ЛШГ

В последнее время возросла популярность разработки грибных углеводных полимеров в виде пищевых добавок (dietary supplements), или функциональных продуктов (functional foods). Существенными вопросами, возникающими при создании пищевых добавок или функциональных продуктов, являются их безопасность, стандартизация, регулирование, эффективность и механизм действия.

К сожалению, стандартизация в мире пищевых добавок из ЛШГ находится на начальных стадиях, включая недостаточное понимание биоактивных эффектов пищевых добавок. Мы не имеем признанных

на международном уровне стандартов и протоколов для производства и тестирования продуктов из лекарственных грибов. Только соблюдение необходимых стандартов и протоколов может гарантировать качество продуктов.

Без соблюдения качества продуктов из ЛШГ, находящиеся в продаже препараты будут совершенно разными и сильно отличаться по составу и эффективности. Науке не известно, обусловлены ли биологически активные эффекты ЛШГ одним компонентом или являются результатом синергического воздействия нескольких ингредиентов. Недостаточно данных для того, чтобы определить где лучше эффективность компонентов – у плодовых тел, или у экстрактов из культурального мицелия? Являются ли просто высушенные плодовые тела и грибной порошок такими же эффективными как водные, спиртовые, водно-спиртовые экстракты? Неизвестна степень фармакологического отличия между сырыми экстрактами или выделенными из них отдельными фракциями.

Что более эффективно – комбинация компонентов, содержащихся в биомассе или экстрактах 2-10 различных видов ЛШГ в одной таблетке (капсуле), или прием биомассы или экстракта одного вида в одной таблетке? Как можно оценить эффективность различных грибных компонентов при смешивании многих видов в одном продукте (подход «дробовика»)? Так как в грибных продуктах могут быть стимуляторы цитокинов, возникает вопрос – с какого возраста они безопасны для детей, ввиду того, что их иммунная система еще не достаточно сформирована. Какие дозы безопасны и эффективны во время беременности и грудного вскармливания? Отсутствие и недостаточная разработанность стандартов для рекомендации использования грибных пищевых добавок, включая точные дозы и длительность применения, нуждаются в очень серьезных исследованиях. Некоторые исследования показали, что передозировка может приводить к суппрессии (угнетению) иммунитета, слишком низкие – не «запускать» иммунный ответ.

Более того, самые большие проблемы, связанные с грибными пищевыми добавками, обусловлены отсутствием в настоящее время стандартов производства и протоколов тестирования (испытаний), необходимых для гарантии качества продукции. Действующее начало (активные ингредиенты) ныне существующих коммерческих грибных продуктов очень часто не идентифицированы.

Фальсификация препаратов из лекарственных грибов за счет ложных видов (например, разных видов р. *Ganoderma* вместо *G. lucidum*, *Stereum* – вместо видов р. *Trametes*, различных видов р. *Cordyceps* вместо *C. sinensis*) является очень распространенным явлением. Имеются проблемы с производством чистых β -глюканов для рынка (90-95% β -глюканов на рынке – контрафактные или поддельные). Фальсификация может привести к нефропатии, острому гепатиту, коме и лихорадке. В практике при использовании ЛШГ в китайской народной медицине известны некоторые побочные неврологические, сердечно-сосудистые и желудочно-кишечные проблемы (McKenna et al., 2002; Bagchi, Preuss, 2005; Chang, Wasser, 2012).

Мы до сих пор не решили проблемы, касающиеся безопасности некоторых хорошо известных препаратов из лекарственных грибов. Например, есть несколько сообщений из японских клиник, в которых указано, что прием препаратов из *Agaricus brasiliensis* вызывал дисфункцию печени (Nagaoka, 2006). На основе исследований влияния полисахаридных экстрактов *Grifola frondosa* на пациентов с I-II стадией рака груди, было показано, что майтаке обладает более сложным комплексным эффектом, который может как подавлять, так и повышать иммунную функцию (Deng et al., 2009).

Недостаточна также информация о совместимости и взаимодействии грибных пищевых добавок с другими лекарствами.

Г. Натуральные препараты из ЛШГ – невостребованный источник для разработки новых лекарственных препаратов

Разработка реальных иммуномодулирующих и противораковых лекарств из полисахаридов ЛШГ (например, лентинана, шизофиллана, крестина) была затруднена тем фактом, что использовались вещества с высоким молекулярным весом. Все препараты из ЛШГ были разработаны из высокомолекулярных полисахаридов от 100000 до 0,5 млн Дальтон. Эти вещества не могут быть синтезированы, более того, их производство ограничено экстракцией из плодовых тел, культурального мицелия или культуральной жидкости. Такой подход обуславливает высокие рыночные цены. Сегодня наука могла бы сосредоточиться на благоприятных лечебных эффектах низкомолекулярных компонентов, продуцируемых ЛШГ, среди которых, низкомолекулярные вторичные метаболиты, которые направлены на регуляцию таких процессы, как апоптоз, ангиогенез, метастазы, регуляция клеточного цикла и каскадная передача сигнала (Zaidman et al., 2005). Западные фармацевтические компании больше заинтересованы в относительно легко синтезируемых компонентах, которые можно производить для рынка.

Исторически, большинство новых лекарственных препаратов было произведено из натуральных продуктов (вторичных метаболитов). ЛШГ – невостребованный источник для разработки новых лекарств. С 1990 г. около 80% лекарств были либо природного происхождения, либо их аналогами. «Блокбастеры лекарств», такие как антибиотики (пенициллин, тетрациклин и эритромицин), антипаразитные средства (авермектин), антималярийный (хинин, артемизинин), препараты, регулирующие липидный обмен (ловастатин и аналоги), иммуносупрессанты при трансплантации органов (циклоспорин, рапамицин) и

противораковые средства (таксол, доксорубин), революционизировали медицину (Li, Vederas, 2009). Многие из вышеуказанных лекарственных веществ были выделены из грибов.

Современные фармацевтические тенденции в профилактике рака включают разработку новых лекарств с (1) ингибиторами ростового фактора раковых клеток (такие лекарства как герцептин, эрбитукс и терсева), которые блокируют связь раковой клетки с критическими протеинами, которые помогают ей делиться и расти; (2) блокаторы гормонов (препараты такие, как тамоксифен), которые удерживают клетку от деления путем связывания с эстрогеновыми рецепторами (сверхподавление в некоторых опухолевых клетках); (3) блокаторы сигналов, работающие внутри клетки, которые нарушают коммуникацию между ферментами, регулирующими рост и развитие; например, (4) ингибиторы ангиогенеза, например, авастин, который был первым лекарством для ингибирования образования новых кровеносных сосудов вокруг раковой клетки, путем ограничения их питания (Ammerpohl et al., 2010).

Около 860 противораковых лекарств были протестированы на людях. Это число в два раза превышает количество экспериментальных лекарств для лечения болезней сердца и комбинированных (сложных) инсультов, и приблизительно в два раза больше, чем для лечения болезни Альцгеймера и всех других комбинированных неврологических заболеваний (Pollack, 2009). Противораковые препараты принадлежат к категории лекарственных средств с наибольшими продажами в мире за период с 2006 года и в Соединенных Штатах с 2008 года, согласно исследованиям рынка, проведенными IMS Health. На сегодняшний день фармакологические компании видят будущее в форсировании исследований, связанных с лечением рака. Например, крупнейшая мировая фармакологическая компания Пфайзер (США) была в последние десятилетия сфокусирована на разработке и производстве сердечно-сосудистых препаратов. Наиболее

продаваемыми препаратами этой компании для снижения уровня холестерина является Lipitor (Endo, 2004), и снижающие давление – Norvasc (Pollack, 2009). Недавно Пфайзер нанял около 1000 исследователей для разработки лекарства от рака, болезни, которую долгое время эта компания игнорировала. Эта фармакологическая компания теперь сократила исследования сердечно-сосудистых препаратов и сфокусировалась на разработке противораковых препаратов, как одного из своих шести приоритетных направлений. Около 20% расходов из более, чем 7 миллиардного бюджета компании Пфайзер, направлены на исследования рака, и 22 из примерно 100 препаратов, находящихся в разработке, были протестированы как антираковые лекарства (Pollack, 2009).

Прогресс в исследования лекарственных грибов должен включать геномику, протеомику, метаболомику и системную фармакологию. Изучение молекулярных механизмов, определяющих лечебные эффекты лекарственных грибов должны быть в центре новых исследований, использующих современные методы и вышеуказанные подходы.

Другой важный источник веществ с терапевтическим действием может быть обнаружен в пуле вторичных метаболитов, продуцируемых ЛШГ. Эти вещества могут быть классифицированы, согласно следующим основным метаболическим путям (Zaidman et al., 2005): производные аминокислотных путей, путь биосинтеза шикимовой кислоты для образования ароматических аминокислот, ацетатно-малонатный путь биосинтеза из ацетилового коэнзима А, путь биосинтеза мевалоновой кислоты из ацетилкоэнзима А, который обеспечивает основной синтез стеролов, полисахаридов и пептидополисахаридов.

В путях биосинтеза поликетидов и мевалоновой кислоты синтезируется большее разнообразие веществ, чем в путях биосинтеза других компонентов.

Усилия должны быть направлены на поиск новых источников противораковых препаратов, использующих низкомолекулярные вторичные метаболиты из ЛШГ, которые ингибируют или запускают специфические триггерные ответы, что при активации или ингибировании ядерного фактора Каппа В, ингибируя протеин- и особенно тирозинкиназы, ароматазы и сульфатазы, матриксные металлопротеиназы, циклооксигеназы, ДНК-топоизомеразы и ДНК-полимеразы, антиангиогенные вещества и пр. (Zaidman et al., 2005, 2008; Petrova et al., 2008, 2009; Yassin et al., 2008; Rouhana-Toubi et al., 2009).

Среди грибных низкомолекулярных веществ, прямо влияющих на яф-кВ ингибиторные эффекты – фенетиловый эфир кофеиновой кислоты (CAPE), кордицепин, панопоксидон и циклоэпоксидон. Низкомолекулярный CAPE продуцируемый, например, *Phellinus linteus* и *Marasmius oreades*, показывает специфическую цитотоксичность против опухолевых клеток и ингибиторной активности яф-кВ и может рассматриваться как потенциальное противоопухолевое лекарственный препарат, в особенности против рака груди (Petrova et al., 2009).

Фармацевтические компании, занимающиеся разработкой лекарственных препаратов, нуждаются в новых веществах природного происхождения. ЛШГ являются лучшим неисчерпаемым даром природы, который за короткий промежуток времени можно использовать для производства новых фармацевтических препаратов.

Ниже я описываю в деталях пути поиска грибных фармацевтиков. Пути открытия лекарств из активных грибных метаболитов включают нижеследующие основные этапы:

1. Культивирование грибов и производство биомассы

Прежде всего, селектированные штаммы грибов, выращивают на твердой среде (агар-агар, мальт-агар, сусло-дрожжевой агар и т.д.) в чашках Петри для производства чистых грибных мицелиальных

культур. Различные виды грибов образуют мицелий в различные периоды времени в зависимости от их видоспецифических характеристик и условий культивирования, таких как состав питательной среды, pH и температура. Более того, согласно основному требованию исследования, наилучшие ростовые условия для отобранных штаммов должны быть подобраны по принципу высокого выхода биомассы и биоактивных веществ. В основном, при выращивании на твердой среде, штаммы грибов поддерживаются при температуре инкубации 27°C до тех пор, пока поверхность чашки Петри полностью не покроеется мицелием. Когда чистые мицелиальные культуры полностью развились и готовы к использованию, наступает вторая стадия, так называемое погруженное культивирование мицелия для продуцирования биомассы. Свежий мицелий нарезают на мелкие части, которыми инокулируют жидкую среду (с тем же питательным составом, только без агара) и выращивают на вращающихся качалках до тех пор, пока мицелиальные частицы полностью не заполнят среду. Эта стадия очень различна по времени, в зависимости от видовых характеристик. Для производства биомассы, полученный мицелиальный инокулюм гомогенизируют и переносят в большое количество жидкой питательной среды, и затем помещают на качалку (либо в ферментер) на определенный период времени.

2. Экстракция биомассы

Биомасса, полученная от каждого штамма, должна быть высушена и измельчена до порошкообразного состояния. Соответственно выбранным грибным веществам, должны быть использованы и соответствующие специфические органические растворители. Например, вещества, проникающие через клеточную оболочку, имеют липидное происхождение и могут быть экстрагированы водонерастворимыми сольвентами, такими как этилацетат. Напротив, вещества, которые предположительно

должны действовать на поверхность клетки, должны экстрагироваться водорастворимыми сольвентами, такими как спирт. В общем, наиболее обычными органическими растворителями, используемыми для экстракции биомассы, являются метанол, этанол, этилацетат, диэтиловый эфир, формалин и др., или некоторые комбинации из них. Более того, жидкие культуры могут также быть экстрагированы (водонерастворимыми сольвентами, например, этилацетатом), принимая во внимание, что они очень богаты биоактивными вторичными метаболитами грибов.

3. Скрининг грибных экстрактов

Первичный скрининг грибных экстрактов, полученных на стадии, рассмотренной выше, может быть проведен с использованием различных методов и исследований. В зависимости от главной цели исследований, должна быть выбрана специфическая линия раковых клеток. Одна из возможностей заключается в применении метода анализа люциферазной активности (LARA). Должен быть использован перенос клеток, несущих люциферазной репортерный ген под контролем специфического промотора. В этом случае эффекты экстрактов оценивают спектрофотометрическим методом, согласно воздействию света и рассчитывают в процентах ингибирования репортера. Другая возможность – тестирование экстрактов по их способности влиять на изменчивость раковых клеток с использованием метода анализа клеточной пролиферации, в котором клетки обрабатываются экстрактами в течение определенного времени и после этого жизнеспособные клетки подсчитываются с использованием исключения трипанового синего или МТТ и ХТТ методов. Наконец, может быть определена активность экстрактов, которая рассчитывается как процент ингибирования клеточного роста и IC_{50} (концентрация экстракта, необходимая для ингибирования клеточного роста у половины

клеток, или в 50% случаев). Первичный скрининг должен проводиться, по крайней мере, в двух повторностях.

Экстракты, которые демонстрируют ингибирование репортера, выше, чем 50% и ингибирование роста раковых клеток, ниже, чем 50%, должны быть предметом дополнительного скрининга с целью подтверждения их позитивного эффекта. При повторном скрининге используются те же методы, но должны быть использованы более высокие концентрации выбранных экстрактов для более точной оценки их эффектов.

4. Влияние выбранных экстрактов на цели поиска

Ответ на селектированные экстракты проверяют по уровню целевых протеинов клетки, ответственных за рост раковых клеток, пролиферацию, метастазы, устойчивость к лекарствам и т.д. Раковые клетки высевают, обрабатывают экстрактами в нескольких концентрациях, собирают и лизируют. Интересующие белки могут быть определены с использованием метода Вестерн блот, или ELISA. Экспрессия специфических генов, вовлеченных в процесс опухолеобразования, может быть также определена с помощью ПЦР для определения экспрессии таргетных генов, ОТ-ПЦР для установления приблизительного уровня экспрессии генов, и ПЦР в режиме реального времени (РВ-ПЦР) для определения точного уровня экспрессии генов.

Установление уровней целевых (target) протеинов и генов в соответствии с эффектами грибных экстрактов приведет к выяснению их специфического механизма действия на внутриклеточном уровне.

В последствии, самые активные экстракты, которые существенно влияют на интересующие нас цели, будут отобраны для дальнейшей оценки и подвергаются химическому фракционированию для определения химической природы их активных фрагментов.

5. Химическое фракционирование выбранных экстрактов

Наиболее активные экстракты в дальнейшем фракционируют до их составляющих веществ путем прохождения их через систему, которая задерживает каждый компонент на различном уровне, система способная осуществить этот процесс называется хроматограф.

Удерживающей системой (наполнителем) может быть адсорбирующая поверхность адсорбента, такого как диоксид кремния, оксид алюминия, целлюлозы, или древесный уголь способного обратимо адсорбировать соединения. Химическое фракционирование может быть выполнено при помощи высокоэффективной жидкостной хроматографии (HPLC), методики для разделения белков и других молекул, тонкослойной хроматографии (ТСХ), или ионно-обменной хроматографией. В результате будут получены фракции с точным химическим составом, таким как белковая, полисахаридная, липидная фракция и т.д.

6. Выяснение механизма действия и возможностей активных фракций (веществ)

Все фракции, полученные в процессе химического фракционирования экстракта, будут оценены по их эффекту на интересующие цели с целью определения и выбора фракции, содержащей наиболее активные вещества. Для этих целей могут быть применены различные методы (например, Western blot, ELISA, Cell proliferation Assay, ПЦР, ОТ-ПЦР, РВ-ПЦР и др.). Грибные фракции, которые демонстрируют ценные эффекты на интересующие нас белки станут предметом дополнительной оценки с целью определения их специфического механизма действия.

7. Исследования на модельных животных

Фракции, показавшие желаемый эффект в опытах *in vitro*, должны быть протестированы *in vivo* на животных моделях. Крысы и

голые мыши (мышь, которой прививают опухоли или трансплантируют клетки человека или животных) могут использоваться для этих целей. Опухоли вводят подкожно в выбранных лабораторных животных и оставляют для роста. Потом активные грибные фракции (компоненты) будут введены в опухоль и их эффект на рост опухоли и метастазы будут периодически замерять. После умерщвления животных применяется другой метод – перенос опухоли в культуру и воздействие на нее грибными веществами с целью определения их прямого воздействия на опухолевые клетки.

Фракции, которые показывают значительную протираковую активность в опытах *in vivo*, становятся объектом дополнительных химических анализов для определения точной химической структуры интересующих нас биологически активных веществ. Медицинская или фармацевтическая химия (химическая модификация молекул, подходящих для терапевтического использования) может быть проведена для получения улучшенных и более мощных веществ. Такое соединение и будет в дальнейшем представлять потенциальное лекарственное средство (кандидат в лекарства).

8. Доклинические испытания препарата

Уточняется химическая формула потенциального препарата (предварительно отнесенного к какому-либо классу химических веществ) и после этого тестируются влияние его на метаболизм, токсичность и биодоступность, и другие фармакологические свойства. Данные исследования традиционно проводятся на животных, но в последнее время, значительно увеличилось количество подобных исследований *in vitro*. В случае достижения желаемого эффекта исследуется стабильность продукта, после чего потенциальный препарат может быть отправлен на пилотное испытание.

9. Клинические испытания препарата

Финальная стадия разработки препарата включает несколько этапов. Первая – производимый потенциальный кандидат должен получить разрешение для применения в клинических испытаниях. Когда продукт допущен до клинических испытаний, он проходит три фазы клинических испытаний – (1) – тестирование безопасности продукта на волонтерах, (2) – обнаружение доказательства эффективности на пациентах и расчет необходимой дозы и (3) – точный расчет клинических показателей потенциального препарата. Каждый из этих этапов включает систематические и обширные записи, которые используются в получении разрешения выхода на фармацевтический рынок таких продуктов.

Д. Неразрешенные проблемы в изучении структурных характеристик, процессов выделения, рецептор-опосредованных механизмов и антиопухолевой активности β -глюканов ЛШГ

Успешное использование β -глюканов и других углеводородных полимеров требует активных исследований, касающихся установления взаимосвязи структура-активность грибных углеводородных полимеров, особенно в плане молекулярной конформации и рецептор-опосредованных механизмов (Chen, Seviour, 2005).

Изучение роли растворимости в воде, размера молекул и молекулярного веса, структуры и молекулярных механизмов действия β -глюканов, принимая во внимание, что не все β -глюканы, содержащиеся в ЛШГ, проявляют фармацевтическую активность (Chen, Seviour, 2005; Ohno, 2005; Zhang et al., 2007).

До настоящего времени остается нераскрытой зависимость молекулярного веса β -глюканов от проявляемой ими фармацевтической активности. Недостаточно изучена проблема эффективности высокомолекулярных β -глюканов по сравнению с

низкомолекулярными. Наиболее эффективными являются препараты высокомолекулярных склероглюканов (Ohno, 2005). Однако, например, исключением является низкомолекулярный лентинан, проявляющий высокую антиопухолевую активность (Chihara et al., 1969; Zhang et al., 2007). Мы также должны учитывать различную реактивность β -глюканов в каждом конкретном случае (анти- β -глюкановый титр и возрастание титра под влиянием β -глюкана отличаются; реактивность лейкоцитов периферической крови по отношению к β -глюканов значительно разнятся в каждом конкретном случае β -глюканов; реактивность по отношению к β -глюканам у различных штаммов мышей существенно варьирует (Ohno, 2005; Cheng, Seviour, 2007; Zhang et al., 2007; Wasser, 2011).

Водорастворимость является одной из наиболее важных характеристик β -глюканов. До настоящего времени неизвестно, что является основным фактором, влияющим на растворимость и фармацевтическую активность β -глюканов: молекулярный вес, длина цепи, количество боковых цепей на главной цепи; соотношение (1,4), (1,6) и (1,3)- связей; ионизация под действием кислоты должны быть приняты во внимание (Wasser, 2002, 2011; Ohno, 2005; Zhang et al., 2007). Растворимые β -глюканы проявляют значительно более сильную иммуностимулирующую активность, чем нерастворимые. Причины этого полностью не ясны. Мы не знаем точных механизмов интестинальной абсорбции при оральном введении β -глюканов (неспецифическая интестинальная абсорбция; прохождение их через просвет кишечника в интестинальной эпителиальной мембране; абсорбцию посредством интестинальных М-клеток; абсорбция после связывания с Toll-подобными рецепторными белками на интестинальном просвете (люмене); и пробы дендрических клеток (Pamer, 2007; Miller et al., 2007). Возможно, что орально применяемые нерастворимые β -глюканы

впоследствии в процессе переваривания расщепляются на более мелкие биоактивные олигомеры (Lehmann, Kunze, 2000).

Нам необходимо прояснить различия между растительными (Tada et al., 2008; Tiwari, Cummins, 2009), дрожжевыми β -глюканами (Liu et al., 2009; Vetvicka, Vetvickova, 2009) и β -глюканами из ЛШГ (Ohno, 2005; Chen, Seviour, 2007; Zhang et al., 2007; Wasser, 2011). Каковыми являются различия в структуре, растворимости и биологической активности? Например, структура β -глюкана зерновых, главным образом, представлена β -1,3 и β -1,4, но не β -1,6 связями. В дополнение к тому же растительные β -глюканы являются линейными, но неразветвленными. Обычно молекулярный вес растительных β -глюканов меньше, чем у лекарственных грибов. Биологическая активность β -глюканов растений еще не полностью изучена. Обычно дрожжевые β -глюканы только частично растворяются в воде, но и многие β -глюканы из ЛШГ нерастворимы в воде. Почему они обладают различной биологической активностью? В чем заключается ключевое преимущество β -глюканов из ЛШГ по сравнению с β -глюканами из зерновых, или например, из дрожжей?

Достаточно много накоплено данных о функциях рецептора Дектин-1 β -глюканов (лектин1 С-типа, ассоциированный с дендритовыми клетками)(Taylor et al., 2007; Harada et al., 2008; Graham, Brown, 2009). Тем не менее, мы до сих пор не знаем о механизмах связывания β -глюканов с рецептором Дектин-1. Как боковые цепи влияют на связывание с рецептором? Функции рецептора Дектин-2 β -глюканов до сих пор неясны (Geijtenbeek, Gringhuis, 2009).

Почему β -глюканы имеют конформацию тройной спирали, и дает ли такая структура преимущество ЛШГ по сравнению с однопитевой (Ohno, 2005;Chen, Seviour, 2007). К сожалению, мы не понимаем, какие структурные особенности более всего способны индуцировать специфическую активность и, что даже более важно,

как на нее влияет присутствие гидрофильных групп на внешней поверхности спирали. В литературе мы наблюдаем достаточно противоречивые данные о биологической активности тройной спиральной и однонитевой спиральной структур одних и тех же β -глюканов, например, шизофиллана (Ohno, 2005; Chen, Seviour, 2007). До сих пор неизвестно, где сильнее биологическая активность – у закрытой или у частично раскрытой тройной спиральной структуры (Mizuno, 1999; Falch et al., 2000).

Е. Важнейшие вопросы изучения ЛШГ в 21 веке

1. Необходимы дальнейшие исследования роли полисахарид-протеиновых или полисахарид-полипептидных комплексов в фармакологической активности ЛШГ.
2. Дополнительные исследования должны продемонстрировать, какие грибные экстракты или соединения более эффективны против конкретных заболеваний, против вирусных инфекций, бактериальных инфекций, метаболических синдромов, рака, холестерина и т.д.
3. Приоритетным направлением должны стать разработка новых методов и процессов в исследовании ЛШГ. Например, в 2009 г. в Корее был разработан новый метод экстракции наночастиц водорастворимых β -глюканов (Park et al., 2009). Был исследован новый процесс экстракции наночастиц спарана (β -D-глюкан из *Sparassis crispa*) и феллиана (β -D-глюкан из *Phellinus linteus*) с использованием технологии нерастворимого карбида вольфрама в качестве нано-ножа. Это был первое сообщение, продемонстрировавшее, что этот метод приводит к высокому выходу спарана (70,2%) и феллиана (65,2%) со средним размером частиц 150 и 390 нм, соответственно. Парк с сотр. (Park et al., 2009) предложили использование метода нано-ножа для продуцирования β -глюканов в пищевой, косметической и фармакологической промышленности.

4. Высококачественные, долгосрочные, «двойные слепые», плацебо-контролируемые, статистически достоверные исследования на большом количестве людей, безусловно, необходимы для обеспечения безопасности и эффективности использования ЛШГ.

5. Должно быть уделено больше внимания исследованию влияния ЛШГ на сельскохозяйственных животных. С одной стороны, есть направления исследований, которые потенциально могут быть продвинуты при использовании сельскохозяйственных животных в качестве биомедицинских моделей, включая ожирение, диабет, старение, сердечно-сосудистые заболевания, инфекционные болезни, нейробиологию, рак, питание, иммунологию, офтальмологию и репродукцию. С другой стороны, мы в состоянии произвести коренной перелом в некоторых отраслях ветеринарии, которые в настоящее время переживают кризис (Roberts et al., 2009), путем предложения нового типа продуктов и пищевых добавок, заменителей антибиотиков и противовирусных средств для сельскохозяйственных животных.

6. Защита интеллектуальной собственности (ИС) генетических ресурсов лекарственных грибов для внедрения и инноваций также является проблемой, которой необходимо уделить больше внимания. Генетические ресурсы грибов используются в настоящее время фармацевтической, косметической, сельскохозяйственной, пищевой, ферментативной, химической и перерабатывающей промышленностью. Возникает необходимость в создании, защите и получении прибыли в сфере ИС для продвижения и инноваций (Jong, 2005).

Ж. Необходимо продолжить информирование населения о преимуществах ЛШГ

Наша ответственность как ученых сделать как можно больше для обучения общества относительно преимуществ для здоровья ЛШГ. Не всегда видимы для потребителей интерес и преимущества современных исследований ЛШГ. Удивительным является тот факт,

что большая часть наших современников во всем мире совершенно не представляют себе полезности для здоровья ЛШГ. Мы должны создать возможности для приглашения потенциальных инвесторов в наши лаборатории. Нам необходимо создать различные подходы для повсеместного распространения знаний о ЛШГ – от школ до профессиональных врачей, до потребителей и промышленности (Cicerone, 2009). В результате опубликования большей информации о преимуществах ЛШГ в рекламных и коммерческих изданиях, брошюрах и т.д., общество узнает больше о безопасности и доступности продуктов из ЛШГ.

3. Необходимо преодолеть разрыв между западной и восточной медицинами

Западной и восточной медицинами приняты различные регуляторные системы относительно растительных и грибных препаратов. Большинство западных стран следует правилам ВОЗ и сертифицированных пищевых добавок (DSHEA), которые из растений и грибов определены как пищевые добавки (ПД), которые не нуждаются в клинических исследованиях до внедрения пищевой добавки на рынок (Wasser, Akavia, 2008; Chang, Wasser, 2012). Китай и некоторые восточные страны определяют многие препараты и продукты из одних и тех же растений и некоторые ЛШГ как лекарства и поэтому клинические исследования нужны. Западная медицина мало использует ЛШГ, отчасти из-за своей сложной структуры и отсутствия приемлемой фармакологической чистоты существующих грибных препаратов. Целью наших дальнейших исследований должно стать принятие правил и унифицированных стандартов в практике как западной, так и восточной медицины, которые оказались наиболее ценными в здравоохранении в 21 веке.

Литература

- Бухало А.С., Митропольська Н.Ю., Михайлова О.Б.** Каталог колекції культур шапинкових грибів (ІБК). – Київ: Альтерпрес. – 2011. – 100 с.
- Ammerpohl O., Tiwari S., Kalthoff H.** Target gene discovery for novel therapeutic agents in cancer treatment// *Methods Mol. Biol.* – 2010. – 576. – P. 427-445.
- Bagchi D., Preuss H.** *Phytopharmaceuticals in cancer chemoprevention.* Boca Raton (FL.):CRC Press. – 2005.
- Boh B., Berovic M.** *Grifola frondosa* (Dicks.:Fr.) S.F. Gray (Maitake mushroom): medicinal properties active compounds, and biotechnological cultivation // *Int. J. Med. Mushr.* – 2007. – 9. – P. 89-108.
- Buchalo A.S., Didukh M.Ya.** Micromorphological characteristics of culinary-medicinal mushrooms and fungi in culture // *Int. J. Med. Mushr.* – 2005. – 7. – P. 249-262.
- Buchalo A.S., Mykhailova O., Lomberg M., Wasser S.P.** Microstructure of vegetative mycelium of macromycetes in pure culture. Volz P.A., Nevo E. editors. Kiev: Alterpress. – 2009. – 224 p.
- Chang S.T.** Global impact of edible and medicinal mushrooms on human welfare in the 21 st century: nongreen revolution // *Int. J. Med. Mushr.* – 1999. – 1. – P. 9-29.
- Chang S.T.** The need for scientific validation of culinary-medicinal mushroom products // *Int. J. Med. Mushr.* – 2006. – 8. – P. 187-195.
- Chang S.T., Buswell J.A.** Medicinal mushrooms – a prominent source of nutraceuticals for the 21 st century // *Curr. Topics Nutraceutical Res.* – 2003. – 1. – P. 257-280.
- 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. – 14, 2. – P. 95-134.
- Chen J., Seviour R.** Medicinal importance of fungal β -(1-3), (1-6)-glucans // *Mycol. Res.* – 2007. – 111. – P. 635-652.
- Chihara G., Hamuro J., Maeda Y.Y., Arai Y., Fukuoka F.** Fractionation and purification of the polysaccharides with marked antitumor activity, especially lentinan, from *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. (an edible mushroom) // *Cancer Res.* – 1970. – 30. – P. 2776-2781.
- Chihara G., Maeda Y., Hamuro J., Sasaki T., Fukuoka F.** Inhibition of mouse Sarcoma 180 by polysaccharides from *Lentinus edodes* (Berk.)Sing. // *Nature.* – 1969. – 222. – P. 687-688.

- Cicerone R.J.** How to keep science moving // Science. – 2009. – 342. – Editorial.
- Dai Y-Ch., Yang Z.-I., Ui B.-K., Yu Ch.-J., Zhou L.W.** Species diversity and utilization of medicinal mushrooms and fungi in China (review) // Int. J. Med. Mushr. - 2009. – 11. – P. 287-302.
- Deng G., Lim H., Seidman A., Fornier M., D'Andrea G., Wesa K., Yeung S., Cunningham-Rundles S., Vickers A.J., Cassileth B.** A phase I/II trial of a polysaccharide extract from *Grifola frondosa* (Maitake mushroom) in breast cancer patient: immunological effects // J. Cancer Res. Clin. Oncol. – 2009. – 135. – P. 1215-1221.
- Didukh M.Ya., Wasser S.P., Nevo E.** Medicinal value of species of the family *Agaricaceae* Cohn (higher *Basidiomycetes*): current stage of knowledge and future perspectives // Int. J. Med. Mushr. - 2003. – 5. – P. 133-152.
- Didukh M.Ya., Wasser S.P., Nevo E.** Impact of the family *Agaricaceae* (Fr.)Cohn on nutrition and medicine. Volz P.A., editor. Ruggell, Liechtenstein: A.R.A. Gantner Verlag K.-G. – 2004. – 205 p.
- Endo A.** The origin of the statins // Int. Congress Series. – 2004. – 1262. – P. 3-8.
- Falch B.H., Espevik T., Ryan L., Stokke B.T.** The cytokine stimulating activity of (1-3)-beta-D-glucans is dependent on the triple helix conformation // Carbohydr. Res. – 2000. – 329. – P. 587-596.
- Gao Y., Zhou S., Chen G., Dai X., Ye J.** A phase I/II study of a *Ganoderma lucidum* extract (Ganopoly) in patients with advanced cancer // Int. J. Med. Mushr. - 2002. – 4. – P. 207-214.
- Gao Y., Zhou S., Huang M., Xu A.** Antibacterial and antiviral value of the genus *Ganoderma* P.Karst. species (*Aphyllorphoromycetidae*): a review // Int. J. Med. Mushr. - 2003. – 5. – P. 235-246.
- Ge Z.W., Yang Z.L., Zhang P., Matheny P.B., Hibbett D.** *Flammulina* species from China inferred by morphological and molecular data // Fungal Divers. – 2008. – 32. – P. 59-68.
- Geijtenbeek T.B.H., Gringhuis S.I.** Signalling through C-type lectin receptors: Shaping immune responses // Nat. Rev. Immunol. – 2009. – 9. – P. 465-479.
- Graham I.M., Brown G.D.** The Dectin-2 family of C-type lectins in immunity and homeostasis // Cytokine. – 2009. – 48. – P. 148-155.
- Harada T., Ohno N.** Dectin-1 and GM-CSF on immunomodulating activities of fungal 6-branched 1,3- β -glucans // Int. J. Med. Mushr. - 2008. – 10. – P. 101-114.
- Hawksworth D.L.** Mushrooms: the extent of the unexplored potential // Int. J. Med. Mushr. - 2001. – 3. – P. 333-340.

- Hobbs Ch.** Medicinal value of *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. (*Agaricomycetidae*). A literature review // Int. J. Med. Mushr. - 2000. - 2. - P. 195-218.
- Hobbs Ch.** Medicinal value of Turkey Tail fungus *Trametes versicolor* (L.:Fr.) Pilát (*Aphylllophoromycetidae*) // Int. J. Med. Mushr. - 2004. - 6. - P. 287-302.
- Hobbs Ch.** The chemistry, nutritional value, immunopharmacology, and safety of the traditional food of medicinal split-gill fungus *Schizophyllum commune* Fr.:Fr. (*Aphylllophoromycetidae*). A literature review // Int. J. Med. Mushr. - 2005. - 7. - P.127-140.
- Holliday H., Cleaver M.** Medicinal value of the caterpillar fungi species of the genus *Cordyceps* (Fr.) Link (*Ascomycetes*). A review // Int. J. Med. Mushr. - 2008. - 10. - P. 209-218.
- Ishibashi K.I., Dogasaki C., Iriki T., Motoi M., Kurone Y.I., Miura N.N., Adachi I.S., Ohno N.** Anti- β -glucan antibody in bovine sera // Int. J. Med. Mushr. - 2005. - 7. - P. 513.
- Jong S.-C.** Protecting intellectual property assets of mushroom genetic resources for invention and innovation // Int. J. Med. Mushr. - 2005. - 7. - P. 348-349.
- Kerrigan R.** *Agaricus subrufescens*, a cultivated edible and medicinal mushroom, and its synonyms // Mycologia. - 2005. - 97. - P.12-24.
- Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C., Stalpers J.A.** Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 10th ed. Wallingford: CAB International. - 2008. - 771 p.
- Lehmann J., Kunze R.** Water-soluble low molecular weight beta-glucans for modulating immunological responses in mammalian system. United States patent US 6143883. 2000 Nov. 7.
- Li J.W.-H., Vederas J.C.** Drug discovery and natural products: end of an era or an endless frontier // Science. - 2009. - 325. - P. 161-165.
- Lin Z.-B.** Lingzhi. From mistery to science. China: Peking University Press. - 2009. - 162 p.
- Liu J.J., Gunn L., Hansen R., Yan J.** Combined yeast-derived beta glucan with anti-tumor monoclonal antibody for cancer immunotherapy // Exp. Mol. Pathol. - 2009. - 86. - P. 208-214.
- Mahajna J., Dotan N., Zaidman B.-Z., Petrova R.D.,Wasser S.P.** Pharmacological values of medicinal mushrooms for prostate cancer therapy: the case of *Ganoderma lucidum* // Nutr. Cancer. - 2009. - 61. - P. 16-26.
- Maruyama H., Ikekawa T.** Immunomodulation and antitumor activity of a mushroom product, proflamin, isolated from *Flammulina velutipes* (W.Curt.:Fr.)Link. (*Ascomycetes*). A review // Int. J. Med. Mushr. - 2007. - 9. - P. 109-122.

- McKenna D.J., Jones K., Hughes K., Humphrey Sh.** Botanical medicines. The desk reference for major herbal supplements. 2nd ed. New York / London: The Haworth Herbal Press. – 2002. – 1138 p.
- Miller H., Zhang J., KuoLee R., Patel G.B., Chen W.** Intestinal M cells:the fallible sentinels? // World J. Gastroenterol. – 2007. – 14. – P. 1477-1486.
- Mizuno T.** The extraction and development of antitumor-active polysaccharides from medicinal mushrooms in Japan (review) // Int. J. Med. Mushr. - 1999. – 1. – P. 9-29.
- Mizuno T., Zhuang C., Abe K., Okamoto H., Kiho T., Ukai S., Leelere S., Meijer I.** Antitumor and hypoglycemic activities of polysaccharides from the sclerotia and mycelia of *Inonotus obliquus* (Pers.:Fr.)Pil. (Aphyllophoromycetidae) // Int. J. Med. Mushr. - 1999. – 1. – P. 301-316.
- Moncalvo J.-M.** Molecular systematic of *Ganoderma*: what is Reishi? // Int. J. Med. Mushr. - 2005. – 7. – P. 353-354.
- Moncalvo J.-M., Rivarden L.** A nomenclature study of the *Ganodermataceae*. Oslo: Fungiflora. – 1997. – 114 p.
- Mueller G.M., Schmit J.P.** Fungal biodiversity:what do we know? What can we predict? // Biodivers.Conserv. – 2007. – 16. – P. 1-5.
- Nagaoka M.H., Nagaoka H., Kondo K., Akiyama H., Maitani T.** Measurement of a genotoxic hydrazine, agaritine, and its derivatives by HPL with fluorescence derivatization in the *Agaricus* mushroom and its products // Chem. Pharmaceut. Bull. – 2006. – 54. – P. 922-924.
- Ohno N.** Structural diversity and physiological functions of β -glucans // Int. J. Med. Mushr. - 2005. – 7. – P. 167-173.
- Pamer E.G.** Immune response to commercial and environmental microbes // Nat.Immunol. – 2007. – 8. – P.1173-1178.
- Park H.-G., Shim Y.Y., Choi S.-O., Park W.M.** New Method development for nanoparticle extraction of water-soluble β -(1-3)-D-glucan from edible mushrooms *Sparassis crispa* and *Phellinus linteus* // Agric. Food Chem. – 2009. – 329. – P. 587-596.
- Park Y.M., Won J.H., Kim Y.H., Choi J.W., Park H.J., Lee K.T.** *In vivo* and *in vitro* anti-inflammatory and antinociceptive effects of the methanol extracts of *Inonotus obliquus* // J. Ethnopharmacol. – 2005. – 101. – P. 120-128.
- Petrova R.D., Mahajna J., Wasser S.P. Ruimi N., Denchev C.M., Sussam S., Nevo E., Reznick A.Z.** *Marasmius oreades* substances block NF-kappaB activity through interference with IKK activation pathway // Mol. Bio. Rep.- 2009. – 36. – P. 737-744.
- Petrova R.D., Reznick A.Z., Wasser S.P., Denchev C.M., Nevo E., Mahajna J.** Fungal metabolites modulating NF-kappaB activity: an

approach to cancer therapy and chemoprevention (review) // *Oncol.Reports.* – 2008. – 19. – P. 299-308.

Pöder R. The Ice man's fungi: facts and mysteries// *Int. J. Med. Mushr.* - 2005. – 7. – P. 357-359.

Pollack A. Drug firms see fortune in treating cancer // *International Herald Tribune.* – 2009, Sep.3. – P. 15-16.

Roberts R.M., Smith G.W., Bazer F.W., Cibelli J., Seidel G.E.Jr., Bauman D.E., Reynolds L.P., Ireland J.J. Farm animal research in crisis // *Science.* – 2009. – 324. – P. 468-469.

Reshetnikov S.V., Wasser S.P., Tan K.K. Higher *Basidiomycota* as source of antitumor and immunostimulating polysaccharides // *Int. J. Med. Mushr.* - 2001. – 3. – P. 361-394.

Rouhana-Toubi A., Wasser S.P., Fares F. Ethyl acetate extracts of submerged cultured mycelium of higher *Basidiomycetes* mushrooms inhibit human ovarian cancer cell growth // *Int. J. Med. Mushr.* - 2009. – 11. – P. 29-37.

Rowan N.J., Smith J.E., Sullivan R. Immunomodulatory activities of mushroom glucans and polysaccharide-protein complexes in animals and humans (a review) // *Int. J. Med. Mushr.* - 2003. – 5. – P. 95-110.

Smith J.E., Sullivan R., Rowan N.J. The role of polysaccharides derived from medicinal mushrooms in cancer treatment programs:current perspectives (review) // *Int. J. Med. Mushr.* - 2003. – 5. – P. 217-234.

Tada R., Adachi Y., Ishibashi K.-I., Tsubaki K., Ohno N. Binding capacity of a barley β -glucan to the β -glucan recognition molecule Dectin-1 // *J. Agr. Food Chem.* – 2008. – 56. – P. 1442-1450.

Taylor P.R., Tsoni S.V., Willment J.A., Dennehy K.M., Roasa M., Findon H, Haynes K., Steele C., Botto M., Gordon S., Brown G.D. Dectin-1 is required for beta-glucan recognition and control of fungal infection // *Nat. Immunol.* – 2007. – 8. – P. 31-38.

Tiwari U., Cummins E. Factors influencing beta-glucan levels and molecular weight in cereal-based products // *Cereal Chem.* – 2009. – 86. – P. 290-301.

Van Griensven L.J.L.D. Culinary-medicinal mushrooms: must action be taken? // *Int. J. Med. Mushr.* - 2009. – 11. – P. 281-286.

Vetvicka V., Vetvichkova J. Effects of yeast-derived beta-glucan on blood cholesterol and macrophage functionality // *J. Immunotoxicol.* – 2009. – 6. – P. 30-35.

Wasser S.P. Medicinal mushrooms as a source of antitumor and immunomodulating polysaccharides // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2002. – 60. – P. 258-274.

Wasser S.P. Reishi or Ling Zhi (*Ganoderma lucidum*). In: Encyclopedia of dietary supplements. In: Coates P.M., Blackman M.R., Cragg G., Levine M., Moss J. White J. editors. – New York: Marcel Dekker. – 2005. – P. 603-622.

Wasser S.P. Shiitake (*Lentinus edodes*). In: Encyclopedia of dietary supplements. In: Coates P.M., Blackman M.R., Cragg G., Levine M., Moss J., White J. editors. Encyclopedia of dietary supplements. New York: Marcel Dekker. – 2005. – P. 653-654.

Wasser S.P. Medicinal mushrooms: ancient traditions, contemporary knowledge, and scientific enquiries // Int. J. Med. Mushr. - 2007. – 9. – P. 187-189.

Wasser S.P. Medicinal mushroom science: history, current status, future trends, and unsolved problems. In: A collection of selected publications. T. 2. Medicinal mushrooms. – Kiev. – 2011. – P. 2-17.

Wasser S.P., Akavia E. Regulatory issues of mushrooms as functional foods and dietary supplements: safety and efficacy. Cheung PRC, editor. In: Mushrooms as functional foods. Chapter 6. New York: Wiley & Sons. – 2008. – P. 199-221.

Wasser S.P., Didukh M.Ya., Amazonas M.A.L.A., Nevo E., Stamets P., Eira A.F. Is widely cultivated culinary-medicinal Royal Sun *Agaricus* (the Himematsutake mushroom) indeed *Agaricus blazei* Murrill? // Int. J. Med. Mushr. - 2002. – 4. – P. 267-290.

Wasser S.P., Didukh M.Ya., Amazonas M.A.L.A., Nevo E., Stamets P., Eira A.F. Is widely cultivated culinary-medicinal Royal Sun *Agaricus* (Champignon do Brazil, or the Himematsutake mushroom) *Agaricus brasiliensis* S. Wasser et al., indeed a synonym of *A. subrufescens* Peck? // Int. J. Med. Mushr. - 2005. – 7. – P. 507-511.

Wasser S.P., Weis A.I. Medicinal properties of substances occurring in higher *Basidiomycetes* mushrooms: current perspectives (review) // Int. J. Med. Mushr. - 1999. – 1. – P. 31-62.

Wasser S.P., Zmitrovich I.V., Didukh M.Ya., Spirin W.A., Malysheva V.F. Morphological traits of *Ganoderma lucidum* complex highlighting *G. tsugae* var. *jannieae*: the current generalization. Nevo E., Wasser S.P., editors. Ruggell, Liechtenstein: A.R.A. Gantner Verlag K.-G.- 2006. – 187 p.

Wasson R.G. Soma. Divine mushroom of immortality. New York: Harcourt Brace Jovanovich. – 1968.

Yang Q.-Y. Advanced research in PSP: Tsim Sha Tsu, Kowloon: The Hong Kong Association for Health Care Ltd. – 1999. – 350 p.

Yassin M., Wasser S.P., Mahajna J. Substances from the medicinal mushroom *Daedalea gibbosa* inhibit kinase activity of native and T3151 mutated Ber-Abl. // Int. J. Oncol. – 2008. – 32. – P. 1197-1204.

Yoon D.L., Lee W.H., Han S.K., Shrestha B., Kim C.H., Lim M.H., Chang W., Lim S., Choi S., Song W.O., Sung J.M., Hwang K.C., Kim T.W. *Phellinus linteus* inhibits inflammatory mediators by suppressing redox-based NF- κ B and MAPKs activation in lipopolysaccharide-induced RAW 264.7 macrophage // J. Ethnopharmacol. – 2007. – 114. – P. 307-315.

Yuen J.W.M., Gohel M.D.I. Anticancer effects of *Ganoderma lucidum*: a review of scientific evidence // Nutr. Cancer. – 2005. – 53.- P. 11-17.

Zaidman B.-Z., Wasser S.P., Nevo E., Mahajna J. *Coprinus comatus* and *Ganoderma lucidum* interfere with androgen receptor function in LNCaP prostate cancer cells // Mol. Biol. Rep. – 2008. – 35. – P. 107-117.

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.

Zhang M., Cui S.W., Cheung P.C.K., Wang Q. Antitumor polysaccharides from mushrooms: a review on their isolation process, structural characteristic and antitumor activity // Trends Food Sci. Technol. – 2007. – 18.- P. 4-19.

Zhao J.-D. The *Ganodermataceae* of China. Bibliotheca Mycologica 132. Berlin, Stuttgart: J. Cramer. – 1989. – 176 p.

Zhou X., Lin J., Yin Y., Zhao J., Sun X., Tang K. *Ganodermataceae*: natural products and their related pharmacological functions // Am. J. Chin. Med. – 2005. – 35. – P. 559-574.

Zhuang C., Wasser S.P. Medicinal value of culinary-medicinal Maitake mushroom *Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) S.F. Gray (*Aphyllorphoromycetidae*). Review // Int. J. Med. Mushr. – 2004. – 6. – P. 287-313.

С.П.Вассер

ЛІКАРСЬКІ ШАПИНКОВІ ГРИБИ: ІСТОРІЯ, СУЧАСНИЙ СТАН, ТЕНДЕНЦІЇ ТА НЕРОЗВ'ЯЗАНІ ПРОБЛЕМИ В ЇХ ВИВЧЕННІ

Проаналізовано історію, сучасний стан, майбутні тенденції у вивченні лікарських грибів. Метою даного огляду було привернення уваги до багатьох вкрай важливих нерозв'язаних питань розвитку науки про лікарські шапинкові гриби у 21 столітті. Спеціальна увага була приділена грибним полісахаридам. Практично всі вищі *Basidiomycetes* містять біологічно активні полісахариди в своїх плодових тілах, культуральному міцелії та культуральній рідині. Наведене узагальнення даних щодо грибних полісахаридів у 700 видів вищих *Hetero-* і *Homobasidiomycetes*. Обговорено як хімічну структуру полісахаридів, її зв'язок з протипухлинною дією, включаючи можливі шляхи хімічної модифікації, експериментальні випробування і клінічне використання протипухлинних або імуностимулюючих полісахаридів, так і можливі механізми їх біологічної дії. Зокрема, найбільш важливими для сучасної медицини є полісахариди з протипухлинними та імуностимулюючими властивостями. Деякі з грибних полісахаридів вже пройшли три стадії клінічних випробувань і широко та успішно застосовуються в Азії для лікування різних форм раку та інших хвороб. Загалом шапинкові гриби мають близько 130 медичних призначень, включаючи протипухлинне, імуномодельюче, антиоксидантне, антигіперхолестеринове, противірусне, протибактеріальне, протипаразитне, протигрибкове, детоксикаційне, гепатопротекторне та антидіабетичне.

S.P. Wasser

MEDICINAL MUSHROOMS: HISTORY, CURRENT STATUS, FUTURE TRENDS, AND UNSOLVED PROBLEMS

The present review analyzes the history, current status, and future trends in the study of medicinal mushrooms. The target of the present review is to draw attention to many critically important unsolved problems in the future development of medicinal mushroom science in the 21st century. Special attention is paid to mushroom polysaccharides. Many, if not all, higher *Basidiomycetes* mushrooms contain biologically active polysaccharides in fruit bodies, cultured mycelium, and cultured broth. The data on mushroom polysaccharides are summarized for approximately 700 species of higher *Hetero-* and *Homobasidiomycetes*. The chemical structure of polysaccharides and its connection to antitumor activity, including possible ways of chemical modification, experimental testing, and clinical use of antitumor or immunostimulating polysaccharides, as well as possible mechanisms of their biological action, are discussed. Particularly, and most importantly for modern medicine, are polysaccharides with antitumor and immunostimulating properties. Several of the mushroom polysaccharide compounds have proceeded through Phase I, II and III clinical trials and are used extensively and successfully in Asia to treat various cancers and other diseases. A total of 126 medicinal functions are thought to be produced by medicinal mushrooms and fungi including antitumor, immunomodulating, antioxidant, radical scavenging, cardiovascular, antihypercholesterolemia, antiviral, antibacterial, antiparasitic, antifungal, detoxification, hepatoprotective, and antidiabetic effects.

**М.Г. МОЛДАВАН¹, А.А. ГРОДЗИНСКАЯ², С.П. ВАССЕР²,
Э.Ф. СОЛОМКО², С.А. СЫРЧИН³, А.Ф. ГРИГАНСКИЙ⁴,
Е.В. КОЛОТУШКИНА⁵, М.Л. ЛОМБЕРГ²**

¹ - Орегонский университет здоровья и науки, Центр токсикологических исследований в профессиональной сфере и окружающей среде, Портланд, Орегон 97239, США

² - Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев, 01601, ул. Терещенковская 2, Украина, e-mail: agrodz@ukr.net

³ - Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины, Киев, 03680, ул. Академика Заболотного 154, Украина

⁴ - Университет Дюка, Отдел биологии, Дюрам, Северная Каролина 27708, США

⁵ - Орегонский университет здоровья и науки, Отдел нейронаук поведения, Портланд, Орегон 97239, США

НЕЙРОТРОПНОЕ ДЕЙСТВИЕ МАКРОМИЦЕТОВ

*Проведен анализ современного состояния изученности галлюциногенных грибов. Основное внимание сосредоточено на этномикологическом и историческом аспектах, особенностях физиологических и психических нарушений в результате употребления нейротропных видов родов *Amanita* и *Psilocybe*. Исследование влияния экстрактов 16 видов дикорастущих и культивируемых видов грибов на частоту импульсной активности нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа (древняя кора) крыс показало, что при непосредственном контакте с нервной тканью все экстракты проявляли различной степени нейротропное действие. Нейротропные вещества высших грибов, активируя широкий спектр рецепторов, могут модулировать синаптическую передачу в гиппокампе.*

Ключевые слова: *Amanita*, *Psilocybe*, гиппокамп, пирамидные нейроны, экстракт, нейротропное действие

I. МАГИЧЕСКИЕ ГРИБЫ: ИСТОРИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

Есть тайные знания, которые влекут к себе с невероятной силой. Они подобны воронке («оку» тайфуна) в информационном поле, затягивающей людей, пытающихся познать истину, и безумцев, отождествляющих себя с ней. И в то же время попытаемся приоткрыть завесу тайны над магическими, или как их еще называют волшебными, священными, сакральными, психогенными, психоактивными, психеделическими, или галлюциногенными грибами. Их плодовые тела содержат псилоцибин, псилоцин, диметилтриптамин, буфотенин, мусцимол, иботеновую кислоту и ряд других психотропных веществ, оказывающих влияние на центральную нервную систему человека. В последние годы употребление «магических» грибов становится все более распространенным в молодежной среде, что основывается на иллюзии их безопасности по сравнению с другими психостимуляторами. Согласно оценке Европейского центра мониторинга наркотиков и наркомании, в некоторых странах (Чехия, Бельгия, Франция, Нидерланды и др.) употребление 15-16-летними учащимися галлюциногенных грибов находится на том же уровне или даже превышает потребление экстази. Растет продажа грибов в свежем и сухом виде, в клубах, интернет-магазинах, в виде посевного материала для культивирования в домашних условиях и т.д. (Hallucinogenic mushrooms..., 2006).

История использования галлюциногенных грибов человеком стара как этот мир. Первым документальным подтверждением служат наскальные изображения танцующих шаманов, или людей, участвующих в ритуале с использованием грибов, найденные в пещерах Тассили (северный Алжир), возраст которых оценивают в 7 - 9 тыс. лет (рис.1).

Подобные свидетельства использования галлюциногенных грибов найдены также в Ливии, Чаде, Египте. Более 3000 лет гигантским каменным грибам ("umbrella stones"), обнаруженным в Индии (штат Керала) (Samorini, 1992, 2001; Gartz, 1996; Stamets, 1996). Их использовали в религиозных церемониях, для жертвоприношений, лечения, предсказаний и загадывания желаний.

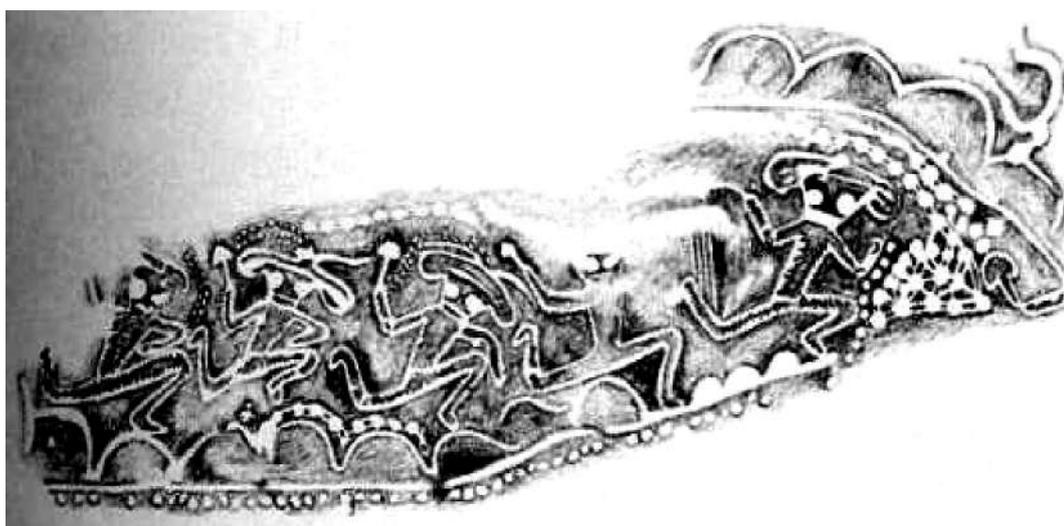


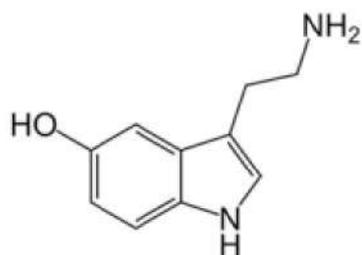
Рис. 1. Наскальное изображение танцующих шаманов (Алжир, пещера Тассили, цит. по Samorini, 1992)

В Центральной и Южной Америке жрецы племен ольмеков, тольтеков, мацатеков, ацтеков и майя более 3 500 лет назад использовали в магических, целительских и религиозных ритуалах виды рода *Psilocybe*, которые получили название Teotlaquilnanácatl, ацтекское слово, обозначающее «священный гриб, раскрывающий суть вещей», или Teonanácatl «плоть Бога» (Guzman, 2003). Интересно, что знаменитый мексиканский галлюциногенный кактус пейот (*Lophophora williamsii*), содержащий мескалин, также употреблявшийся как священное снадобье в древних религиозных церемониях, рассматривался как посредник для общения с богами, в то время как грибы нередко отождествлялись с самим божеством. Предполагают, что грибные камни «mushroom stones» (фигурки, изображающие животных или людей с элементами грибов, найденные на юге Мексики, в Гватемале и Сальвадоре) были частью религиозных церемоний и обрядов, связанных с плодородием (Johnson, 1939; Badham, 1984; Guzman, 2001). После прихода конкистадоров ритуальные церемонии с использованием галлюциногенных грибов были под строгим запретом, а "грибные" камни и другие культовые грибные орнаменты систематически уничтожались воинствующими католиками как символы языческой веры. В конце концов, это привело к утаиванию древних традиций, знания о которых передавались из поколения в поколение лишь среди посвященных. И если бы не францисканец Бернардино де Саагун, изучавший в 16 в. обычаи индейцев и оставивший хроники, в настоящее время видимые свидетельства этих обрядов едва были бы обнаружены. В своей книге "Общая история новой Испании" он приводит описание психических нарушений у индейцев, развивавшихся после приема священного гриба: "Они пили шоколад, ели грибы с медом... некоторые танцевали, плакали, другие, еще сохранявшие рассудок, оставались на своих местах и тихо покачивали головами. В своих видениях они наблюдали, как погибают в сражениях, пожираются дикими зверями, берут в плен

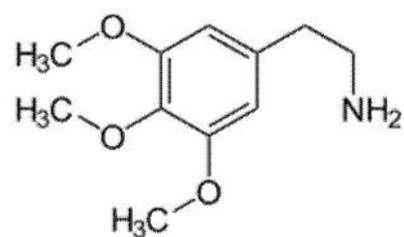
врага, становятся богатыми, нарушают супружескую верность, как им разбивают головы, они превращаются в камень или мирно уходят из жизни, падают с высоты дома и умирают, а когда действие гриба проходило, они рассказывали друг другу о своих видениях"(Столяров, 1964; Stamets, 1996).

В 1958 г. швейцарский биохимик А. Хофманн с коллегами выделили действующие вещества гриба *Psilocybe mexicana*, назвав их псилоцибином (ПСБ) и псилоцином (ПС) (Hofmann, 1997a, b). Псилоцибин - фосфорнокислый эфир 4-оксидиметилтриптамина, псилоцин - 4-оксидиметилтриптамин. Они сохраняют активность при термообработке и замораживании. Один грамм сухих грибов содержит 10-12 мг ПСБ, летальная доза его - 6 г (цит. по Halpern, Sewell, 2005). Галлюциногенные индоламины преимущественно действуют на пресинаптические серотониновые рецепторы (Aghajanian, Naligler, 1975). Как ЛСД и мескалин, ПСБ (благодаря структурному сходству с серотонином) является сильным агонистом серотониновых 5-HT₂/5-HT_{1C} - рецепторов, что непосредственно и определяет его галлюциногенные свойства (рис. 2) (Chilton et al., 1979; Nichols, 2004; Gonzalez-Maeso et al., 2008, 2009). Действие ПСБ и ПС на центральную нервную систему человека подобно действию ЛСД и вызывает психомиметические симптомы, однако токсичность их в тысячу раз меньше (Davis, 1981; Hobbs, 1996). ПСБ в 30 раз более активный, чем мескалин, и обладает приблизительно 1/200 активности ЛСД (Grob, 2007). Несмотря на слабую токсичность ПСБ, было показано, что употребление псилоцибинсодержащих грибов вызывает неспецифические изменения во многих внутренних органах, характеризующиеся выраженными гемомикроциркуляторными расстройствами и внутриклеточными дистрофиями, оказывает токсическое влияние на деятельность сердца, почек и печени, а также на нейроны гипоталамических ядер, неокортекса и гиппокампа (Berkenbaum, 1969; Borowiak et al., 1998; Raff et al., 1992; Бабаханян и др., 1999;

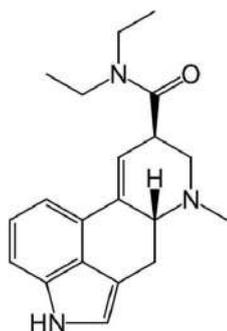
Серотонин



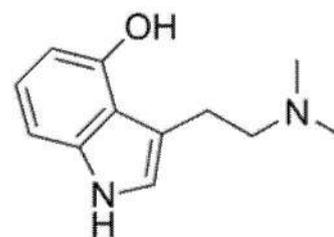
Мескалин



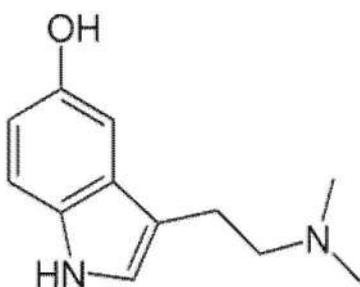
ЛСД



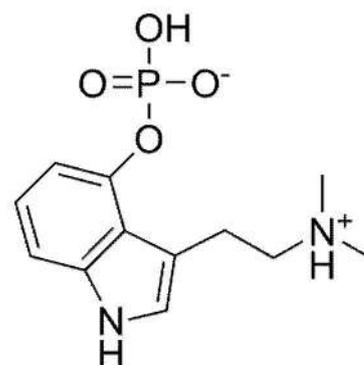
Псилоцин



Буфотенин



Псилоцибин



Диметилтриптамин (ДМТ)

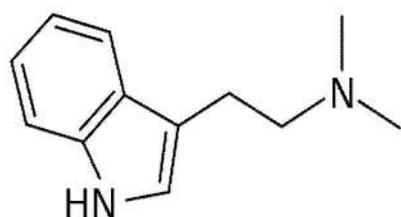


Рис. 2. Нейротропные вещества грибного и растительного происхождения

Молдаван и др., 2002). Гиппокамп (древняя кора) относится к лимбической системе головного мозга и тесно связан с регуляцией вегетативных и мотивационно-эмоциональных реакций, с процессами восприятия, памяти и рядом других психических функций (Виноградова, 1975). Исследования выявили наивысшую концентрацию псилоцибина и псилоцина именно в гиппокампе, неокортексе и таламусе уже через 40 мин после орального введения (Aboul-Enein, 1974). Авторами также описаны дистрофические изменения невронитов, многофокусная демиелинизация нервных волокон, наблюдаемые при употреблении ПСБ и ПС, свидетельствующие о том, что гиппокамп является одной из главных мишеней действия нейротропных грибных токсинов (Бабахян и др., 1999).

Симптомы, связанные с использованием псилоцибиновых грибов, различны, уже через 20-30 мин после употребления (иногда через 2 ч при приеме на сытый желудок) возникают смятение, тремор, эйфория, веселость, неконтролируемый смех, головокружение, иллюзии, тоска, бред, беспокойство, паранойя, непреодолимая тревога, страх смерти или безумия, острые приступы паники, повышенная слуховая и зрительная восприимчивость, деперсонализация, чувство безразличия, аутизм, чрезмерная откровенность, ощущение сжатия пространства и времени, нарушение восприятия скорости, освещенности и цвета. Наибольший психологический эффект наблюдается через 60-90 мин, продолжаясь в некоторых случаях до 120 мин. Эффект сохраняется в течение 5 - 6 часов (иногда до 12), затем обычно следует сон (Chilton et al., 1979; Gartz, 1996; Stamets, 1996; Vollenweider et al., 1998; Молдаван, Гродзинская, 2002; Hasler et al., 2004; Nichols, 2004; Cunningham, 2008). Если так называемый «трип» (путешествие) удачен, то при малых дозах превалирует галлюциногенный эффект, анимации, средние дозы вызывают чувство эйфории, расслабления, увеличивается яркость восприятия,

человек видит движущиеся поверхности и волны на предметах, их многослойность и превращения. Отмечаются зрительные и слуховые галлюцинации: искривление пространства, ощущение способности изменения хода времени, перемещения во времени и пространстве, особой концентрации памяти, иногда возникает ощущение, что душа покинула тело и наблюдает за ним со стороны. Под воздействием психотропных грибов изменяется мыслительно-эмоциональное восприятие окружающего мира (состояние измененного сознания). Нередко употреблявшие грибы сообщают о полученном религиозном или мистическом опыте, о появлении чувства проникновения в абсолютную истину, недоступную другим. При возрастании дозы - дереализация, деперсонализация, чувство замедления или остановки времени, длительный период может пройти в состоянии интроспективной тишины (состояние полной отрешенности, взгляд «в самого себя»). Иногда это бывает достаточно болезненно и неприятно - происходит не раздвоение, а множественное расщепление своего «Я», и в случае неудачного «путешествия» «грибонавты» обретают паранойю, навязчивое чувство страха и беспокойства. Среди негативных признаков влияния галлюциногенных грибов на психику человека отмечены также приступы ярости, агрессивность, склонность к насилию, в том числе по отношению к самому себе, бред (который может закончиться полной потерей сознания), провалы в сознании, психопатическое поведение, эмоциональная лабильность, апатия, депрессия. В некоторых случаях могут наблюдаться долговременные эффекты, такие как воспоминания о прошедших событиях, нарушения памяти, повторные приступы паники (спустя несколько дней, недель и даже месяцев), риск психиатрических заболеваний и даже попытки самоубийства. Длительное употребление ЛСД и псилоцибина приводит к постоянному дефициту психомоторных и нейропсихологических функций (Benjamin, 1979; Musha et al., 1986; Cunningham, 2008). В отличие от психологических последствий,

физиологические аспекты влияния ПСБ не столь выражены. Среди них могут наблюдаться головокружение, тошнота, непрерывная рвота, слабость, дрожание, мышечные и брюшинные боли, мидриаз, парестезия, ускорение сердечного ритма и дыхания, повышение кровяного давления (Hallucinogenic mushrooms..., 2006; Nichols, 2004; Johnson et al., 2008).

После нескольких десятилетий моратория, связанного с законодательным запретом в 60-х годах 20 в. использования грибных галлюциногенов, научные исследования в области психиатрии с вовлечением этих веществ возобновились и переживают подъем. Проведенные Ф. Хаслером с соавт. специальные исследования воздействия различных доз на физиологические параметры (температуру тела, ЭКГ, сердечный ритм, клиничко-химические параметры крови и уровни концентраций некоторых гормонов – тиреотропного, пролактина, кортизола, адренкортикотропного) показали, что повышение уровня гормонов в плазме крови отмечалось только на пике эффекта высоких доз ПСБ (исключение составлял пролактин, уровень которого повышался уже при средних дозах), наблюдалась также тенденция к повышению артериального давления с увеличением дозы псилоцибина. В то же время авторы показали, что ПСБ влияет на все исследованные психологические параметры (постоянное внимание, состояние настроения и ключевые параметры измененных состояний сознания, оцениваемых с помощью психометрических шкал – FAIR, EWL-60 и 5-D ASC-опросников). Авторы полагают, что ПСБ не опасен для соматического здоровья человека и обладает уникальными психофармакологическими свойствами для использования его в экспериментальной неврологии с целью изучения нейробиологических основ измененных состояний сознания (Hasler et al., 2004). Так как псилоцибиновый синдром имеет определенное сходство с проявлениями шизофрении, некоторые исследователи указывают на возможность использования

ПСБ в психиатрической практике и психодиагностике, для лечения невротозов, кластерных головных болей, облегчения навязчиво-компульсивных состояний, лечения шизофрении и алкоголизма (Heim, 1957; Quetin, 1960; Столяров, 1964; Růzicková et al., 1967; Aboul-Enein, 1974; Grof, 1975; Hoffman, 1979, 1997; Leonard et al., 1987; Vollenweider et al., 1998; Carter et al., 2004; Nichols, 2004; Moreno et al., 2006; Sewell et al., 2006; Wittman et al., 2007; Johnson et al., 2008). По данным последних лет, специфическое действие галлюциногенов определяется их способностью стабилизировать определенное активированное конформационное состояние G протеин-связанных рецепторов. Эти рецепторы, к которым относятся и серотониновые, являются примером наиболее часто встречаемой молекулярной цели для терапевтических препаратов. Психозы, связанные с шизофренией, характеризуются нарушением переработки сенсорной информации и восприятия. При лечении шизофрении показана эффективность препаратов, применяемых для сдерживания психозов (antipsychotic drugs), и имеющих сродство к серотониновым 5-HT_{2A} - рецепторам, а также препаратов, взаимодействующих с метаботропными глутаматными рецепторами mGluR). Через специфические мембранные домены mGluR₂ взаимодействует с 5-HT_{2A} - рецептором и формирует с ним функциональный комплекс в коре головного мозга. Этот рецепторный комплекс, активируемый галлюциногенными препаратами, запускает уникальные клеточные ответы, и активация mGluR₂ прекращает галлюциноген-специфическую сигнальную передачу и поведенческие ответы. В головном мозге людей, страдающих шизофренией (исследованном *post-mortem*), экспрессия 5-HT_{2A} - рецепторов была повышена, а mGluR₂ – снижена, что и определяло тип поведения, располагающей к психозам. Считают, что открытый рецепторный комплекс представляет собой многообещающую мишень при разработке препаратов для лечения шизофрении (Gonzalez-Maeso et al., 2008,

2009). Была показана эффективность грибных галлюциногенов в лечении мигрени. ПСБ отменял приступы у 85% больных, период ремиссии удлинялся в 95% случаев при приеме псилоцибина и в 80% случаев при приеме ЛСД (Sewell, 2006). Исследователи также отмечают положительный эффект применения грибных галлюциногенов, в том числе ПСБ, у онкологических больных на последних стадиях болезни (Grof, 1975; Grof, Halifax, 1977; Grob, 2007).

Как и при воздействии других психоактивных веществ, эффект психеделических грибов субъективен и непредсказуем. «Неподходящие» психологическое состояние и обстановка (set and setting), несоблюдение подготовительных ритуалов (таких, как очищение организма, 4-дневный пост, темнота), индивидуальные психофизиологические особенности и другие неизвестные причины могут привести к устойчивым нарушениям психики. "Грибонавты", обожествляя гриб, считают, что таким образом он наказывает человека за непочтительное к нему отношение. В отличие от современного неконтролируемого эпикурейского подхода к грибам, как к удовольствию и развлечению, исторически сложившееся использование магических грибов в древних культурах регламентировалось определенными правилами и запретами. Очевидно, что это минимизировало негативные последствия и исключало злоупотребление грибами.

В настоящее время род *Psilocybe* насчитывает свыше 220 видов, 144 из которых обладают галлюциногенной активностью (Guzman, 1995, 2001, 2003; Gartz, 1996; Stamets, 1996). Следует отметить, что кроме грибов рода *Psilocybe* действующие вещества ПСБ и ПС также обнаружены у представителей родов *Conocybe*, *Agrocybe*, *Panaeolus*, *Psathyrella*, *Gymnopilus*, *Copelandia*, *Pluteus* (Gartz, 1996; Rudgley, 1998; Vetulani, 2001). Виды рода *Psilocybe* широко распространены в мире, кроме того, будучи сапротрофами (произрастают на растительных остатках), они достаточно легко

культивируются, чем представляют особую опасность для противозаконного их применения (Guzman, 2003).

Возвращаясь к истории... Многие исследователи указывают на роль использования галлюциногенных веществ как растительного, так и грибного происхождения (так называемых энтеогенов) в разных религиях. В течение более двух тысяч лет Элевсинские мистерии, тайные обряды в честь богини плодородия Деметры и ее дочери Персефоны, ежегодно проводились в сентябре в храме Деметры. Среди участников этих церемоний были Аристотель, Платон, Цицерон, Гомер и Софокл. Тысячи паломников, под страхом смерти дававшие клятву о неразглашении происходящего, собирались в храме. Предполагается, что перед ними разыгрывались сцены из жизни богов, однако при этом их угощали напитками из психоактивных грибов и растений, что приводило их в состояние измененного сознания. Многие посвященные, получив невиданный духовный опыт, экстатические переживания единства с Богом, знания о конце жизни и божественном ее начале, обретали веру в вечную жизнь и возвращались на родину «просветленными» (Shultes, 1939; Wasson, Wasson, 1957; Wasson, 1967; Wasson et al., 1978; Shultes, Hofmann, 1979; McKenna, 1992; Stamets, 1996; Hofmann, 1979a, b; Ruck, 1997; Sueur et al., 1999, 2000; Samorini, 2000; Nichols, 2004, Wittman et al., 2007). Фреска в старинной французской церкви в Пленкуро (13 век), изображающая Адама и Еву у Древа познания, напоминающего разветвленный мухомор, вдохновила Дж. Аллегро на написание книги «Священный гриб и крест» (Allegro, 1970). Рассуждения автора о роли галлюциногенных грибов, в частности, мухоморов, в развитии христианства вызвали недовольство церкви. Однако исследование грибов как интегральной части истории, культуры, религии и мифотворчества в жизни древних цивилизаций имеет право на существование.

Средневековую Европу сотрясали не только тяжелые эпидемии чумы, голод, но и эрготизм – массовые отравления многих тысяч

людей. Это заболевание было связано с употреблением хлеба и мучных изделий из зерна, зараженного грибом – спорыньей *Claviceps purpurea*, паразитирующем на ржи и других злаках. Болезнь, продолжавшаяся достаточно длительный период, проявлялась в двух клинических формах – гангренозной (получив название “огонь Святого Антония”) и судорожной, или конвульсивной (“злые корчи” или пляска Святого Вита). Эрготизм вызывается целым спектром нейротоксинов, среди которых эрготамин, дигидроэрготамин, эргоновин, эргокриптин, ЛСД (диэтиламид d-лизергиновой кислоты) и др. Поступая в организм человека с ежедневной пищей, они, в зависимости от дозы и преобладания того или иного токсина, вызывают мышечные сокращения, спазм сосудов, умственное расстройство, оглушенность, галлюцинации, бессоницу, болезненные тонические судороги, чередующиеся с эпилептиформными припадками, развитие сухой гангрены (вплоть до отторжения мягких тканей или целых конечностей в местах суставных сочленений). Если доза была не летальной, то симптомы отравления могли сохраняться до двух месяцев. Естественно, что продолжающийся в течение нескольких дней судорожный танец (конвульсивная форма), неадекватные реакции пострадавших, которых нередко считали одержимыми, привлекали к себе внимание инквизиции.

В древности спорынья использовалась как abortивное средство. В последнее время препараты, полученные из нее, применяются в медицине – в акушерстве, эндокринологии, для лечения мигрени, болезни Паркинсона, улучшения периферической циркуляции и церебральной функции при возрастных нарушениях (Hofmann, 1997a, b).

В 1938 г. в швейцарской фармакологической фирме “Сандоз” А. Хофман синтезировал из спорыньи ЛСД, планируя получить стимулятор кровообращения и дыхания (аналептик). Историю получения этого вещества и последующие глобальные последствия

этого открытия автор описал в своей книге "LSD – my problem child" ("ЛСД – мой трудный ребенок»). Галлюциногенные свойства ЛСД были открыты им случайно, через пять лет. После этого А. Хофманн стал проводить опыты над собой. Во время приема препарата он испытывал головокружение, беспокойство, нарушение зрения, симптомы паралича, желание смеяться, обморочные состояния, страх и отчаяние от того, что сходит с ума. Он описывал дьявольские превращения окружающего мира: "Демон, овладевший мной, завладел моим телом, сознанием и душой". Автор открытия обнаружил, что ЛСД ведет себя как психоактивное вещество с необычайными свойствами и силой, вызывая в сверхмалых дозах глубокие психические эффекты, и надеялся, что он найдет применение в фармакологии, неврологии и особенно, психиатрии. Однако, джин был выпущен из бутылки... И вместо этого, ЛСД, в 5-10 тыс. раз более активный, чем мескалин, стал широко использоваться не в биологических исследованиях и медицине, а как наркотик, который эпидемией охватил западный мир в конце 50-х годов 20 века. Многочисленные печальные последствия (психические срывы, несчастные случаи, преступления, убийства и самоубийства), вызванные злоупотреблением ЛСД, были связаны, прежде всего, не с токсичностью препарата, а с непредсказуемостью его психических эффектов и за счет дезориентирующего состояния, возникающего при интоксикации. Препарат "Делизид" (тарtrat диэтиламида D-лизергиновой кислоты), разработанный фирмой "Сандоз" для аналитической психотерапии, применялся под строгим медицинским контролем, для высвобождения давно забытых и вытесненных переживаний и создания психической релаксации, при тревожных состояниях и неврозах навязчивых состояний. Одним из медицинских применений ЛСД, затрагивающим этические вопросы, является его назначение умирающим онкологическим больным, состояние которых больше не облегчается обычными болеутоляющими препаратами. Уменьшение чувствительности к

боли, по мнению А. Хоффмана, возникало не из-за болеутоляющего эффекта ЛСД, а потому, что под его влиянием пациенты настолько отделены от своего тела, что физическая боль не проникает в их сознание. При помощи со стороны представителя духовенства или психотерапевта, направляющих мысли умирающих в религиозное русло, они приобретали на смертном одре важные прозрения относительно жизни и смерти, освобожденные от боли, в ЛСД экстазе, смирившиеся со своей судьбой, они встретили свой земной конец спокойно и без страха (Grof, Halifax, 1977; Hofmann, 1997a, b).

Первые документальные исследования "священных" (а именно псилоцибиновых) грибов Мексики были проведены этнографом Ж.Б. Джонсоном и этноботаником Р.Э. Шультесом в 1939 г. (Johnson, 1939; Shultes, 1939). Однако широкой общественности сведения о магических культах с использованием шляпочных грибов были неизвестны до первых работ в 1957 г. Р. Гордона Вассона, "отца" этномикологии. Его публикации об использовании псилоцибиновых грибов индейцами мацатеками в Оаксаке (Мексика) (как, впрочем, и последующие книги К. Кастанеды, Т. Маккены, Т. Лири) имели ошеломляющий успех и способствовали огромному притоку американских туристов в поисках шамана (духовного лидера) племени, который открыл Р. Вассону эту, идущую из глубины веков и тщательно хранимую в тайне, религиозную церемонию. Будучи банкиром и не имея специального образования, он прошел путь (не без помощи своей супруги, врача, русской по происхождению) от грибофоба до миколога-аматора. Благодаря его тесному сотрудничеству с антропологами, лингвистами, микологами, ботаниками, этнографами, химиками были накоплены и опубликованы результаты обширных этномикологических исследований (Heim, 1957; Wasson, Wasson, 1957; Heim, Wasson, 1958; Shultes, Hoffman, 1979; Ruck, 1997; Rudgley, 1998; Wasson, 1967; Wasson et al., 1978; Wittman et al., 2007). Согласно теории

Р.Г. Вассона, Мухомор красный (*Amanita muscaria*) был источником для приготовления легендарного наркотического напитка Сомы, воспетого в 120 гимнах древнейшего санскритского произведения Риг Веды, легшего в основу индуизма (Wasson, 1967). В свою очередь, мухомор также рассматривался как божество, а не священный проводник, позволяющий приблизиться к нему. Эту гипотезу опровергают другие исследователи, полагающие, что Сомы должна была обладать поистине невиданной галлюциногенной активностью и вызывать необыкновенные экстатические переживания, что абсолютно не характерно для психомиметического действия мухомора. Самому Р.Г. Вассону, несмотря на его глубокую убежденность, так и не удалось пережить «мухоморный» экстаз.

Род *Amanita*, помимо видов с нейротоксическими и психотропными свойствами (*A. muscaria*, *A. pantherina* и *A. citrina*), включает в себя виды с плазматоксическим и гепатотоксическим действием (*A. phalloides* – Бледная поганка, *A. verna* – Мухомор весенний, *A. virosa* – Мухомор вонючий и т.д.) (Chilton, Ott, 1976; Вассер, 1992). Плодовые тела *A. muscaria* и *A. pantherina* содержат мускарин, воздействующий на М-холинорецепторы, а *A. citrina* – буфотенин, которые при пероральном введении действуют только на периферическую нервную систему. Содержание буфотенина в *A. citrina* низкое – всего 7 г на 100 кг грибов, чем, по-видимому, и объясняется отсутствие данных о токсичности этого гриба. Главные компоненты, воздействующие на центральную нервную систему (ЦНС), у *A. citrina* – диметилтриптамин (ДМТ) и 5-метоксидиметилтриптамин (как и буфотенин, воздействуют на серотониновые рецепторы), у *A. muscaria* и *A. pantherina* – мусцимол и иботеновая кислота. Последняя хорошо проникает через гематоэнцефалический барьер (ГЭБ) и вызывает возбуждение нейронов, активируя глутаматные NMDA рецепторы и метаботропные глутаматные mGlu-рецепторы. Нейротоксичность иботеновой кислоты связывают с ее действием именно на NMDA рецепторы, активация которых

вызывает возбуждение нейронов, увеличивает уровень Ca^{2+} в клетках и в конечном итоге приводит к гибели пирамидных нейронов гиппокампа. Учитывая тот факт, что глутамат является основным передатчиком в церебральной коре, можно предположить, что нарушение глутаматергической передачи при действии токсических нейротропных веществ грибов *A. muscaria*, *A. pantherina* и *A. citrina* лежит в основе таких психических расстройств, как перемежающаяся истерия, чередование дремоты и возбуждения с галлюцинациями, и гиперкинезов. Поскольку при пищевом отравлении этими видами мускарин и буфотенин не проходят через ГЭБ, то психомиметические и галлюциногенные эффекты связывают с действием иботеновой кислоты, мусцимола, ДМТ и 5-МеО-ДМТ, которые через него проникают (Moldavan et al., 1999; 2000; Молдаван, Гродзинская, 2002; Молдаван и др., 2002).

Действие аманитальных нейротоксинов отличается большим разнообразием и может вызвать истерию, эйфорию, иллюзии, галлюцинации, а также сонливость, депрессию, атаксию, замешательство, ощущение большой силы или недостатка координации, конвульсии. Иногда при этом поражаются моторные системы, что напоминает затянувшийся эпилептический припадок (Шиврина, 1965; Hobbs, 1996; Молдаван, Гродзинская, 2002). В случае высокого содержания парасимпатического яда - мускарин, в клинике отравления преобладает мускариновый синдром – тошнота, рвота, боли в животе, потливость, слюноотделение и слезотечение.

Использование Мухомора красного в ритуально-обрядовой практике различных стран мира (в том числе в культуре майя) также хорошо известно (Wasson, Wasson, 1957; Wasson et al., 1978; Guzman, 2001, 2003; Vetulani, 2001). *Amanita muscaria* – легендарный гриб викингов и сибирских шаманов (Богораз, 1991; Saar, 1991a, b). Существует мнение, что мусцимол повышает выносливость и физическую силу, за что его особенно ценили викинги. Они поедали мухоморы, придававшие им бодрость и

позволявшие совершать многодневные переходы. Но времена, когда объевшийся мухоморами и впавший в буйство берсерк мог справиться с 20 пешими или 10 конными воинами, а затем быть отверженным из-за глубокой депрессии и психических расстройств, канули в глубь веков. Современному взрослому среднестатистическому европейцу достаточно и половинки шляпки *A. muscaria*, чтобы получить тяжелое отравление с тошнотой, рвотой, диареей, слюно- и слезотечением, судорогами, галлюцинациями. Действие мухоморов на человека неоднократно описано в специальной научной и художественной литературе. Примером мухоморной интоксикации может служить описание, приведенное в романе О.В. Пелевина "Generation "П":

« Татарский чувствовал, что его мысли полны такой силы, что каждая из них – это пласт реальности, равноправный во всех отношениях с вечерним лесом, по которому он идет. Разница была в том, что лес был мыслью, которую он при всем желании не мог перестать думать. С другой стороны, воля почти никак не участвовала в том, что происходило в его уме. Как только он подумал о смешении языков, ему стало ясно, что воспоминание о Вавилоне и есть единственный возможный Вавилон: подумав о нем, он тем самым вызвал его к жизни. И мысли в его голове, как грузовики со стройматериалом, понеслись в сторону этого Вавилона, делая его вещественнее и вещественнее».

Традиция употребления мухоморов хорошо известна у народов Сибири (коряков, чукчей, хантов, манси, камчадалов, остяков, ительменов, якутов, юкагиров, обских угров) (Богораз, 1991; Шаповалов, 2001; Saar, 1991a, b). По мнению А.В. Шаповалова, речь идет о двух различных моделях их использования: на северо-востоке – профанная, когда мухоморы могут пробовать практически все члены сообщества, и в Западной Сибири – сакральная, где мухоморы потребляют только отдельные лица и строго ритуально (Шаповалов, 2001). В ритуально-обрядовых целях их в основном

употребляли шаманы и вожди племен. Остальные могли довольствоваться питьем их мочи, которая содержала галлюциногенные вещества в достаточном количестве даже после 4-5-кратного пропускания через организм. Поедание мяса северных оленей, любящих полакомиться мухоморами, также может вызвать психические нарушения. В.Г. Богораз (1991) описал три стадии мухоморного опьянения у чукчей. На первой стадии (характерной для молодых) наступает приятное возбуждение, беспричинная шумная веселость, развивается ловкость и физическая сила. На второй стадии (часто у стариков) появляются галлюциногенные реакции, люди слышат голоса, видят духов, окружающая реальность приобретает для них иное измерение, предметы кажутся непомерно большими, но они все еще осознают себя и нормально реагируют на привычные бытовые явления, могут осмысленно отвечать на вопросы. Третья стадия (самая тяжелая) - когда человек входит в состояние измененного сознания и полностью теряет связь с окружающей реальностью, находится в иллюзорном мире духов и под их властью, но он долгое время активен, передвигается, говорит, после чего наступает тяжелый наркотический сон. Считается, что до "внедрения" водки, для народов Сибири мухоморы были единственным дурманящим средством. Ф. Фести и А. Бьянчи (Festi, Bianchi, 1985) кроме первой стадии, в которой преобладают атаксия, тошнота и рвота, выделяют вторую - собственно психомиметического действия и третью - с галлюцинациями, нарушениями координации. Наибольший "интерес", по мнению этих авторов, вызывает вторая стадия, когда яркие красочные сны сочетаются с одновременным очень ясным осознанием всего окружающего. Принимающие грибы могли впоследствии описать каждый звук или действие, возникавшее во время эксперимента, и в то же время они ощущали себя спящими, на этой стадии они переживали удивительный контакт с кем-то внутри себя. Беседа со своим внутренним голосом помогает человеку разобраться в себе,

понять свое место в жизни и это осознание остается надолго. Такая достаточно восторженная позиция в отношении мухоморов ни в коем случае не должна быть принята за истину в последней инстанции, далеко не у всех «мухоморные» опыты проходят безобидно и гладко, а «общение» с представителями рода *Amanita*, среди которых много смертельно ядовитых видов таких, как *A. phalloides* (Бледная поганка), *A. virosa* (Мухомор вонючий), *A. verna* (Мухомор весенний), *A. pantherina* (Мухомор пантерный) и др. заканчивается трагично. Ввиду того, что последствия приема красных мухоморов, как и псилоцибиновых грибов, абсолютно непредсказуемы, родилась легенда о том, что некоторых «избранных» гриб «любит» и дарит им незабываемый трансцендентальный опыт, а «отвергнутые» грибом потом долго страдают от жестоких болей в животе и рвоты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Психоделические вещества, распространенные в грибах различных систематических групп, структурно подобны основным нейромедиаторам, в частности серотонину, чем и объясняется, в конечном счете, их воздействие на ЦНС человека. Галлюциногенные грибы, учитывая их безусловное и мощное воздействие на психику человека, представляют собой ценный объект для разработки новых фармакологических препаратов, применяемых в психиатрии.

Кажущаяся безопасность употребления «магических» грибов по сравнению с другими наркотиками привела к широкому и практически бесконтрольному распространению их среди молодежи. Данные исследований свидетельствуют о том, что их употребление приводит к многофокусной демиелинизации нервных волокон, устойчивым расстройствам психики, вызывает изменения во многих внутренних органах, связанные с гемомикроциркуляторными расстройствами и внутриклеточными дистрофиями, оказывает

токсическое влияние на деятельность сердца, печени, почек, на нейроны гипоталамуса, неокортекса и гиппокампа.

Наиболее частая причина смертельных исходов, связанных с употреблением нейротропных грибов (как и других галлюциногенов), объясняется не их токсичностью, а неадекватным, ведущим к травмам, агрессивным, суицидальным поведением.

Таинственность, окружающая “волшебные” грибы, связана не с самими грибами, химический состав которых достаточно хорошо изучен, а с тайнами человеческого сознания. Непознанные до настоящего времени механизмы деятельности мозга, неустановленные закономерности между биохимическими процессами, происходящими в клетках под влиянием грибных галлюциногенов и теми фантастическими картинами, которые порождаются измененным сознанием, и есть причины магического и мистического восприятия психотропных грибов.

II. ИССЛЕДОВАНИЕ НЕЙРОТРОПНЫХ ЭФФЕКТОВ ЭКСТРАКТОВ НЕКОТОРЫХ ДИКОРАСТУЩИХ И КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ГРИБОВ

В последние годы в мире все большее значение приобретают лекарственные препараты грибного происхождения (Wasser, Weis, 1999; Ikekawa, 2001; Wasser, 2009, 2010). Использование их противораковых, антиоксидантных, иммуномоделирующих, радиопротекторных, антистрессовых свойств, особенно для борьбы с онкологическими заболеваниями, не может оставить без внимания их потенциальное нейротропное действие, учитывая роль нервной системы в регуляции трофических функций. К настоящему времени накоплены некоторые сведения о психотропном и нейротропном действии грибов, частично исследовано действие отдельных веществ, выделенных из плодовых тел, таких как мускарин, мусцимол, иботеновая кислота, псилоцибин и др. (Шиврина, 1965;

Baccер, 1992; Heim, 1963; Chilton, Ott, 1976; Bresinsky, Besl, 1985; Saar, 1991a,b; Hobbs, 1996; Tupalska-Wilczynska et al., 1997; Moldavan et al., 1999-2002; Sewell, 2006; Gonzalez-Maeso et al., 2007; 2008; Gonzales-Maeso, Sealfon, 2009; Cunningham, 2008). В китайской народной медицине *Boletus edulis*, в частности, используется при люмбаго, болях в ногах, онемении, тетании. Препараты *Armillariella mellea*, улучшающие кровоснабжение мозга и сердца, применяют для лечения головокружений, неврастении, бессоницы, шума в ушах, эпилепсии, онемении (Hobbs, 1996). Препараты *Hericium erinaceus* используются для предотвращения и улучшения состояний при болезни Альцгеймера, а также в спортивной медицине – для приготовления тонизирующего напитка (Mizuno, 1999). При всем разнообразии нейротропных воздействий макромицетов на человеческий организм функциональные изменения нервной системы, являющиеся основой описанных эффектов, изучены недостаточно.

Каждому виду гриба свойственна определенная, характерная лишь для него, совокупность биологически активных веществ (БАВ), на количественное содержание которых, в свою очередь, влияет ряд факторов: биологических, метеорологических и географических. Комплексное действие БАВ, безусловно, отличается от действия отдельных компонентов. В связи с этим, определенный интерес вызывают исследования непосредственного влияния экстрактов базидиальных грибов на активность нервных клеток теплокровных животных, находящихся в искусственной питательной среде, что позволяет исключить влияние других функциональных систем организма и исследовать действие экстрактов на нейроны при отсутствии гематоэнцефалического барьера.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования. Объектом исследования были нейроны гиппокампа (древняя кора), принадлежащие к лимбической системе головного мозга, тесно связанной с регуляцией вегетативных и мотивационно-эмоциональных реакций, с процессами памяти и другими психическими функциями (Виноградова, 1975). Особенностью этой структуры является чрезвычайная чувствительность к изменению состава межклеточной жидкости, которая существенно выше, чем у нейронов неокортекса и мозжечка (Артеменко, Герасимов, 1983). Помимо этого, пирамидные нейроны зоны CA1 гиппокампа являются наиболее удобным тест-объектом для исследования действия нейротропных и нейротоксичных веществ грибов еще и потому, что они обладают чрезвычайно широким набором рецепторов: более чем 10 различными подтипами серотониновых рецепторов, ионотропными (NMDA- AMPA-) и metabotropic (mGlu-) glutamate рецепторами, холинорецепторами, ГАМК_A - и ГАМК_B - рецепторами, дофаминовыми и адренорецепторами (Scholz, 1994; Andrade, 1998; Marino et al., 1998; Moldavan et al., 2001).

Приготовление срезов мозга и проведение экспериментов.

Операции на животных выполняли согласно Этическому кодексу международных научных обществ по проведению экспериментов на животных (Гигаури и др., 1988). Белых крыс (Wistar), весом 150 г, анестезировали эфиром, декапитировали, мозг быстро извлекали в охлажденной до 0-3 °С ИЦСЖ. Срезы мозга толщиной 400 мкм размещали в ИЦСЖ (искусственной цереброспинальной жидкости) следующего состава (в мМ): NaCl – 124,0; KCl – 3,0; MgSO₄ – 2,0; KH₂PO₄ – 1,2; CaCl₂ – 2,0; NaHCO₃ – 20,0; глюкоза – 25,0; pH – 7,4 - после насыщения жидкости карбогеном (95%O₂ + 5% CO₂). После преинкубации в течение 4–6 часов в ИЦСЖ при температуре 30° С,

срезы переносили в рабочую проточную камеру. Импульсную активность отдельных нейронов пирамидного слоя гиппокампа (зоны CA1) внеклеточно регистрировали во время пропускания ИЦСЖ и аппликации грибных экстрактов, подготовленных на основе ИЦСЖ, с последующей отмывкой. Скорость протекания раствора составляла 2 мл/мин. Температуру раствора поддерживали на уровне 30°C. Импульсную активность отводили внеклеточно с помощью стеклянных микроэлектродов, заполненных 3 М раствором NaCl, сопротивление кончиков которых составляло 5-12 Мом. Потенциалы действия, которые отводили от нейрона, выделяли с помощью амплитудного дискриминатора, преобразовывали в стандартные импульсы и в виде импульсного потока обрабатывали на компьютере, используя программы Spike (анализ импульсного потока, Ин-т физиологии им. А.А. Богомольца НАН Украины, Киев) и Origin 5.0 (графическая обработка, OriginLab Corp. Northampton, MA, USA), осуществляя статистическую обработку данных с отображением результатов в графическом виде (графики и гистограммы средней частоты импульсной активности). Фоновую активность нейронов регистрировали в течение 3-4 мин, раствор, содержащий грибной экстракт, апплицировали в течение 2-4 мин, отмывку производили на протяжении 10-30 мин (иногда до 1 ч). Анализируя данные, исключали реакции нейронов, импульсная активность которых после тестирования снижалась и не восстанавливалась во время отмывки. Импульсную активность отдельных нейронов регистрировали на протяжении 1,5 – 2 ч.

Получение грибных экстрактов. Для получения экстрактов измельченные плодовые тела 16 видов базидиомицетов - *Amanita muscaria* (Мухомора красного), *A. citrina* (Мухомора лимонного), *A. pantherina* (Мухомора пантерного), *A. phalloides* (Бледной поганки), *A. rubescens* (Мухомора краснеющего), *Psilocybe cubensis*

(Псилоцибе кубинской), *Boletus edulis* (Белого гриба), *B. badius* (Польского гриба), *Lentinus edodes* (Шиитакэ), *Hericium erinaceus* (Гериция гребенчатого), *Armillariella mellea* (Опенка осеннего), *Piptoporus betulinus* (Березовой губки), *Lactarius turpis* (Груздя черного), *Stropharia aeruginosa* (Строфарии сине-зеленой), *Huophiloma fasciculare* (Опенка серно-желтого ложного) и *Calvatia utriformis* (Головача мешковатого) заливали этанолом (96%) в весовом соотношении 1:10 (для сухих) и 1:2 (для свежих грибов). Через 10 дней этанольный экстракт отделяли от нерастворимой части. В зависимости от гигроскопичности разных видов грибов выход экстракта составлял 43-90% от исходного количества этанола. Этанольный экстракт выпаривали до 1% от исходного объема при температуре не более 35° С, затем добавляли дистиллированную воду, доводя объем раствора до исходного. В результате получали экстракт, концентрацию которого принимали за 100%. Добавляя к экстракту ИЦСЖ, получали разведения нужной концентрации (0,5%, 1% и т.д.). Настоящая концентрация БАВ, входящих в состав экстракта в пересчете на сухой вес, безусловно, была ниже. Предполагая, что максимально этанол может извлечь из грибов 100% БАВ, реальную их концентрацию можно рассчитать для видов, химический состав которых приведен в литературе. Следует отметить, что содержание этанола в применяемых экстрактах не превышало 0,01% и не вызывало изменений в импульсной активности нейронов.

Применявшиеся препараты. Для выявления типов рецепторов нервных клеток, которые активировались при аппликации экстрактов, использовали следующие блокаторы синаптической передачи: блокатор 5-HT₂/5-HT_{1C} серотониновых рецепторов – ритансерин (100 мкМ), который сначала разводили в DMSO (dimethyl sulfoxide, Sigma), а затем в ИЦСЖ; блокатор ГАМК_A-

рецепторов – бикикуллин (10 мкМ, Sigma), блокатор М-холинорецепторов – атропин (100 мкМ), блокаторы NMDA-рецепторов: амантадин (20 мкМ, PK-Merz), DL-2-amino-4-phosphonobutric acid (AP-4, 100 мкМ, Sigma) и кетамин (100 мкМ). В работе также использовали L-глутаминовую кислоту (100 мкМ, Sigma), γ -аминомасляную кислоту (ГАМК, 300 μ М, Sigma) и серотонин – 5-hydroxytryptamine (5-НТ, 100 μ М, Sigma). Применяемые в эксперименте вещества разводили в ИЦСЖ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучена импульсная активность 282 фоновоактивных нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа при аппликации экстрактов 16 видов высших базидиальных грибов. Количество нейронов, импульсная активность которых отводилась при аппликации экстрактов, и характер ответов, полученных для каждого вида гриба, приведены в табл. 1. Концентрация тестируемых экстрактов разных видов грибов составляла 1% - 10% концентрации исходного экстракта (см. метод). Соответственно, для *Amanita muscaria*, *A. pantherina*, *A. phalloides*, *A. citrina*, *A. rubescens* – 1%, *Armillariella mellea*, *Hypholoma fasciculare*, *Boletus badius*, *B. edulis*, *Lactarius turpis*, *Stropharia aeruginosa*, *Piptoporus betulinus*, *Calvatia utriformis* – 2-4%. *Lentinus edodes*, *Psilocybe cubensis* – 2-8%, *Hericiium erinaceus* – 1-10%.

Действие экстрактов на нейроны анализировали с помощью гистограмм средней частоты импульсной активности (Рис. 1).

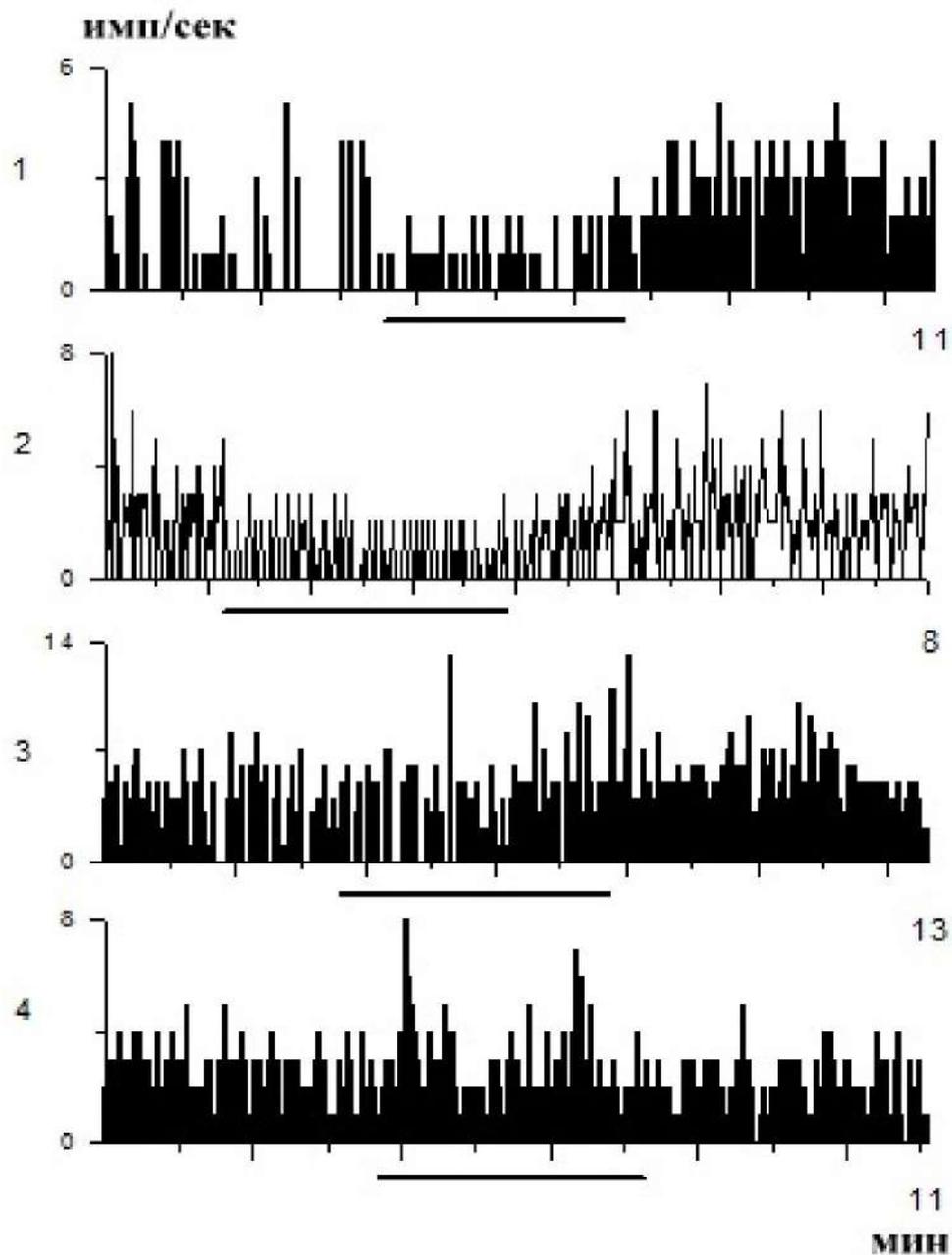


Рис. 1. Гистограммы изменений средней частоты импульсной активности нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа при введении экстрактов *Lentinus edodes* (1), *Armillariella mellea* (2, 3), *Hypholoma fasciculare* (4): ОХ – время, мин, ОУ – частота разрядов нейрона, имп/с; линия под ОХ – время аппликации экстракта; концентрация экстракта – 1, 2, 3 – 2%, 4 – 1%

Таблица 1. Характер реакций нейронов гиппокампа и типы рецепторов нервных клеток, активируемых при аппликации грибных экстрактов

Вид гриба	N	Количество нейронов (%), проявивших при аппликации экстрактов реакции				Типы рецепторов, которые активировались при аппликации грибных экстрактов**				Угнетающее действие экстрактов на глутаматную передачу
		возбуждения	торможения	возбуждения и торможения	не реагировали	M-холинорецепторы (A)	NMDA-рецепторы (B)	ГАМК _A -рецепторы (C)	Серотониновые 5-HT ₂ /5-HT _{1C} Рецепторы (D)	
<i>Amanita muscaria</i>	12	7(58%) (A,B)	2(17%)	3(25%)	-	+	+			+
<i>Amanita pantherina</i>	12	8(67%) (A,B)	3(25%)	-	1(8%)	+	+			+
<i>Amanita citrina</i>	16	4(25%) (A)	7(44%)	5(31%)	-	±		-		+

<i>Amanita rubescens</i>	13	9(69%) (A,B)	3(23%) (A)	1(8%)	-	+	+			-
<i>Amanita phalloides</i>	3	-	-	-	3 (100%)					+
<i>Psilocybe cubensis</i>	50	2(4%)	38(76%) (D)	-	10 (20%)	-	-	***	+	+
<i>Lentinus edodes</i>	28	4(14%)	12(43%)	-	12 (43%)			+	+	
<i>Hericium erinaceus</i>	110	9(8%)	61(56%) (E,F)	7(6%) (E,F)	33 (30%)					±
<i>Boletus edulis</i>	1		1							
<i>Boletus badius</i>	7		7(5*)							
<i>Armillariella mellea</i>	5	1	2(1*)	1	1					

<i>Piptoporus betulinus</i>	2	1	1							
<i>Lactarius turpis</i>	2	2								
<i>Hypholoma fasciculare</i>	10	2	7(4*)		1					
<i>Stropharia aeruginosa</i>	8	2	6(5*)							
<i>Calvatia utriformis</i>	3		1		2					

N- количество зарегистрированных нейронов; * - количество нейронов, импульсная активность которых снижалась во время действия экстрактов и не восстанавливалась после отмывки; ** - активирующее действие экстрактов на: А) М-холинорецепторы; В) NMDA-рецепторы; С) ГАМК_A-рецепторы; D) серотониновые 5-HT₂/5-HT_{1C} рецепторы; E) апамин-чувствительный Са-активируемый K⁺- ток; F) апамин-нечувствительный медленный Са-активируемый K⁺ - ток; ***возможное модулирующее действие на рецепторы.

Для удобства сравнения полученных результатов изменения импульсной активности разных нейронов фоновую среднюю частоту импульсной активности принимали за 100%, а ее изменения при аппликации экстракта и отмывке отражали в % по отношению к уровню фона. Каждому виду гриба соответствовал график, на котором приведены кривые для отдельных аппликаций экстрактов (Рис. 2).

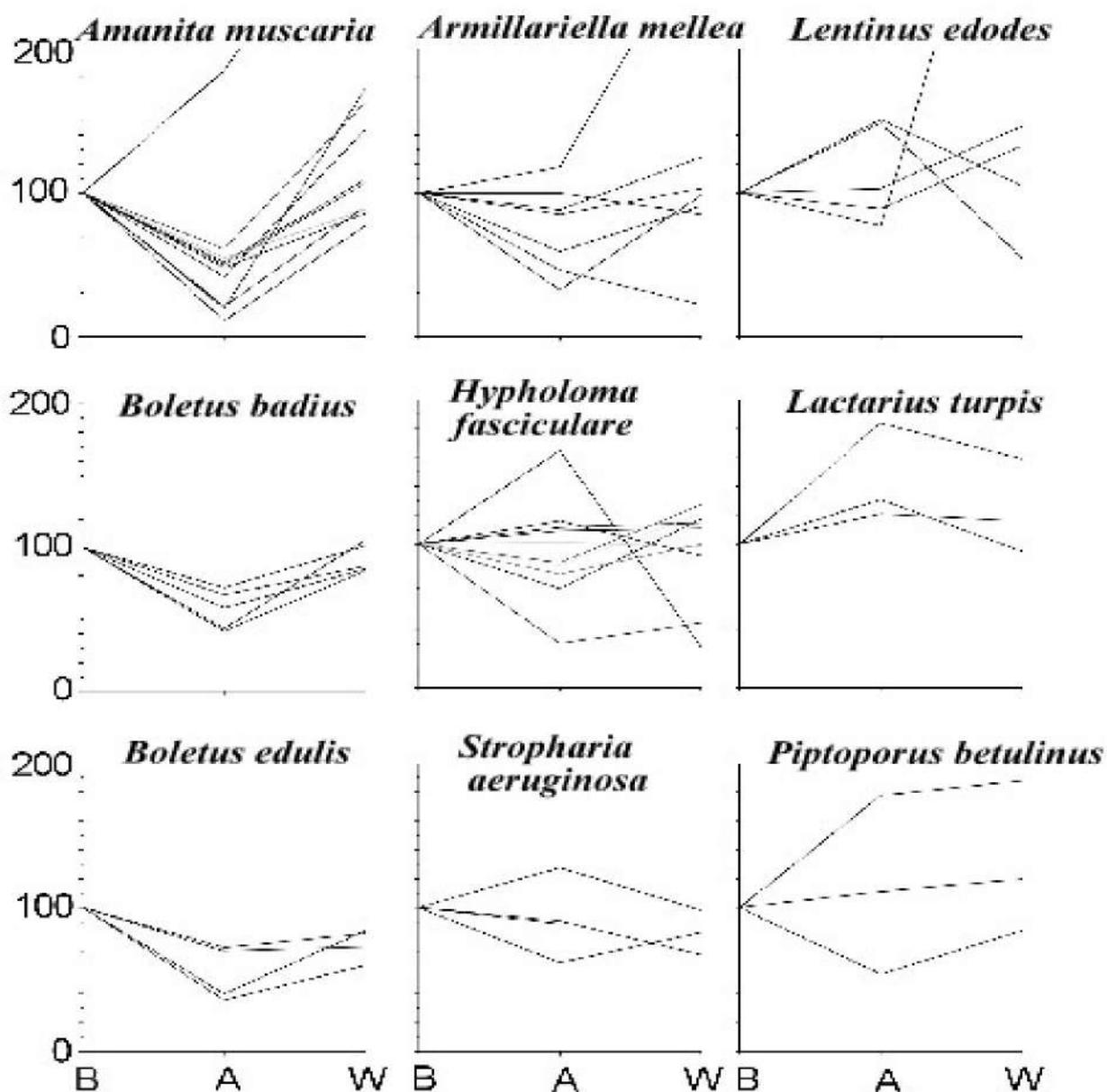


Рис. 2. Графики изменения средней частоты импульсной активности нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа при аппликации экстрактов плодовых тел: А - аппликация экстракта, В - фоновое значение активности, W - отмывка

Реакция нейрона считалась достоверной, если изменения частоты его разрядов превышали $\pm\sigma$ от среднего уровня фоновой активности. Возбудительный или тормозный характер реакции в основном не был связан с уровнем концентрации экстракта. У некоторых нейронов при аппликации экстрактов *H. fasciculare*, *S. aeruginosa*, *B. badius* импульсная активность снижалась и не восстанавливалась во время отмывки, несмотря на то, что срезы мозга оставались жизнеспособными и в них сохранялись нейроны, генерирующие импульсные разряды. Подобные реакции не учитывали, хотя нельзя исключить и возможность токсического действия некоторых экстрактов на отдельные нейроны. По типу ответов нейронов на введение экстрактов исследуемые виды макромицетов можно разделить на три группы:

- 1) при аппликации экстрактов наблюдается возбуждение нейронов (*L. turpis*);
- 2) возбуждение, или торможение (*S. aeruginosa*, *H. fasciculare*, *P. betulinus*, etc.);
- 3) хорошо выраженные тормозные реакции (*P. cubensis*, *B. badius*, *A. mellea*, *B. edulis* и *L. edodes*).

При аппликации экстрактов у большинства исследованных видов возбудительная или тормозная реакция возникала только в течение действия экстракта. В первой серии опытов (рис. 2) наиболее яркие и продолжительные реакции наблюдались при воздействии экстрактов *A. muscaria*. После окончания аппликации экстракта данного вида, реакции нейронов продолжались достаточно длительный период времени – 6-12 мин. Следует отметить, что у некоторых видов (*A. mellea*, *L. edodes*, *P. betulinus*) наблюдалось возбуждение нейронов уже после действия экстрактов, во время отмывки.

В целом, можно утверждать, что исследованные виды в большей или меньшей степени проявляли нейротропное воздействие. Даже экстракты как традиционно употребляемых в пищу, так и лекарственных грибов могут изменять импульсную активность при непосредственном контакте с нервной тканью. Ниже приведены

результаты исследований для отдельных видов грибов:

Lentinus edodes. Изучение действия экстрактов из сухих и свежих плодовых тел (Рис. 3), а также биомассы *L. edodes* показало, что экстракты, независимо от их происхождения, вызывали торможение импульсной активности в 43% случаев, в 4% случаев наблюдали незначительное возбуждение нейронов и 43% нейронов не реагировали на введение экстрактов вообще. Применение различных типов антагонистов синаптической передачи для определения типов рецепторов нервных клеток, активирующихся во время аппликации экстрактов *L. edodes*, показало, что ритансерин (блокатор 5-HT₂/5-HT_{1C} серотониновых рецепторов) и бикикуллин (блокатор ГАМК_A-рецепторов) существенно снижали тормозный эффект экстрактов данного вида, что может свидетельствовать о наличии в них веществ, активирующих (модулирующих) серотониновые и ГАМК_A - рецепторы (Moldavan et al., 2002) (Рис. 4).

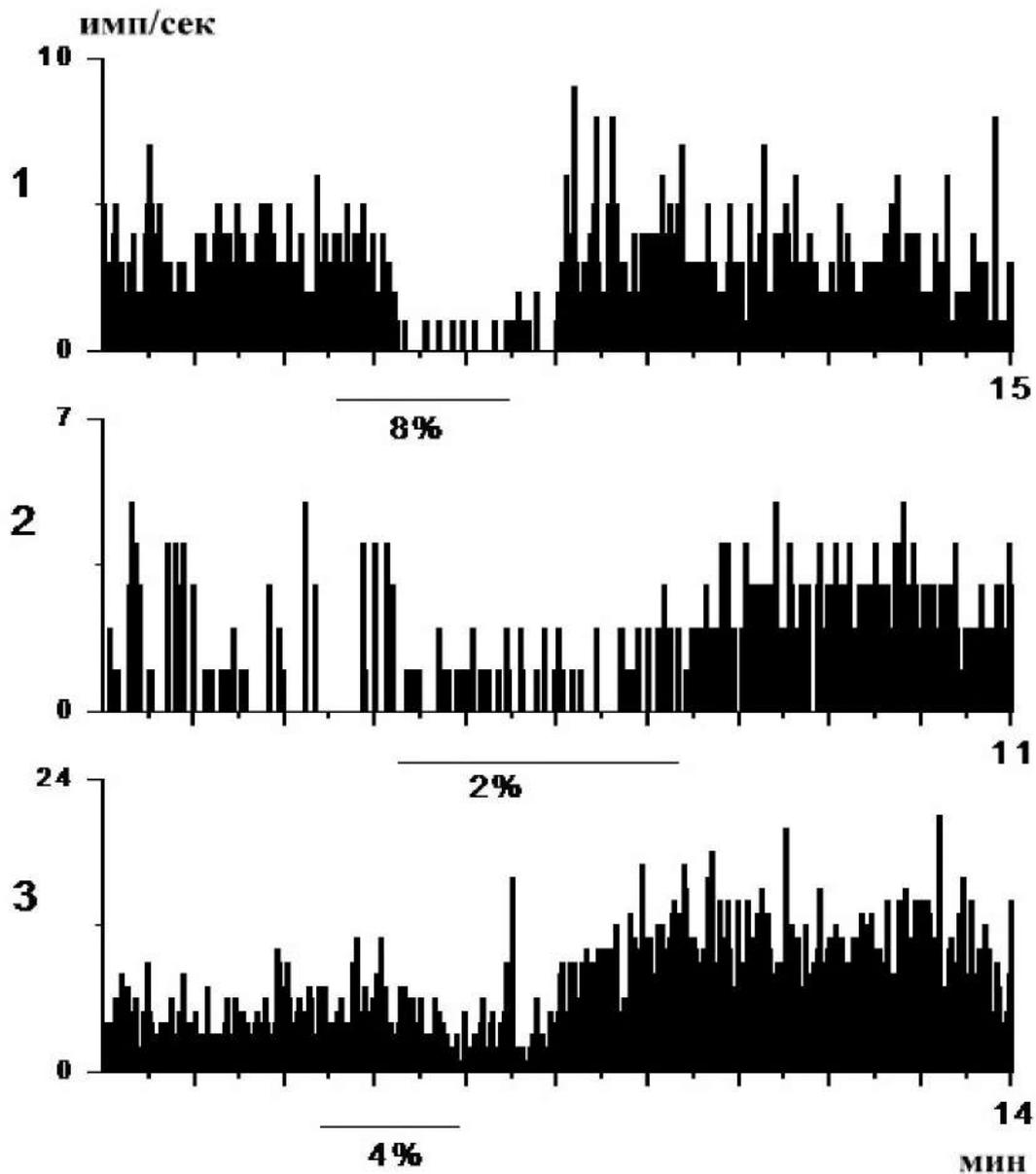


Рис. 3. Гистограммы изменения средней импульсной активности нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа под воздействием экстрактов *Lentinus edodes*, полученных из сухих (1, 2) и свежих плодовых тел (3): ОХ – время, мин; ОУ – частота разрядов нейрона, имп/сек; линия под ОХ – время аппликации и концентрация экстракта, %

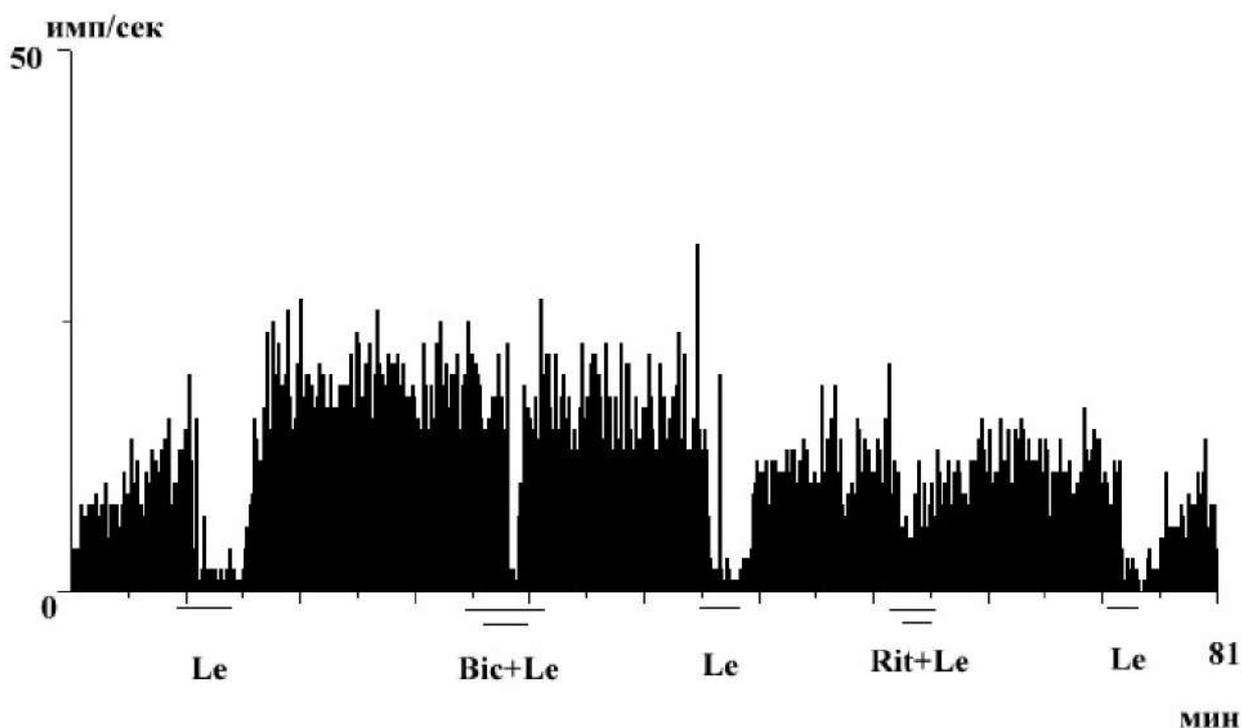


Рис. 4. Изменение частоты импульсной активности нейрона пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа под воздействием экстракта *Lentinus edodes* и при действии антагонистов синаптической передачи: Le – *Lentinus edodes* (8% экстракт), Bic – бичукуллин (10 мкМ/л, антагонист ГАМК_A-рецепторов), Rit – ритансерин (100 мкМ/л, антагонист серотониновых 5-HT₂/5-HT_{1C} рецепторов), Bic+Le и Rit+Le – аппликация экстракта при воздействии бичукуллина и ритансерина, соответственно. ОХ – время, мин; ОУ – частота разрядов нейрона, имп/с; линия под ОХ – время аппликации экстракта и антагонистов синаптической передачи

Hericium erinaceus. Импульсная активность тормозилась пропорционально концентрации экстракта *H. erinaceus* и восстанавливалась при отмывке у 34-90% нейронов (из 110 зарегистрированных) в зависимости от способа получения экстракта (с помощью этанола, эфира или в виде отвара) (Moldavan et al., 2007) (Рис. 5-7). Экстракт *H. erinaceus* подавлял возбуждательные реакции, вызванные введением L-глутамата. Применение блокаторов синаптической передачи показало, что торможение импульсной активности при аппликации экстракта не было вызвано ни активацией ГАБА_A, 5HT₂/5-HT_{1C} серотониновых, ни М- или N-холинорецепторов.

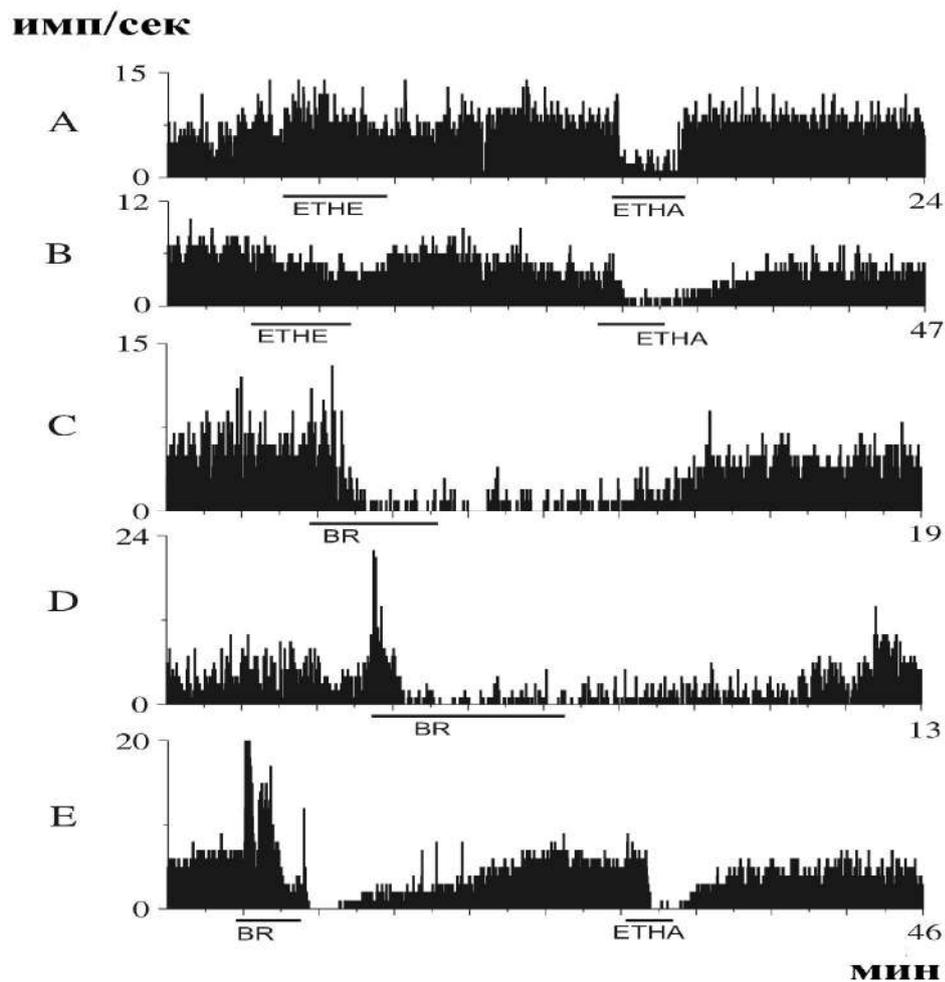


Рис. 5. Сравнение нейронных реакций (пирамидный слой зоны CA1 гиппокампа) на аппликацию этанольного (ETHA), эфирного (ETHE) и водного (BR) экстрактов *Hericium erinaceus*. Гистограммы средней частоты импульсной активности одиночных нейронов: А, В – эффект ETHA и ETHE на один и тот же нейрон; С, D – тормозная реакция и сложная возбуждительно-тормозная реакция при аппликации BR, соответственно; Е – эффект BR и ETHA на один и тот же нейрон (концентрация экстракта – 8%). ОХ – время, мин; ОУ- частота разрядов нейрона, имп/сек. Линии под ОХ – продолжительность введения экстракта.

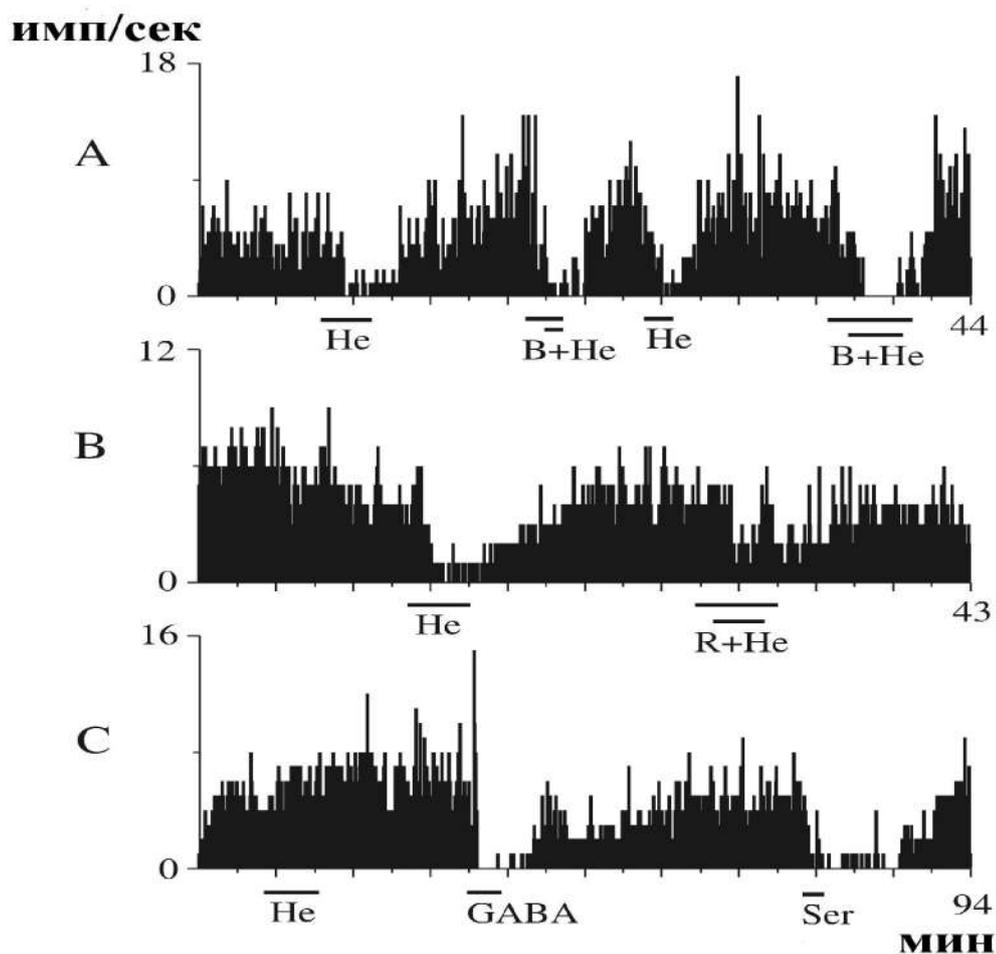


Рис. 6. Нейронные реакции на аппликацию экстракта *Hericium erinaceus* и при действии антагонистов и агонистов синаптической передачи. А - С - реакции трех нейронов пирамидного слоя зоны СА1 гиппокампа на аппликацию экстракта *Hericium erinaceus* (He) (концентрация экстракта - 8%), В - бикикуллин (10 μ М, антагонист ГАМК_А рецепторов), R - ритансерин (100 μ М, антагонист 5-НТ₂/5-НТ_{1С} серотониновых рецепторов), GABA - ГАМК (300 μ М, γ -аминомасляная кислота), Ser - серотонин (100 μ М, 5-hydroxytryptamine (5-НТ)), В+He - аппликация экстракта на фоне бикикуллина, R+He - аппликация экстракта на фоне ритансерина. ОХ - время, мин; ОУ - частота разрядов нейрона, имп/с; линия под ОХ - время аппликации экстракта, агонистов и антагонистов синаптической передачи

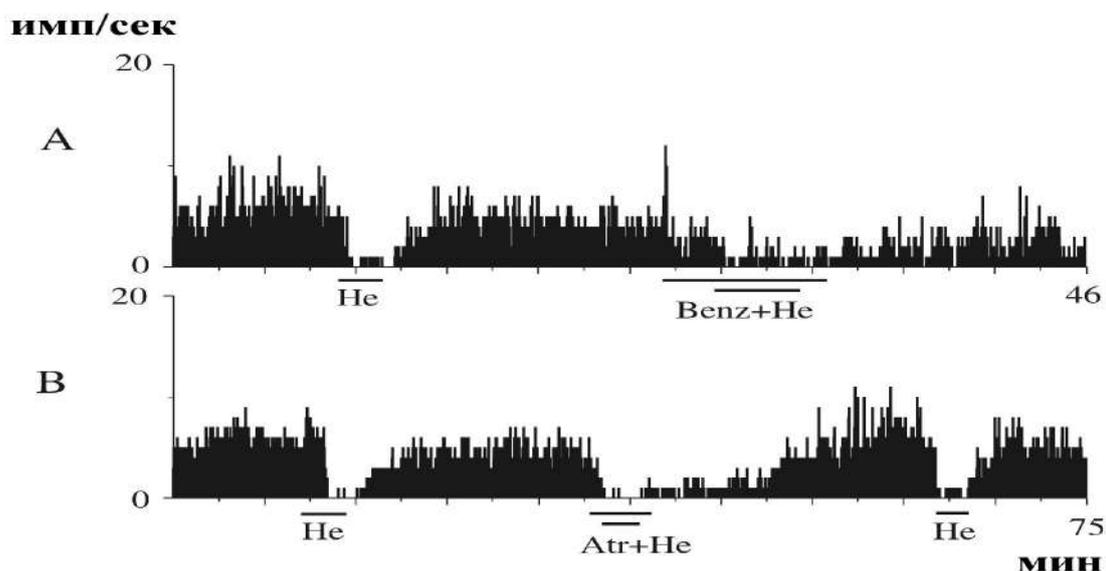


Рис.7. Действие атропина и бензогексония (Benz) на тормозные реакции, вызванные введением экстракта *Hericium erinaceus* у одного и того же нейрона пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа. А, В – ответы двух нейронов на аппликацию: экстракта *Hericium erinaceus* (He) (концентрация экстракта – 8%); Benz+He – аппликация экстракта на фоне Benz (1,7 mM, антагонист N-холинорецепторов); Atr+He – аппликация экстракта на фоне атропина (Atr, 100 μ M) – антагониста M-холинорецепторов. ОX – время, мин; ОУ – частота разрядов нейрона, имп/сек; линия под ОX – время аппликации экстракта и антагонистов синаптической передачи

Было установлено, что торможение импульсной активности было вызвано гиперполяризацией клеточной мембраны при аппликации экстракта. Гиперполяризация сопровождалась усилением чувствительности к апамину Ca-активируемого K^+ -тока, однако не вызывалась возрастанием входящего выпрямленного K^+ -тока или изменением активируемых гиперполяризацией катионных токов. Экстракт оказывал свое действие в присутствии тетродотоксина, что свидетельствует об эффекте экстракта на постсинаптическую мембрану. Введение экстракта не подавляло биохимические процессы клеточного дыхания, и он не влиял на регенерацию нейронов и глиальных клеток

мозжечка и гиппокампа, не влиял на рост нервных клеток *in vitro*, в то же время не был токсичным и не вызывал нарушений в клетках (рис. 8). Было установлено, что 10% экстракт *H. erinaceus* обладает нейротрофическими свойствами, улучшая процесс миелинизации в зрелых миелинизированных волокнах (Kolotushkina et al., 2003; Moldavan et al., 2007).

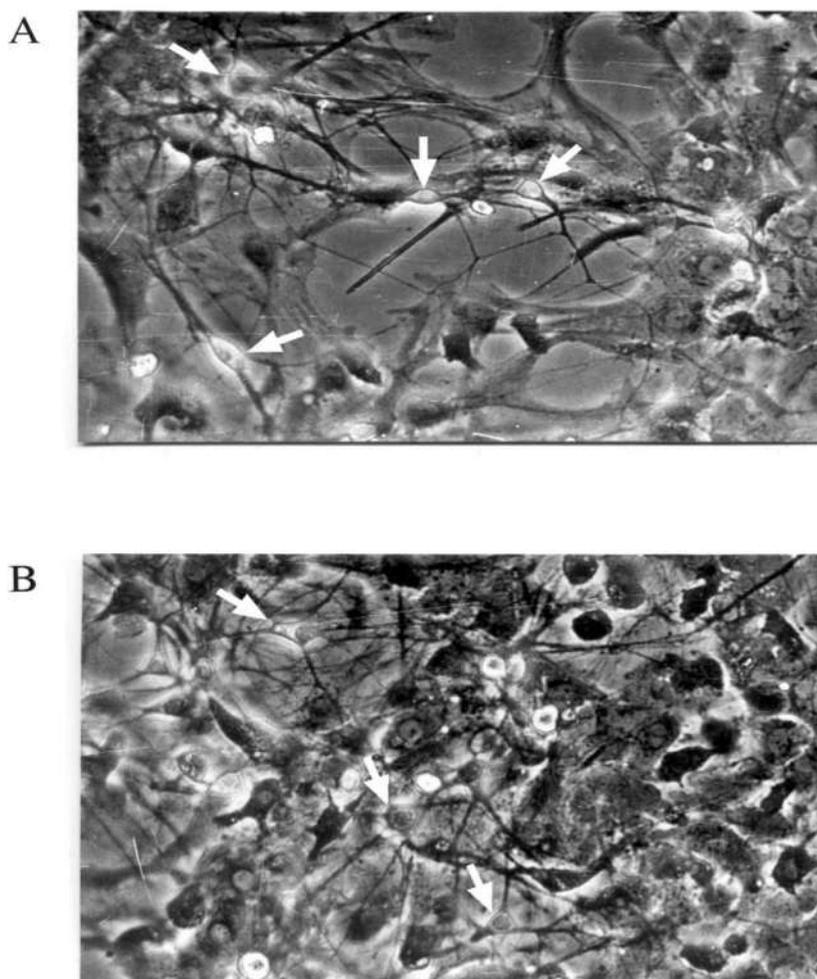


Рис. 8. 12-суточная культура клеток гиппокампа (А) и мозжечка (В) при добавлении экстракта *Hericium erinaceus* (фазово-контрастная микроскопия, увеличение x 200)

Виды рода *Amanita*. Не случайно, особый интерес вызывает изучение нейротропного действия видов рода *Amanita*, так как многие его представители содержат вещества с выраженными психотропными и нейротоксическими свойствами. Плодовые тела *A. muscaria* и *A. pantherina* содержат мускарин, а *A. citrina* – буфотенин, которые при оральном введении влияют только на периферическую нервную систему. Из *A. muscaria* и *A. pantherina* выделены также иботеновая кислота и мусцимол, а из *A. citrina* – диметилтриптамин и 5-метоксидиметилтриптамин – токсические вещества, влияющие на центральную нервную систему и вызывающие психические расстройства и галлюцинации (Шиврина, 1965; Chilton, Ott, 1976; Tupalska-Wilczynska et al., 1997; Молдаван и др., 2002). Как было указано выше, среди исследованных в первой серии экспериментов видов, *A. muscaria* проявила наибольшую нейротропную активность. Для сравнения ее с другими представителями рода *Amanita* было проведено исследование влияния экстрактов *A. phalloides*, *A. pantherina*, *A. citrina* и *A. rubescens* на импульсную активность нейронов гипокампа. Для сравнения реакций нейронов на введения экстрактов разных видов р. *Amanita* во всех случаях применяли экстракты одной концентрации – 1%. Ниже приведены сведения о реакциях нейронов при введении экстрактов следующих видов:

***Amanita muscaria*.** Были изучены реакции 12 нейронов: два из них отвечали только торможением, 7 – только возбуждением (рис. 9), у 3 нейронов фиксировали реакции смешанного типа – торможение-возбуждение-торможение, торможение-возбуждение и возбуждение-торможение. Максимальная продолжительность торможения могла достигать 15 мин, а возбуждения – 9 мин. Тормозные реакции возникали только в течение первой недели после приготовления экстрактов, через 20 дней тот же экстракт вызывал сильное возбуждение нейрона. Затем в течение 6 месяцев экстракт *A. muscaria* вызывал только возбуждение нейронов.

Amanita pantherina. При введении экстракта *A. pantherina* все нейроны (8) реагировали возбуждением. Иногда после первой фазы могла проявляться другая, более длительная, фаза возбуждения, максимальная продолжительность которого иногда достигала 20 мин, более, чем в 5 раз превышая время аппликации экстракта. Возбуждение после введения экстракта *A. pantherina* проявлялось в течение 8 месяцев с момента его приготовления.

Amanita citrina. При введении экстракта *A. citrina* были исследованы ответы 14 нейронов: шесть из них отвечали только торможением (рис. 10), четыре нейрона реагировали только возбуждением, у четырех нейронов за коротким возбуждением, не превышающим 11 с, продолжалось длительное торможение (5-13 мин). Эти реакции на введение экстракта *A. citrina* проявлялись в течение 6 месяцев со времени его приготовления.

Amanita rubescens. При аппликации экстракта *A. rubescens* были изучены реакции 13 нейронов, большинство из них отвечали возбуждением. Максимальная продолжительность реакции могла достигать 31 мин. Возбуждение нейронов при введении экстрактов данного вида сохранялось в течение 6 месяцев со времени его приготовления.

Amanita phalloides. При введении экстракта *A. phalloides* исследованы реакции трех нейронов. У двух из них не наблюдали заметных отклонений фоновой активности, у одного нейрона было незначительное возбуждение. Следует отметить, что при возбуждении нейронов во время аппликации экстрактов *A. muscaria*, *A. pantherina* и *A. rubescens* наблюдали усиление пачковых разрядов, при этом в реакцию вовлекались новые нейроны, молчавшие до введения экстрактов.

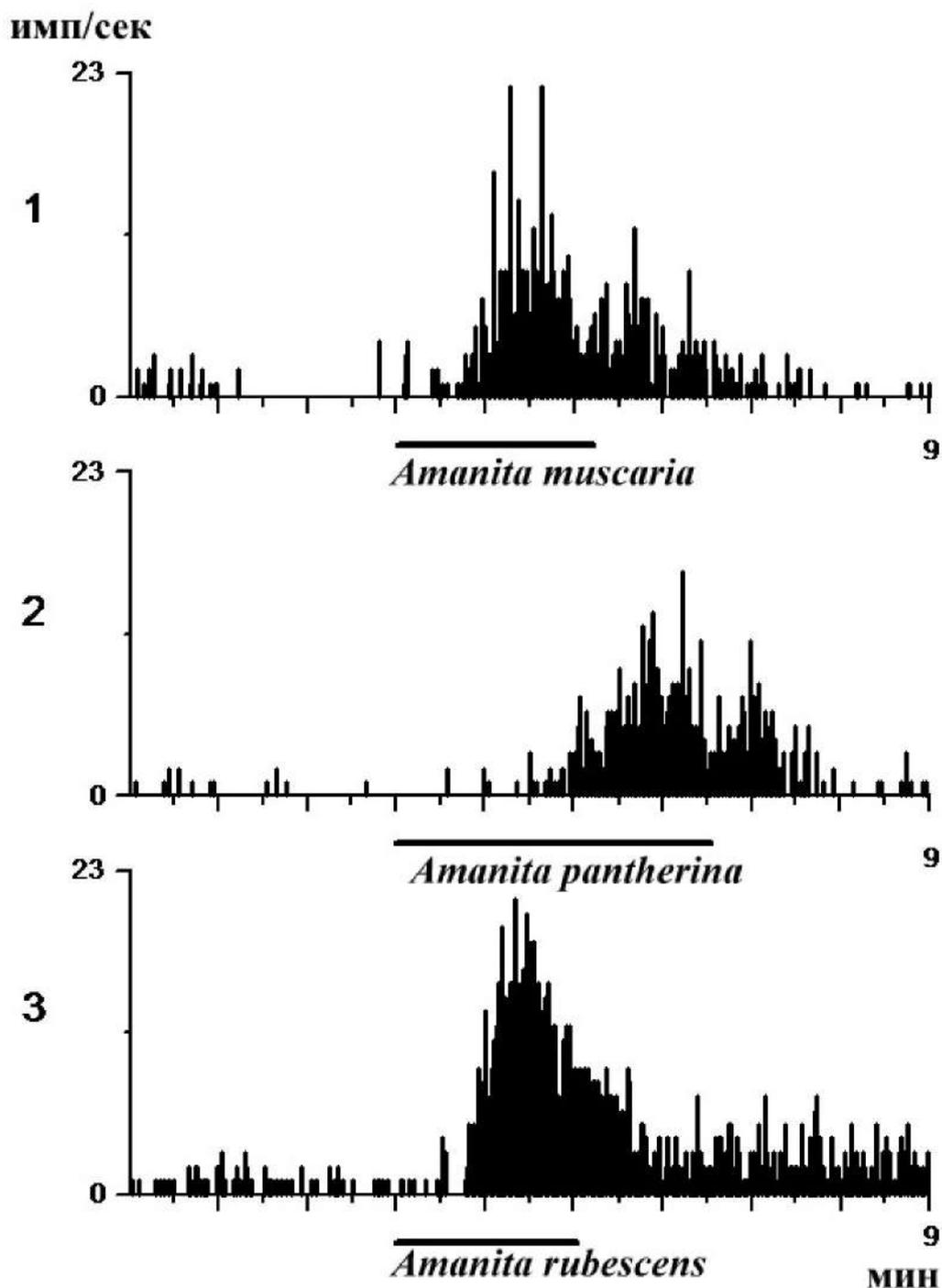


Рис. 9. Гистограммы частоты импульсной активности нейронов пирамидного слоя зоны СА1 гиппокампа при аппликации экстрактов аманитовых грибов, реакция возбуждения: ОХ - время, мин; ОУ - частота разрядов нейрона, имп/с; линия под ОХ - время аппликации 1% экстракта

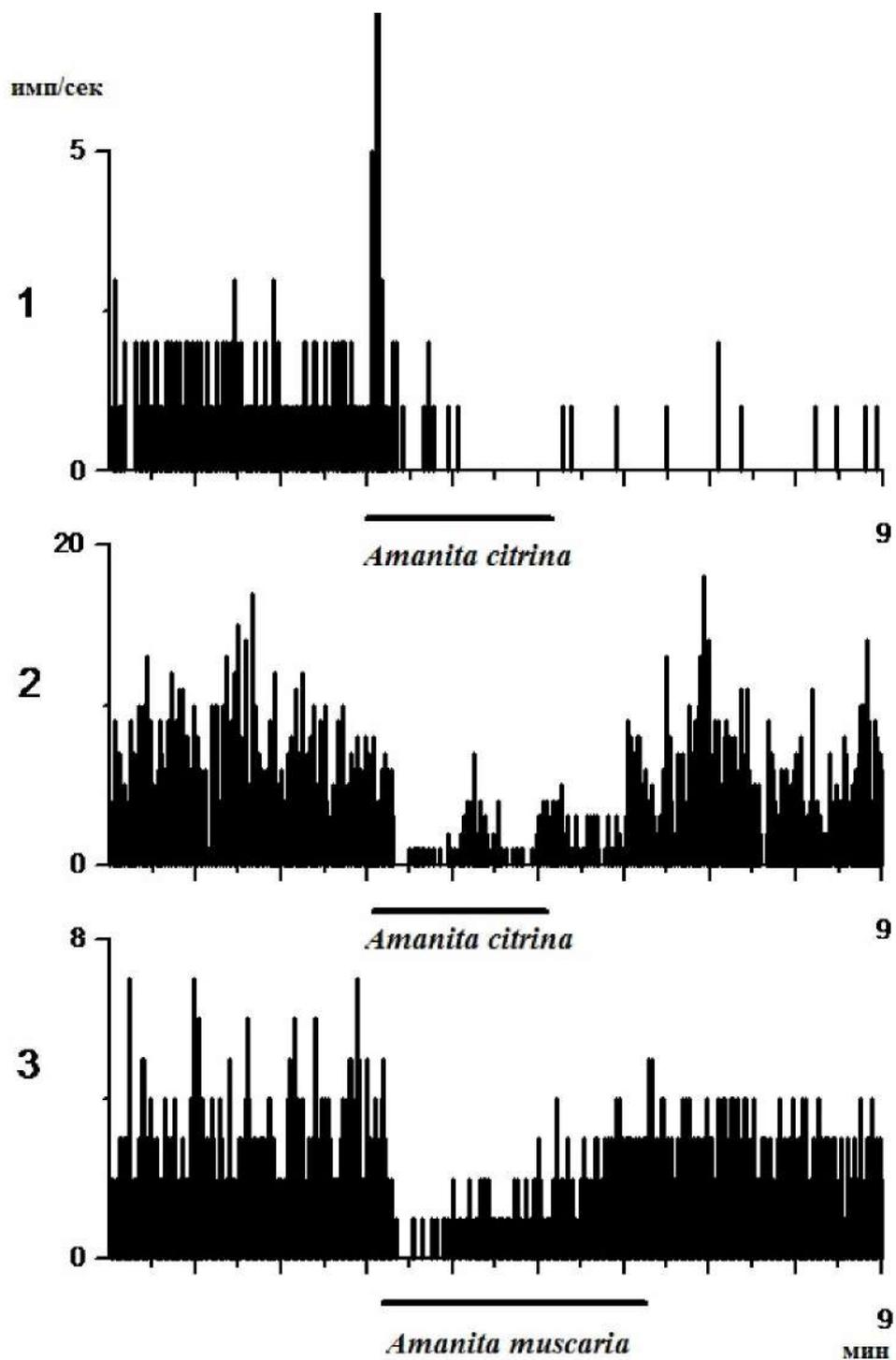


Рис. 10. Торможение нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа под воздействием экстрактов *Amanita citrina* и *Amanita muscaria*: OX - время, мин; OY - частота разрядов нейрона, имп/сек; линия под OX - время аппликации 1% экстракта

Один и тот же нейрон может возбуждаться под действием экстрактов *A. muscaria*, *A. pantherina* и *A. rubescens*, ингибироваться экстрактом *A. citrina* и не демонстрировать явных изменений импульсной активности при аппликации экстракта *A. phalloides*.

Суммируя полученные данные о продолжительности латентного периода и периода реакции нейронов, удалось установить, что латентность и длительность возбуждения в результате аппликации грибных экстрактов снижались в ряду *A. rubescens* > *A. pantherina* > *A. muscaria* > *A. citrina*. В то же время, для тормозной реакции эти же показатели снижались от *A. citrina* > *A. muscaria*.

Особый интерес представляет действие нейротоксических веществ экстрактов грибов рода *Amanita* на глутаматную передачу, которая имеет чрезвычайно важное значение, поскольку до 70% нейронов гиппокампа и новой коры головного мозга получают глутаматные входы. После окончания введения экстрактов *A. pantherina* и *A. muscaria* ответы большинства нейронов на L-глутамат были подавлены в течение 20-30 мин (Рис. 11).

Экстракт *A. phalloides* почти не влиял на импульсную активность нейронов, но подавлял глутаматную передачу. Влияние экстрактов на глутаматную передачу было отчетливо видно и при их аппликации на фоне действия L-глутамата. Экстракт *A. citrina* тормозил возбудительную реакцию, вызванную L-глутаматом (Рис. 12).

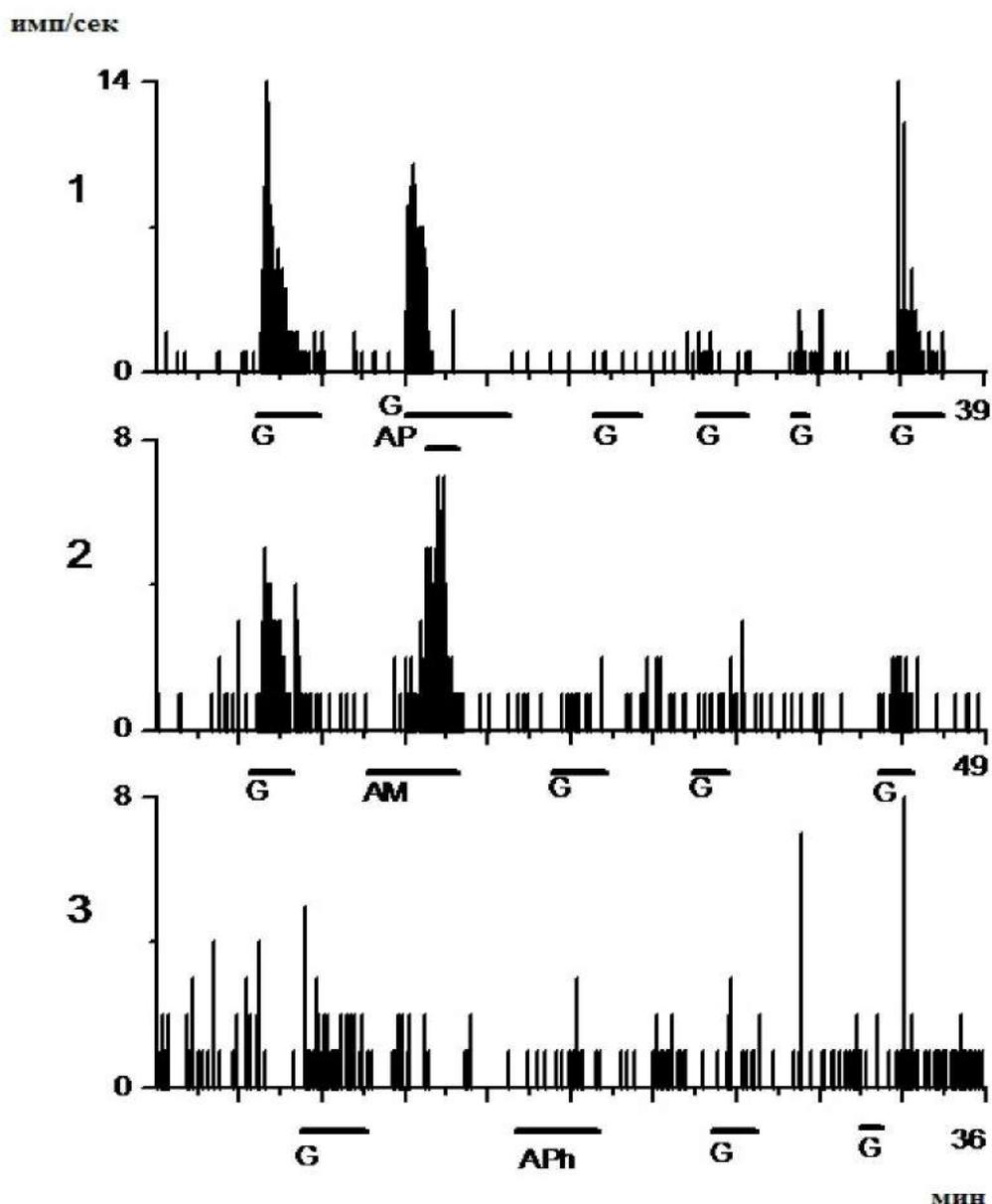


Рис. 11. Угнетение и постепенное восстановление импульсных реакций нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа на L-глутамат после аппликации экстрактов грибов рода *Amanita*: 1, 2, 3 – гистограммы изменения средней частоты импульсной активности трех нейронов соответственно; OX – время, мин, OY – частота разрядов нейрона, имп/сек; горизонтальные линии под OX – время введения: G – L-глутаминовой кислоты (100мкМ) и 1% экстрактов грибов: AP – *Amanita pantherina*, AM – *Amanita muscaria*, APh – *Amanita phalloides*

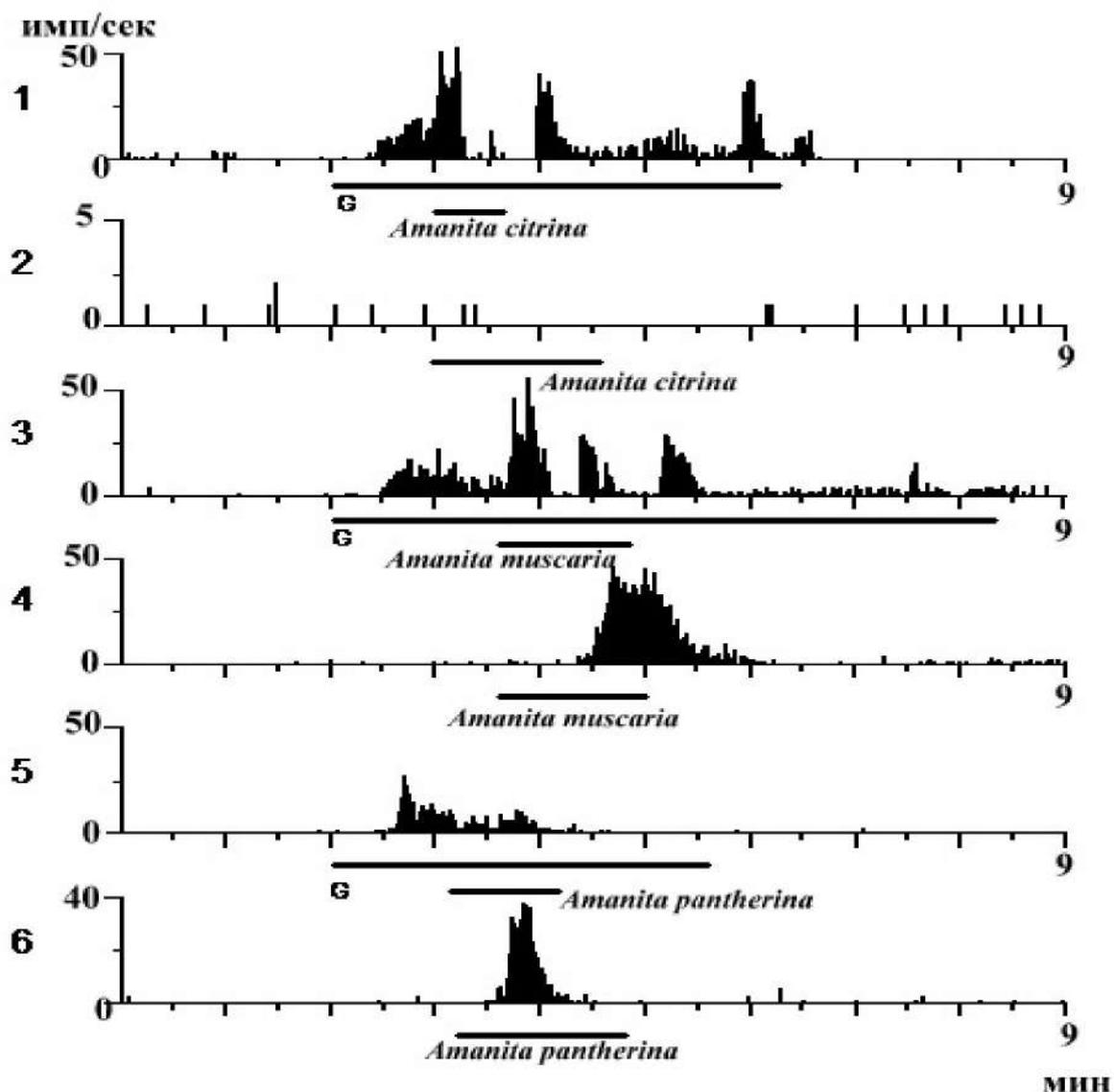


Рис. 12. Угнетение и изменение возбудительных реакций нейронов пирамидного слоя гиппокампа на L-глутамат под действием экстрактов грибов рода *Amanita*: G-глутаминовая кислота (100 мкМ). Торможение импульсной активности нейрона при отдельной аппликации 1% экстракта *Amanita citrina* (2) и на фоне возбуждения, вызванного введением L-глутамата (1). Возбуждение нейрона при отдельной аппликации экстракта *Amanita muscaria* (4). Изменение ответа на L-глутамат при аппликации 1% экстракта *Amanita muscaria* (3). Возбуждение нейрона при отдельной аппликации 1% экстракта *Amanita pantherina* (6) и угнетение этого ответа на фоне возбуждения, вызванного аппликацией L-глутамата (5). ОХ – время, мин, ОУ – частота разрядов нейрона, имп/сек; горизонтальные линии под ОХ – время введения: G - L-глутаминовой кислоты (100мкМ) и 1% экстрактов грибов: AP - *Amanita pantherina*, AM - *Amanita muscaria*, APh - *Amanita citrina*.

На фоне возбуждения, вызванного L-глутаматом, реакции на аппликацию экстрактов *A. muscaria* и *A. pantherina* также угнетались, при этом подавлялись или нарушались реакции, вызванные самим L-глутаматом. Вместе с тем, применение L-глутамата на фоне реакции, вызванной грибным экстрактом, было неэффективно. С целью определения типов рецепторов, которые активируются при действии экстрактов, использовали блокаторы глутаматных NMDA-рецепторов: кетамин, амантадин и AP-4, и блокатор M-холинорецепторов – атропин. У 15 из исследованных нейронов блокаторы NMDA-рецепторов и M-холинорецепторов полностью или частично блокировали возбудительные импульсные реакции, вызванные действием экстрактов *A. muscaria* и *A. pantherina*. Причем, у ряда нейронов реакции подавлялись блокаторами только одного из указанных типов рецепторов, что свидетельствует о наличии у них только NMDA-рецепторов или M-холинорецепторов.

Результаты экспериментов с аманитовыми грибами показали, что наиболее сильным как возбуждающим, так и тормозящим действием на импульсную активность нейронов обладают экстракты *A. pantherina*, более слабым *A. muscaria*, *A. rubescens* и *A. citrina*. Природа веществ, вызывающих возбуждение нейронов в случае *A. rubescens*, до настоящего времени не ясна. В доступной литературе нет сведений о содержании мускарин или иботеновой кислоты в плодовых телах этого вида, который в то же время является условно съедобным. При аппликации экстрактов *A. muscaria* и *A. pantherina* торможение вызывалось мусцимолем, активировавшим ГАМК_A-рецепторы, а при аппликации экстракта *A. citrina* – буфотенином, ДМТ и 5-МеО-ДМТ, действовавшими на 5-HT₂/5-HT_{1C} серотониновые рецепторы (Moldavan et al., 1999; Молдаван и др., 2002). Возбуждение нейронов могли вызывать иботеновая кислота и мускарин, содержание которых в плодовых телах *A. muscaria* и *A. pantherina* достигает 0,03-0,1% и 0,0002-0,0016% (сырой вес) соответственно (Шиврина, 1965; Wieland, 1968; Chilton, Ott, 1976; Вассер, 1992). Торможение могло также

вызываться вторично – при возбуждении тормозных интернейронов, тормозивших нейроны пирамидного слоя CA1 гиппокампа. Вместе с тем, при аппликации экстрактов *A. muscaria* и *A. pantherina* более чем у половины исследованных нейронов гиппокампа возникали возбудительные реакции. Применение блокаторов синаптической передачи показало, что эти реакции возникали в результате совместной активации М-холинорецепторов и глутаматных NMDA- рецепторов, либо избирательно – при активации только одного из указанных типов рецепторов. Это могло быть связано с наличием или отсутствием этих рецепторов у исследованных клеток. Возбуждение М-холинорецепторов вызывалось мускарином или ацетилхолином, входящим в состав экстрактов (Шиврина, 1965; Chilton, Ott, 1976; Yavorsky et al., 1997; Marino et al., 1998; Молдаван и др., 2002). Однако в условиях *in vitro*, реакции нейронов, обусловленные активацией М-холинорецепторов, могут служить лишь тестом на наличие агонистов мускарина в грибах, поскольку при пищевых отравлениях мускарин не проникает через гематоэнцефалический барьер (ГЭБ) и не действует на нейроны головного мозга. В экспериментах *in vitro* активация М1 мускариновых рецепторов, чрезвычайно увеличивая возбудимость нейронов гиппокампа, может приводить к блокаде калиевых токов и потенцировать токи, идущие через NMDA-рецепторы нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа (Yavorsky et al., 1997; Marino et al., 1998; Молдаван и др., 2002). Данный феномен может иметь место при исследовании комплексного действия компонентов грибных экстрактов *in vitro*.

Ранее отмечалось, что действие грибных экстрактов на глутаматные рецепторы, наиболее широко представленные в коре головного мозга, имеет чрезвычайно важное значение. Так, иботеновая кислота, входящая в состав плодовых тел *A. muscaria* и *A. pantherina*, хорошо проникает через ГЭБ и вызывает возбуждение нейронов, активируя глутаматные NMDA- рецепторы и иботеново-селективные и квасквалатные метаботропные глутаматные рецепторы (mGlu-

рецепторы). Конкуренцией глутамата и иботеновой кислоты за NMDA- и mGlu-рецепторы можно объяснить блокирование ответов на глутамат после аппликации экстрактов этих грибов, и наоборот – подавление ответов на введение экстрактов на фоне возбуждения, вызванного глутаматом (Chilton, Ott, 1976; Zinkand et al., 1992; Scholz, 1994; Молдаван и др., 2002). Нейротоксичность иботеновой кислоты связывают с ее действием именно на NMDA-рецепторы, активация которых вызывает возбуждение нейронов, увеличивает уровень Ca^{2+} в клетках и, в конечном итоге, приводит к гибели нейронов гиппокампа (Zinkand et al., 1992). В то же время показано, что NO, являясь эндогенным нейромодулятором, может опосредовать нейротоксическое влияние глутамата и его агонистов, таких как иботеновая кислота, на NMDA-рецепторы. Активация последних приводит к выработке NO при помощи Ca-зависимой нейрональной NO синтазы, а выделение NO, в свою очередь, вызывает гибель клетки (Dawson et al., 1991). Кроме того, входение Ca^{2+} в клетку при активации NMDA рецепторов приводит к ухудшению функций ГАМК_A-рецепторов, что может приводить к преобладанию возбудительных процессов при одновременном воздействии на клетку иботеновой кислоты и мусцимола, входящих в состав экстракта (Stelzer, Shi, 1994; Молдаван и др., 2002). Подавление глутаматной передачи при действии экстракта *A. phalloides* можно объяснить тем, что фаллотоксины, действующие на цитоплазматические мембраны, и аматоксины, ингибирующие ядерную РНК-полимеразу и нарушающие белковый синтез, могли нарушать цепь реакций, обеспечивающих глутаматную передачу. Учитывая, что глутамат является основным передатчиком в церебральной коре, можно предположить, что нарушение глутаматергической передачи при действии токсических нейротропных веществ *A. muscaria*, *A. pantherina* и *A. citrina* лежит в основе таких психических расстройств, как перемежающаяся истерия, чередование дремоты и возбуждения с галлюцинациями, гиперкинезов (Tupalska-Wilczynska et al., 1997; Молдаван и др., 2002). Поскольку при пищевом отравлении этими

видами грибов мускарин и буфотенин не проходят через ГЭБ, то психомиметические и галлюциногенные эффекты связывают с действием иботеновой кислоты, мусцимола, ДМТ и 5-MeO-ДМТ, которые проникают через него (Scotti et al., 1969; Festi, Bianchi, 1985; Glennon et al., 1984; Молдаван и др., 2002).

Psilocybe cubensis. Изучение физиологического действия ПСБ чрезвычайно важно ввиду возросшего потребления псилоцибинсодержащих грибов молодыми людьми в последние десятилетия (Benjamin, 1979; Lassen et al., 1993; Stamets, 1996; Bogusz et al., 1998; Rimza, Moses, 2005; Cunningham, 2008). Употребление ПСБ-содержащих грибов, помимо сильнейших психофизиологических последствий (см. предыдущий подраздел) вызывает неспецифические изменения во многих внутренних органах, которые характеризуются выраженными гемомикроциркуляторными расстройствами и внутриклеточными дистрофиями, оказывает токсическое воздействие на деятельность сердца, почек и печени, а также на нейроны гипоталамических ядер, неокортекса и гиппокампа (Raff et al., 1992; Borowiak et al., 1998; Бабаханян и др., 1999). Длительное употребление ПСБ (как и ЛСД) приводит к постоянному дефициту психомоторных и нейрофизиологических функций (Cunningham, 2008). Ауторадиографические исследования выявили именно в гиппокампе, неокортексе и таламусе наивысшую концентрацию псилоцибина и псилоцина уже через 40 мин после орального введения (Hopf, Eckert, 1969). Это свидетельствует о том, что гиппокамп является одной из главных мишеней действия нейротропных грибных веществ. После активного изучения эффектов галлюциногенных грибов в 50-60 годах 20 века, они были заброшены на долгие десятилетия (из-за многочисленных негативных последствий – см. предыдущий раздел), еще до раскрытия их полного терапевтического потенциала и адекватной его оценки. В настоящее время в мире наблюдается возврат к всесторонним исследованиям ПСБ-содержащих грибов в связи с их потенциальным фармакологическим применением в области психиатрии

и нейрофизиологии (для лечения шизофрении, навязчивых состояний, мигрени, алкоголизма, облегчения страданий у онкобольных, освобождения скрытых воспоминаний).

Исследование действия экстракта гриба *Psilocybe cubensis*, содержащего псилоцибин и псилоцин, на импульсную активность нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа проводили на переживающих срезах мозга крысы. У 38 (76%) из 50 исследованных нейронов наблюдалось угнетение импульсной активности, у двух (4%) клеток – возбуждение, 10(20%) нейронов не реагировали. Аппликация экстракта вызывала короткие групповые импульсные разряды у 12(24%) нейронов (Рис.13).

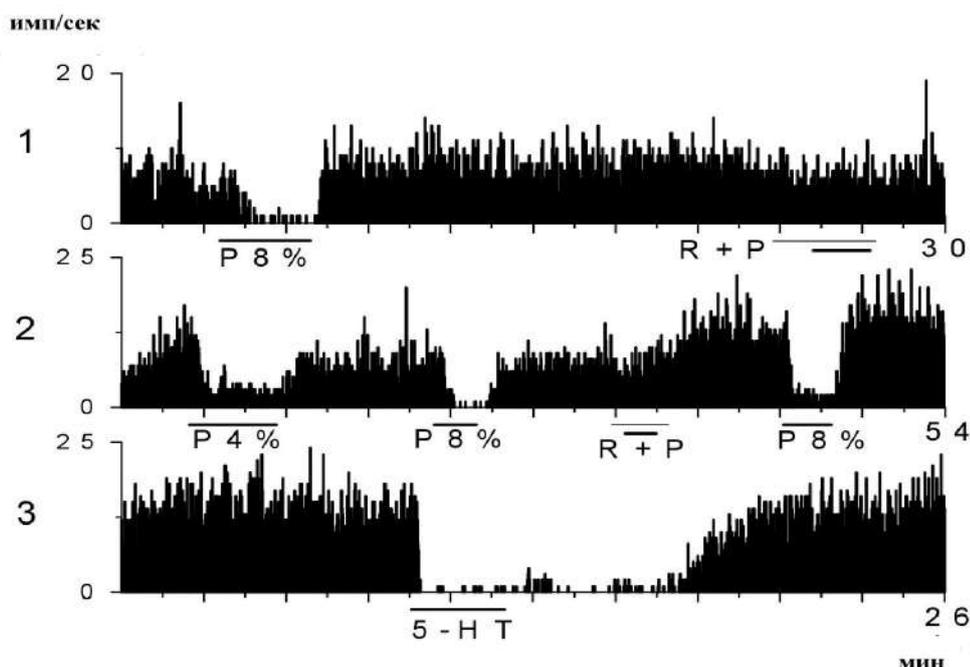


Рис. 13. Изменение импульсной активности пирамидных нейронов зоны CA1 гиппокампа при аппликации экстракта плодовых тел *Psilocybe cubensis*. P - экстракт *Psilocybe cubensis*, R – ритансерин (100 μ M, антагонист 5-HT₂/5-HT_{1c} серотониновых рецепторов), R+He – аппликация экстракта на фоне ритансерина, 5-НТ – серотонин (100 μ M, 5-hydroxytryptamine (5-НТ)). ОX – время, мин; ОУ – частота разрядов нейрона, имп/с; линия под ОX – время аппликации экстракта, агонистов и антагонистов синаптической передачи.

Все нейроны, тормозившиеся при действии ПСБ-содержащего экстракта, также тормозились серотонином (5-НТ). Продолжительность тормозной реакции на экстракт обычно не превышала 4-5 мин, а на серотонин достигала 10-43 мин при 3-минутной аппликации. Часть нейронов тормозилась при аппликации серотонина и не реагировала на экстракт. Тормозные реакции, возникавшие при действии экстракта, блокировались ритансерином у половины тестированных единиц и были обусловлены активацией 5-НТ₂/5-НТ_{1C} серотониновых рецепторов. Экстракт угнетал возбуждательные импульсные реакции, вызванные аппликацией L-глутамата (Рис. 14).

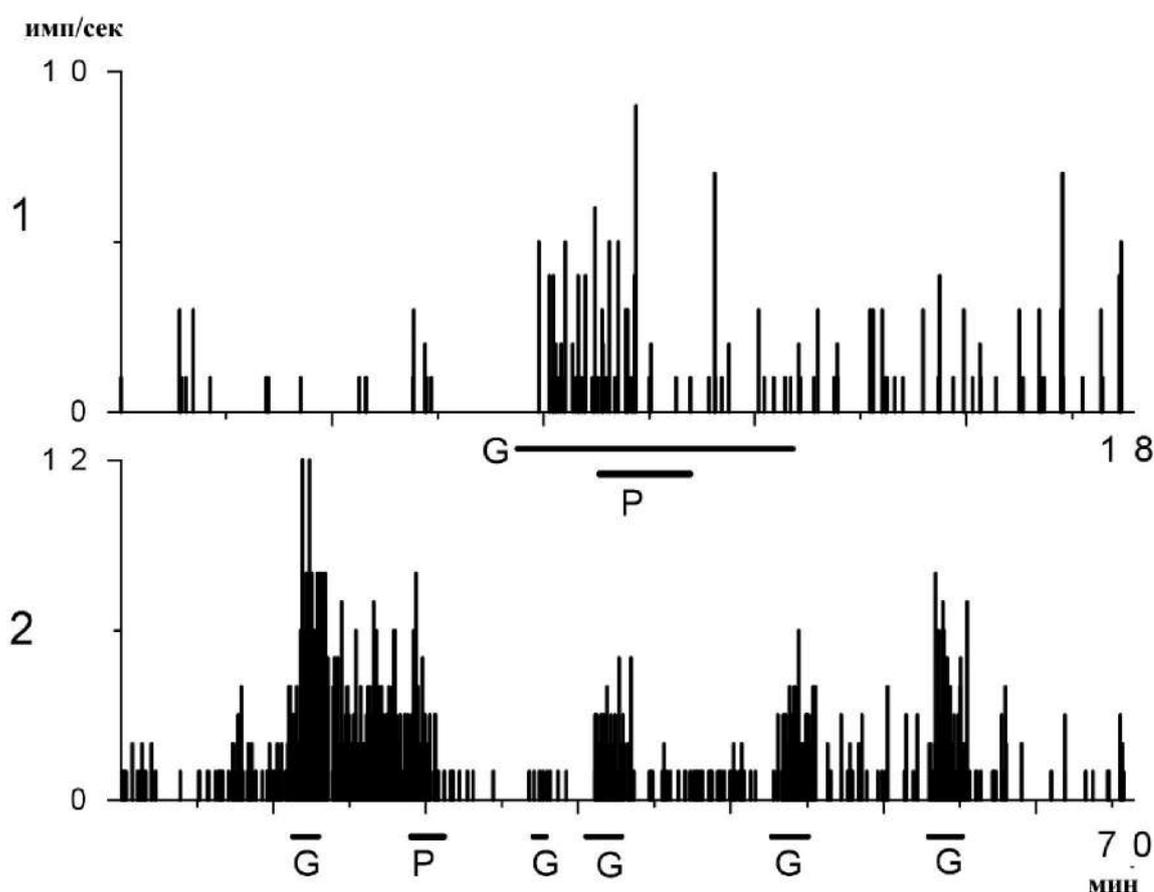


Рис. 14. Подавление возбуждения нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа, вызванного L-глутаматом, после аппликации экстракта *Psilocybe cubensis*. G - L-глутамат, P - экстракт плодовых тел *Psilocybe cubensis*. OX - время, мин; OY - частота разрядов нейрона, имп/сек; линии под OX - время аппликации экстракта и L-глутамата.

Таким образом, ПСБ-содержащий экстракт в большинстве случаев угнетал импульсную активность нейронов пирамидного слоя зоны CA1 гиппокампа и подавлял глутаматную передачу (Moldavan et al., 2001; Молдаван и др., 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что экстракты всех исследованных видов высших базидиальных грибов, могут проявлять нейротропное действие различной степени. Даже экстракты грибов, традиционно употребляемых в пищу, могут изменять импульсную активность нейронов при непосредственном контакте с нервной тканью (*in vitro*), так как на нейронах гиппокампа заканчиваются проекции различных медиаторных систем, которые определяют характер импульсной активности этих нейронов. Нейротропные вещества высших грибов, активируя широкий спектр рецепторов, могут оказывать модулирующее влияние на процессы синаптической передачи в гиппокампе. Учитывая важную роль гиппокампа в процессах восприятия, оценки новизны внешних раздражений и памяти, а также в формировании наряду с другими структурами лимбической системы мотивационно-эмоциональных и вегетативных реакций организма, можно предположить, что некоторые БАВ, содержащиеся в исследованных грибных экстрактах, проникая через гематоэнцефалический барьер, могут влиять на вышеуказанные функции.

ЛИТЕРАТУРА

Артеменко Д.П., Герасимов Б.Д. Блокирующее действие аденозина и АТФ на синаптическую передачу в изолированных срезах мозга крысы // Нейрофизиология. – 1983. - **15**, № 6. - С. 639-647.

Бабаханян Р.В., Иванова Г.В., Костырко Т.А. и др. Морфофункциональные изменения внутренних органов при

моделировании отравлений псилоцибинсодержащими грибами // Журн. Суд.-мед. экспертизы. – 1999. – **42**, №3. – С. 6-9.

Богораз В.Г. Материальная культура чукчей. – М.: Наука, 1991. – 224 с.

Вассер С.П. Флора грибов Украины. Базидиомицеты. Аманитальные грибы. – Киев: Наук. думка, 1992. – 168 с.

Виноградова О.С. Гиппокамп и память. – М.: Наука, 1975. – 322 с.

Гигаури В.С., Долгов В.В., Павлова Т.Н. Этические требования к работе с экспериментальными животными: Уч. пособие. – М.: ЦОЛИУВ, 1988. – 40 с.

Молдаван М.Г., Гродзинская А.А. Общетоксическое и нейротропное действие базидиальных грибов родов *Amanita* и *Psilocybe* // Совр. пробл. токсикологии. – 2002. – № 2. – С. 14-25.

Молдаван М.Г., Гродзинская А.А., Вассер С.П., Соломко Э.Ф., Ломберг М.Л., Сторожук В.М. Нейротропное действие экстрактов токсических грибов родов *Amanita* и *Psilocybe* // Совр. пробл. токсикологии. – 2002. – № 3. – С. 35-41.

Столяров Г.В. Лекарственные психозы и психомиметические средства. – М.: Медицина, 1964. – 454 с.

Шаповалов А.В. 2001. Магический гриб мухомор // Сибирская заимка. – 2001. – №4 (<http://www.zaimka.ru/culture/shapovalov1.shtml>) (10.12.2008).

Шиврина А.Н. Биологически активные вещества высших грибов. – Л: Наука, 1965. – 199 с.

Aboul-Enein H.Y. Psylocybin: a pharmacological profile // A. J. Pharm. Sci. – 1974. – **146**, № 3. – P. 91-95.

Aghajanian G.K., Hailgler H.J. Hallucinogenic indoleamines: Preferential action upon presynaptic serotonin receptors // Psychopharmacol. Com. – 1975. – **1**, N 6. – P. 619-629.

Allegro J.M. The Sacred Mushroom & the Cross. – New York: Doubleday, 1970.

Andrade R. Regulation of membrane excitability in the central nervous system by serotonin receptor subtypes // Ann. New York Acad. Sci. – 1998. – 861. – P. 190-203.

Badham E.R. Ethnobotany of psilocybin mushrooms, especially *Psilocybe cubensis* // J. Ethnopharmacol. – 1984. – 10. – P. 249-254.

Benjamin C. Persistent psychiatric symptoms after eating psilocybin mushrooms // Br. Med. J. – 1979. – **6174**. – P. 1319-1320.

Berkenbaum C. Psilocybine intoxication: auto-observation // Evol.Psychiatr.(Paris).-1969.-34, N 4. – P. 817-848.

- Bogusz M.J., Maier R.D., Schäfer A.T., Erkens M.** Honey with *Psilocybe* mushrooms: a revival of a very old preparation on the drug market // Intern. J. Legal Med. - 1998. - **111**, N 3. - P. 147-150.
- Borowiak K.S., Ciechanowski K., Waloszczyk P.** Psilocybin mushroom (*Psilocybe semilanceata*) intoxication with myocardial infarction // J. Toxicol. Clin. Toxicol. - 1998. - **36**. - P. 47-49.
- Bresinsky A., Besl H.** Giftpilze. Ein Handbuch für Apotheker, Ärzte und Biologen. - Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, 1985. - 295 S.
- Carter O.L., Pettigrey J.D., Burr D.C. et al.** *Psilocybe* impairs high-level but not low-level motion perception // Neuroreport. - 2004. - **15**, 12. - P. 1947-1951.
- Chilton W.S., Ott J.** Toxic metabolites of *Amanita pantherina*, *A. cothurnata*, *A. muscaria*, and other *Amanita* species // Lloydia. - 1976. - **39**, N 2-3. - P. 150-157.
- Chilton W.S., Bigwood J., Jensen R.E.** Psilocin, bufotenine and serotonin: historical and biosynthetic observations // J. Psychedel. Drugs. - 1979. - **11**, N2. - P. 61-69.
- Cunningham N.** Hallucinogenic plants of abuse // Emerg. Med.- 2008. - **20**, 2. - P. 167-174.
- Davis B.L.** Magic mushrooms. Technical Report Ser. A-81-2. Vancouver: Province of British Columbia Ministry of Health, Alcohol and Drug Programs, 1981.
- Dawson V.L., Dawson T.M., London E.D., Bredt D.S., Snyder S.H.** Nitric oxide mediates glutamate neurotoxicity in primary cortical cultures // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. -1991. - **88**, N 14. - P. 6368-6371.
- Festi F., Bianchi A.** *Amanita muscaria*: mycopharmacological outline and personal experience by Francesco Festi and Antonio Bianchi // PM & E. - 1985. - **5**, Part I: Mycological, chemical and neuropharmacological aspects. - P.1-26.
- Gartz J.** Magic Mushrooms around the World. Scientific journey across cultures and time. Lis publications. - Los Angeles, 1996.
- Glennon R.A., Titeler M., McKenney J.D.** Evidence for 5-HT₂ involvement in the mechanism of action of hallucinogenic agents // Life Sci. - 1984. - **35**, N 25. - P. 2505-2511.
- Gonzalez-Maeso J., Ang R.L., Yuen T. et al.** Identification of a serotonin/glutamate receptor complex implicated in psychosis // Nature. - 2008. - **452**, №7183. - P. 93-107.
- Gonzalez-Maeso J., Sealfon S.C.** Agonist-trafficking and hallucinogens // Curr. Med. Chem. -2009. - **16**, N 8. - P. 1017-1027.

- Gonsalez-Maeso J., Weisstaub N.V., Zhou M. et al.** Hallucinogens recruit specific cortical 5-HT (2A) receptor-mediated signalling pathways to affect behaviour // *Neuron*. – 2007. – **53**, N 3. – P. 439-452.
- Grob Ch.S.** The use of psilocybin in patients with advanced cancer and existential anxiety. Pp.205-216 - in: *Psychedelic Medicine: New Evidence for hallucinogenic substances as treatment*. Vol.1. / M.Winkelman and T.B. Roberts. - Praeger: Westport, Conn., 2007.
- Grof S.** Realms of the human unconscious: observation from LSD research. - N.Y.: Viking, 1975.- 257 p.
- Grof S., Halifax J.** The human encounter with death. /Ed.by E.P. Dutton - N.Y.:, USA, 1977. - 240 p.
- Guzmán G.** The genus *Psilocybe*. Pp. 91-141 in: *Nova Hedwigia*, 1983, H.4. Vaduz: Cramer. 439 pp. +Supplement, 1995 in: *Taxonomic monographs of Agaricales*. Bibl. Mycol. 159, Berlin: Cramer.
- Guzmán G.** Hallucinogenic, medicinal, and edible mushrooms in Mexico and Guatemala: traditions, myths, and knowledge // *Intern. J. Med. Mushr.* – 2001. – **3**. – P. 399-408.
- Guzmán G.** Traditional uses and abuses of hallucinogenic fungi: problems and solutions// *Int. J. Med. Mushr.* – 2003. – **5**, N 5. - P.57-59.
- Hallucinogenic mushrooms:** an emerging trend case study. Lisbon: European Monitoring Centre for Drugs and Drug Addiction, 2006. - 33 p.
- Halpern J.H., Sewell R.A.** Hallucinogenic botanicals of America: a growing need for focused drug education and research // *Life Sci.* - 2005. - **78**, N 5. - P. 519-526.
- Hasler F., Grimberg U., Benz M.A. et al.** Acute psychological and physiological effects of psilocybin in healthy humans: a double-blind, placebo-controlled dose-effect study // *Psychopharmacol.* – 2004. - **172**, N 2. - P. 145-156.
- Heim R.** Analyse de quelques experiences personnelles produites par l'ingestion des agarica hallucinogenes du Mexique // *C. R. Acad. Sci. Fr.* - 1957. - **245**. - P. 597-603.
- Heim R., Wasson R.G.** Les champignons hallucinogenes du Mexique /Ed. Mus. Nat. D'Hist. Nat. Paris, 1958. - 324 p.
- Heim R.** Champignons toxiques et gallucinogenes. - Paris: Boubee et Cie., 1963. – 328 p.
- Hobbs C.** Medicinal mushrooms. An exploration of tradition, healing, et culture. (Third Edition) Botanical Press, California, 1996. - 252 p.
- Hofmann A.** LSD, mon enfant terrible. 1979. - Paris: Editions du Lezard, 1997a.

- Hofmann A.** Medicinal chemistry's debt to ethnobotany // Ethnobotany: evolution of a discipline /Ed. R.E. Schultes and S.von Reis, 1995. Repr. 1997b, P. 311-319.
- Hopf A., Eckert H.** Autoradiographic studies on the distribution of psychoactive drugs in the rat brain. III. Carbon-14 labelled psilocin // Psychopharmacol. – 1969. - **16**. - P. 201.
- Ikekawa T.** Beneficial effects on edible and medicinal mushrooms on health care // Int. J. Med. Mushr. - 2001. - **3**, N 4. - P. 291-398.
- Johnson J.B.** Elements of Mazatec Witchcraft // Ethnol. Stud. (Gothenburg). - 1939. - N 2. - S. 128-150.
- Johnson M.W., Richards W.A., Griffiths R.R.** Human hallucinogen research: guidelines for safety // Psychopharmacol. - 2008. - **22**. - P. 603-620.
- Kolotushkina E.V., Moldavan M.G., Voronin K.Yu., Skibo G.G.** The influence of *Hericium erinaceus* extract on myelination process *in vitro* // Fiziol. Zh. - 2003. - **49**. - N 1. - P. 38-45.
- Lassen J.F., Lassen N.F., Skov J.** Hallucinogenic mushroom use by Danish students: pattern of consumption //J. Int. Med. – 1993. - **233**, N 2. - P. 111-112.
- Leonard H.L., Rapoport J.L.** Relief of obsessive-compulsive symptoms by LSD and psilocin // Amer. J. Psychiatry. – 1987. - **144**, N 9. - P. 1239-1240.
- Marino M.J., Rouse S.T., Levey A.I., Potter L.T., Conn P.J.** Activation of the genetically defined m1 muscarinic receptor potentiates N-methyl-D-aspartate (NMDA) receptor currents in hippocampal pyramidal cells // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1998. - **95**, N 19. – P. 1465-1470.
- McKenna T.** Food of the Gods. -New York: Bantam Boos, 1992.
- Mizuno T.** Bioactive substances in *Hericium erinaceum* (Bull.:Fr.)Pers.(Yamabushitake), and its medicinal utilization // Int. J. Med. Mushr. – 1999. - 1. - P.109-119.
- Moldavan M.G., Grodzinskaya A.A., Wasser S.P., Storozhuk V.M.** Effects of Higher *Basidiomycetes* Mushrooms on the Hippocampal Slices in Rats // Int. J. Med. Mushr. – 1999. - **I**, N 2. – P. 173-180.
- Moldavan M.G., Grodzinskaya A.A., Wasser S.P., Storozhuk V.M.** Activation of hippocampal pyramidal neurons NMDA-receptors and M-cholinoreceptors during the application of *Amanita* species extracts // Int. J. Med. Mushr. – 2000. - **2**, N 5. – P. 53-59.
- Moldavan M.G., Grodzinskaya A.A., Solomko E.F., Lomberg M.L., Wasser S.P., Storozhuk V.M.** *Psilocybe cubensis* (Earle) Singer extract effect on hippocampal neurons *in vitro* // Physiol. Journ. – 2001. - **47**, N 6. - P. 15-23.

- Moldavan M.G., Grodzinskaya A.A., Wasser S.P., Storozhuk V.M., Grygansky A.P.** Neurotropic effect of the edible and medicinal mushroom *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. extracts on hippocampal slices in rats // Int. J. Med. Mushr. - 2002. - **4**, N 1. - P. 43-48.
- Moldavan M.G., Gryganski A.P., Kolotushkina O.V., Kirchhoff B., Skibo G.G., Pedarzani P.** Neurotropic and Trophic action of Lion's Mane Mushroom *Hericium erinaceus* (Bull.:Fr.) Pers. (*Aphyllphoromycetidae*) extracts on Nerve Cells *in vitro* // Int. J. Med. Mushr. - 2007. - **9**, N 1. - P. 15-28.
- Moreno F.A., Wiegand C.B., Taitano E.L., Delgado P.L.** Safety, Tolerability, and efficacy of Psilocybin in 9 patients with obsessive-compulsive disorder // J. Clin. Psychiatry. - 2006. - **67**, N 11. - P. 1735-1740.
- Musha M., Ishii A., Tanaka F., Kusano G.** Poisoning by hallucinogenic mushroom hikageshibiretake (*Psilocybe argentipes* K. Yokoyama) indigenous to Japan // Tohoku J. Exp. Med. - 1986. - **148**, N 1. - P.73-78.
- Nichols D.E.** Hallucinogenes // Pharmacol. and Ther. - 2004. - 101. - P. 131-181.
- Quetin A.M.** La psilocybine en psychiatrie, clinique et experimentale. Fac. de Med. de Paris. These p. le Doct. en med. present. - Paris, 1960.
- Raff E., Hallora P.F., Kjellstrand C.M.** Renal failure after eating "magic" mushrooms // Can. Med. Assoc. J. - 1992. - **147**, N 9. - P. 1339-1341.
- Rimza M.E., Moses K.S.** Substance abuse on the college campus // Pediatr. Clin. North Am. - 2005. - **52**, N 1. - P. 307-309.
- Ruck C.** Gods and plants in the classical world. In: Ethnobotany: evolution of a discipline/Ed. R.E. Schultes and S. von Reis, 1995, reprinted 1997. - P. 131-143.
- Rudgley R.** Fungi. In: The encyclopedia of psychoactive substances. 1998. Little, Brown and Company // Psychoactive Fungi. <http://www.ethnopharmacology.com/fungi/> (20.09.2010).
- Růzicková R., Bílý D., Vyhnánková M., Dubanský B., Konias V., Soucek Z.** Effect of psilocybine in chronic schizoprenias. I. Clinical findings // Chesk. Psychiatr. - 1967. - **63**, N 3. - P. 158-65.
- Saar M.** Fungi in Khanty folk medicine // J. Ethnopharmacol. - 1991a. - 31. - P. 175-179.
- Saar M.** Ethnomycological data from Siberia and North-East Asia on the effect of *Amanita muscaria* // J. Ethnopharmacol. - 1991b. - 31. - P. 157-173.

- Samorini G.** The oldest representations of hallucinogenic mushrooms in the world (Sahara Desert, 9000-7000 B.P.) // *Integration*. - 1992. - N 2/3. - P. 69-78.
- Samorini G.** A contribution to the discussion of the ethnobotany of the eleusinian mysteries // *Eleusis, J. of Psychoactive Plants and Compounds*. - 2000. - 4. - P. 3-53.
- Samorini G.** New data from the ethnomycology of psychoactive mushrooms // *Int. J. Med. Mushr.* - 2001. - **3**, N 2-3. - P. 257-278.
- Scotti de Carolis A., Lipparini F., Longo V.G.** Neuropharmacological investigations on muscimol, a psychotropic drugs extracted from *Amanita muscaria* // *Psychopharmacol.* - 1969. - **15**, N 3. - P. 186-195.
- Sewell R.A., Halpern J.H., Pope H.G.** Response of cluster headache to psilocybin and LSD // *Neurology*. - 2006. - **66**. - P. 1920-1922.
- Scholz W.K.** An ibotenate-selective metabotropic glutamate receptor mediates protein phosphorylation in cultured hippocampal pyramidal neurons // *J. Neurochem.* - 1994. - **62**, N 5. - P. 1764-1772.
- Shultes R.E.** The identification of teonanacatl, a narcotic basidiomycete of the Aztecs // *Botanical Museum Leaflets (Harward University)*. - 1939. - 1. - P. 37-54.
- Shultes R.E., Hofmann A.** *Plants of Gods: origins of hallucinogenic use.* New York: Mc Graw-Hill. Co., 1979.
- Spengos K., Schwarts A., Hennerici M.** Multifocal cerebral demyelination after magic mushroom abuse // *J. Neurology*. - 2000. - **247**, N 3. - P. 224-225.
- Stamets P.** *Psilocybin mushrooms of the world: an identification guide.* Berkeley, California: Ten Speed Press, 1996. - 245 p.
- Stelzer A., Shi H.** Impairment of GABA_A receptor function by N-methyl-D-aspartate-mediated calcium onflux in isolated CA1 pyramidal cells // *Neuroscience*. - 1994. - **62**, N 3. - P. 813-828.
- Sueur C., Benezech A., Deniau D. et al.** Les substances hallucinogenes et leurs usages therapeutiques// *Revue Documentaire Toxibase*, N4, 1999 et N1, 2000 sur [www.drogues.gouv.fr/rubrique documentation/toxibase](http://www.drogues.gouv.fr/rubrique_documentation/toxibase) (15.12.2009).
- Tupalska-Wilczynska K., Ignatowicz R., Poziemski A., Wojcik H., Wilczynski G.** *Amanita pantherina* and *Amanita muscaria* poisonings – pathogenesis, symptoms and treatment // *Pol. Merkuriusz. Lek.* - 1997. - **3**, N 13. - P. 30-32.
- Vetulani J.** Drug addiction. Part I. Psychoactive substances in the past and presence // *Pol. J. Pharmacol.* - 2001. - **53**. - 3. - P. 201-214.

- Vollenweider F.X., Vollenweider-Scherpenhuyzen M.F., Babler A. et al.** Psilocybin induces schizophrenia-like psychosis in humans via a serotonin-2 agonist action // *Neuro Report*. – 1998. – 9. – P. 3897-3902.
- Wasser S.P.** Medicinal mushroom science: history, current status, future trends, and unsolved problems // 5th Int. Med. Mushroom Conf., Sept. 2009, Nantong, China. – P. 6-9.
- Wasser S.P.** Medicinal mushroom science: history, current status, future trends, and unsolved problems// *Int. J. Med. Mushr.* – 2010. – 12, N 1. – P. 1-16.
- Wasser S.P., Weis A.L.** Therapeutic effects of substances occurring in higher Basidiomycetes mushrooms: a modern perspectives // *Critical Reviews in Immunology*. – 1999. – 19. – P. 65-96.
- Wasson R.G.** *Soma, divine mushroom of immortality.* – New York: Harcourt Brace & World, 1967.
- Wasson R.G., Hoffman A., Ruck C.A.P.** *The road to Eleusis: unveiling the secret of the mysteries / Ethno-mycological Stud.* 4. – New York: Pantheon Books, 1978.
- Wasson V.P., Wasson R.G.** *Mushrooms, Russia and history.* – New York: Pantheon Books, 1957. – 433 p.
- Wieland T.** Poisonous principles mushrooms genus *Amanita* // *Science*. – 1968. – **159**, N 3818. – P. 946-952.
- Wittman M., Carter O., Hassler F., Cahn B.R. et al.** Effect of psilocybin on time perception and temporal control of behaviour in humans // *J. Psychopharmacol.* – 2007. – 21. – P. 50-64.
- Yavorsky V.A., Lukyanetz E.A.** Blocking of the leakage potassium current mediated by activation of muscarinic receptors // *Neurophysiology*. – 1997. – **29**, N 3. – P. 205-211.
- Zinkand W.C., Moore W.C., Thompson C., Salama A.I., Patel J.** Ibotenic acid mediates neurotoxicity and phosphoinositide hydrolysis by independent receptor mechanisms // *Mol. Chem. Neuropathol.* – 1992. – **16**, N 1-2. – P. 1-10.

М.Г. Молдаван, А.А. Гродзинская, С.П. Вассер, Э.Ф. Соломко, С.А. Сырчин, А.Ф. Григанский, Е.В. Колотушкина, М.Л. Ломберг

НЕЙРОТРОПНОЕ ДЕЙСТВИЕ МАКРОМИЦЕТОВ

Проаналізовано сучасний стан вивченості галюциногенних грибів. Основну увагу зосереджено на етномікологічному та історичному аспектах, особливостях фізіологічних і психічних розладів внаслідок вживання нейротропних видів родів *Psilocybe* і *Amanita*. Вивчення впливу екстрактів 16 видів дикорослих і культивованих видів грибів на частоту імпульсної активності нейронів пірамідного шару зони СА1 гіпокампу (прадавня кора) щурів показало, що за умов безпосереднього контакту з нервовою тканиною всі вони проявляли нейротропну дію різного ступеню. Нейротропні речовини вищих грибів, активуючи широкий спектр рецепторів здатні модулювати синаптичну передачу в гіпокампі.

M.G. Moldavan, G.A. Grodzynska, S.P. Wasser, E.F. Solomko, S.O. Syrchin, A.F. Grygansky, O.V. Kolotushkina, M.L. Lomborg

NEUROTROPIC ACTION OF MACROMYCETES

The paper analyzed the current state of study of hallucinogenic mushrooms. The main emphasis was placed on the ethnomycological and historical aspects, and physiological and psychological effects of the neurotropic mushroom species belonging to *Psilocybe* and *Amanita* genera. The study of neuronal unit activities in CA1 pyramidal layer of the rat hippocampus during application of extracts of 16 wild-growing and cultivated species of fungi had shown that all of them demonstrated different characters and strength of neurotropic activity. Neurotropic substances of higher fungi can modulate synaptic transmissions in the hippocampus by activating different kinds of receptors.

А.А. ГРОДЗИНСКАЯ¹, А.И. САМЧУК², С.А. СЫРЧИН³

1 – Институт ботаники им. Н.Г.Холодного НАН Украины

2 – Институт геохимии, минералогии и рудообразования им. Семененко НАН Украины

3 – Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины

СОДЕРЖАНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ПЛОДОВЫХ ТЕЛАХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА *BOLETALES*

В разделе приведены данные по содержанию Fe, Cu, Zn, Mn, Mo, Se, Ag, Cd, Hg, Sr, As в плодовых телах семи ценных съедобных видов порядка Boletales. Отмечена видоспецифичность накопления Se, Ag и Hg белым грибом и дубовиком

Ключевые слова: минеральный состав, *Boletus edulis*, *B. badius*, *B. luridus*, *B. chrysenteron*, *Leccinum aurantiacum*, *L. scabrum*, *Suillus luteus*

К порядку *Болетальных* (пор. *Boletales*) принадлежат наиболее известные дикорастущие съедобные виды (белые грибы, подберезовики, подосиновики, маслята, моховики), традиционно входящие в рацион славянских народов. Присущее им высокое содержание белков, липидов, полисахаридов, микроэлементов, витаминов, ферментов, других биологически активных веществ, определяет не только их питательную ценность, но и лечебные свойства, ставшие в последние годы объектом специальных исследований (Wasser, 2002, 2010; Dai et al., 2009). В сводке по лекарственным грибам, используемым в китайской народной медицине, Ю-Ченг Даи с соавторами (2009) указывают 540 видов, сорок из которых принадлежат к порядку *Boletales*. Почти все, из приведенных в данной работе, виды болетальных грибов обладают выраженным противоопухолевым действием. *Boletus edulis* Bull., *B. appendiculatus* Schaeff., *Suillus cavipes* (Opat.) A.H. Sm. & Thiers (= *Boletinus cavipes*),

*Suillus grevillei** (Klotzsch) Singer и др. используются для лечения люмбаго, болей в ногах, онемения конечностей. Лечебные свойства *Boletopsis leucomelaena* (Pers.) Fayod используют при астме, ревматизме и псориазе. *Boletus aereus* Bull. улучшает пищеварение, работу селезенки и печени. *Suillus granulatus* (L.) Roussel, *S. grevillei* и *S. luteus* (L.) Roussel применяют при лечении болезни Кашина-Бека, *Tylopilus felleus* (Bull.) P. Karst – как противовоспалительное средство и при лечении гепатопатии и т.д. Столь широкий спектр различных лечебных эффектов, подтвержденный многовековым опытом народной медицины, свидетельствует о необходимости дополнительных исследований химического состава и биологической активности различных видов этой группы грибов с целью уточнения их питательных и лекарственных свойств.

Известно, что биогенные элементы (*N*, *P*, *K* и др.), являясь неотъемлемой составляющей метаболических процессов и компонентов грибной клетки, в общем минеральном составе грибов представлены макроколичествами. В то же время, способность высших грибов накапливать металлы, в том числе и тяжелые, хорошо известна (Шиврина и др., 1965; Seeger, 1982; Gabriel et al., 1997; Kalač, Svoboda, 2000; Falandysz, Bielawski, 2001; Yilmaz et al., 2003; Wuilloud et al., 2004; Иванов и др., 2008; Костычев, 2009, Kalač, 2009, 2010).

По мнению П. Калача и Л. Свободы, концентрация следовых элементов в плодовых телах, главным образом, зависит от вида гриба, возраст и размер плодовых тел менее важны. Большинство элементов распределены неравномерно в плодовых телах, обычно самые высокие концентрации наблюдаются в спорообразующем слое шляпки (но не в спорах), средние в остальной части шляпки и самые низкие – в ножке (Kalač, Svoboda, 2000; Kalač, 2010).

*Здесь и далее авторы видов приведены в соответствии с *Index fungorum*

В результате исследований, проведенных А.И. Ивановым с соавторами (2008), было показано, что представители сапротрофных базидиомицетов проявляют склонность к накоплению свинца, цинка и мышьяка, тогда как ксилотрофные базидиомицеты – к аккумуляции железа, марганца и хрома, симбиотрофы – кобальта. Способность к накоплению марганца выражена у представителей порядков *Agaricales* и *Russulales*, никеля – *Russulales*, цинка – *Boletales*, свинца – *Agaricales*. Биоабсорбция некоторых элементов плодовыми телами макромицетов может определяться их таксономической принадлежностью, что, по мнению авторов, подтверждает существование единых механизмов накопления, сформировавшихся в процессе длительной эволюции, у таксономически близких видов грибов. Итоги 20-летних исследований содержания ряда элементов в плодовых телах аскомицетов и базидиомицетов (около 9000 образцов) также свидетельствуют о видоспецифичности накопления некоторых из них, хотя состав субстрата также может влиять на присутствие тяжелых металлов в мицелии и плодовых телах (Petrini et al., 2009). В то же время, А.В. Горбунов с соавторами (2009), отмечая противоречивость сведений о потенциальной способности накопления элементов грибами, утверждают, что грибы не являются активными концентраторами следовых элементов.

Анализ литературы последних десятилетий свидетельствует о том, что некоторые виды грибов, произрастая на антропогенно загрязненных территориях, способны накапливать соединения свинца, ртути, кадмия, мышьяка, меди, серебра в значительных концентрациях, тем самым создавая потенциальную опасность для здоровья человека при условии включения этих соединений в трофические цепи.

С 2000-х годов наметился определенный прогресс в исследовании механизмов накопления и толерантности грибов к тяжелым металлам. Согласно данным М. Бейона с соавторами (Bellion et al., 2006), немикоризные и, по всей видимости, микоризные грибы используют клеточные и внеклеточные механизмы, обеспечивающие их

толерантность к избытку металлов в окружающей среде. Эти механизмы препятствуют попаданию металлов в цитозоль путем как внеклеточного хелатирования с помощью продуцируемых лигандов, так и путем связывания с компонентами клеточной стенки. Дополнительными механизмами являются внутриклеточное хелатирование металлов в цитозоле (например, посредством глутатиона и металлотионеинов), увеличивающее выведение их из цитозоля во внеклеточное пространство, или путем возрастания емкости поглощения свободных радикалов.

Молекулярная система защиты, обусловленная активностью таких антиоксидантных ферментов, как супероксиддисмутаза и каталаза, а также содержанием глутатиона и белка теплового шока 70кДа, была обнаружена в плодовых телах *B. edulis*, произрастающих на территориях вблизи металлургических предприятий, загрязненных кадмием, цинком, медью и ртутью (Collin-Hansen et al., 2005a). Более того, было отмечено, что низкие концентрации ртути, как, вероятно, и трех других металлов, приводят к разрушению ДНК и липидов в плодовых телах *B. edulis* (Collin-Hansen et al., 2005b). При избытке этих металлов в местах произрастания в шляпках *B. edulis* были обнаружены фитохелатины (олигопептиды с высоким содержанием цистеина), ответственные за связывание большой фракции кадмия (Collin-Hansen et al., 2007). Несмотря на обширные литературные данные по минеральному составу грибов, биологический смысл накопления отдельных элементов и их физиологическая роль в метаболизме грибов, механизмы абсорбции металлов и собственно биодоступность минеральных элементов при употреблении грибов в пищу до последнего времени остаются изученными недостаточно и нуждаются в продолжении многовекторных исследований.

Материалы и методы

Методом масс-спектрометрии с индукционно связанной плазмой (ICP-MS) (Пономаренко та ін., 2008) исследовали содержание 11

минеральных элементов в плодовых телах семи видов болетальных грибов – *Boletus badius* (Fr.) Fr. [= *Xerocomus badius* (Fr.) Kühner], *B. chrysenteron* Bull. [= *X. chrysenteron* (Bull.) Quél.], *B. edulis*, *B. luridus* Schaeff., *Leccinum aurantiacum* (Bull.) Gray, *L. scabrum* (Bull.) Gray и *Suillus luteus*. Образцы собирали на территории Киевской, Житомирской и Черниговской областей Украины на участках лесных экосистем с сохраненным растительным покровом и слабо выраженной антропогенной нагрузкой.

Плодовые тела грибов тщательно очищали от остатков почвы и субстрата, сушили при 80°C, затем измельчали до мелкодисперсного состояния и досушивали при температуре $\geq 100^\circ\text{C}$ в течение 24 час. Для анализа использовали средние пробы из 3-5 плодовых тел каждого сбора.

Применяемые растворы и реактивы – щелочные плавкие Na_2O_2 , LiBO_2 (ч.д.а.), концентрированные HF, HCl, HNO_3 , H_2SO_4 , H_3PO_4 (ос.ч.) дополнительно очищали, используя систему *SUBBOILING*. Воду с сопротивлением 18,2 Мом/см получали при помощи системы DIRECT-03 фирмы MILLIPORE. Растворение проб проводили в МХ-печи ETHOS фирмы MILESTONE (Италия). Рабочая частота МХ-излучения 2450 МГц, максимальная мощность – 1600 Вт. Содержание минеральных элементов определяли с помощью ICP-MS анализатора *ELEMENT-2* (Германия). В качестве внутреннего стандарта использовали индий – ^{115}I , внешнего – стандартные образцы габро-эсекситового (СГД-1А; СГД-2) и хвостов золотоносной руды (СЗХ-3), предоставленных Институтом геохимии им. О.П. Виноградова СО РАН.

Результаты и обсуждение

Исследование минерального состава болетальных грибов из семейств *Boletaceae* и *Suillaceae* показало высокий уровень содержания в плодовых телах физиологически значимых, незаменимых для человека металлов - *Fe*, *Zn*, *Cu*, *Mn* и *Mo* (Табл. 1, Рис. 1.).

Таблица 1. Минеральные элементы в плодовых телах представителей порядка *Boletales*.

№	Вид, дата и место сбора	Концентрация (мг/кг сухого веса)										
		Mn	Fe	Cu	Zn	As	Se	Sr	Mo	Ag	Cd	Hg
1	<i>Boletus edulis</i> Черниговская обл., Козелецкий р-н, окр. с.Смолин, октябрь 2008 г.	24,2035	77,7625	57,9835	71,8755	0,148	32,485	0,622	2,775	12,047	1,449	0,233
2	<i>Boletus edulis</i> Киевская обл., Бориспольский р-н, окр. с.Бортничи, сентябрь 2007 г.	9,8955	56,9985	101,374	35,417	0,35	25,2275	3,116	15,4815	6,0455	3,659	0,346
3	<i>Boletus edulis</i> Житомирская обл., окр.г.Лугины, сентябрь 2008	24,7015	83,7205	64,473	138,883	0,4525	17,9485	3,217	4,8295	23,9255	6,116	0,41
4	<i>Boletus luridus</i> Киевская обл., Вышгородский р-н, с.В.Дубечня, сентябрь 1989	9,3315	74,201	51,312	345,518	0,958	15,878	не обн.	0,486	10,8955	0,2075	0,646
5	<i>Boletus badius</i> Черниговская обл., Козелецкий р-н, окр. с.Смолин, октябрь 2008 г.	22,85	98,3775	44,9285	559,158	0,168	0,0505	не обн.	0,6565	0,2405	0,2105	0,0115
6	<i>Boletus badius</i> Киевская обл., Иванковский р-н, окр.с.Феневичи, сентябрь 2008 г.	91,1725	241,797	36,032	102,378	0,2005	0,2675	2,2045	19,7835	0,3975	3,091	0,0165
7	<i>Boletus chrysenteron</i> Житомирская обл., Радомишльский р- н, с.Кочеров, сентябрь 2008 г.	27,365	168,042	47,523	115,279	0,391	0,0925	1,958	0,21	0,958	5,4325	0,034
8	<i>Suillus luteus</i> Черниговская обл., Козелецкий р-н, окр. с.Смолин, октябрь 2008 г.	19,689	151,903	29,348	84,3795	0,531	1,371	3,3495	6,2735	0,488	0,3645	0,0205
9	<i>Leccinum aurantiacum</i> Житомирская обл., окр. г.Лугины, сентябрь 2008 г.	11,6135	111,551	74,395	99,3795	0,71	1,2365	0,276	30,159	8,699	0,219	0,1215
10	<i>Leccinum scabrum</i> Киевская обл., Бориспольский р-н, с.Старое, сентябрь 2006 г.	19,971	70,791	33,967	74,5005	0,2105	0,527	не обн.	0,626	0,3555	0,2795	0,0535

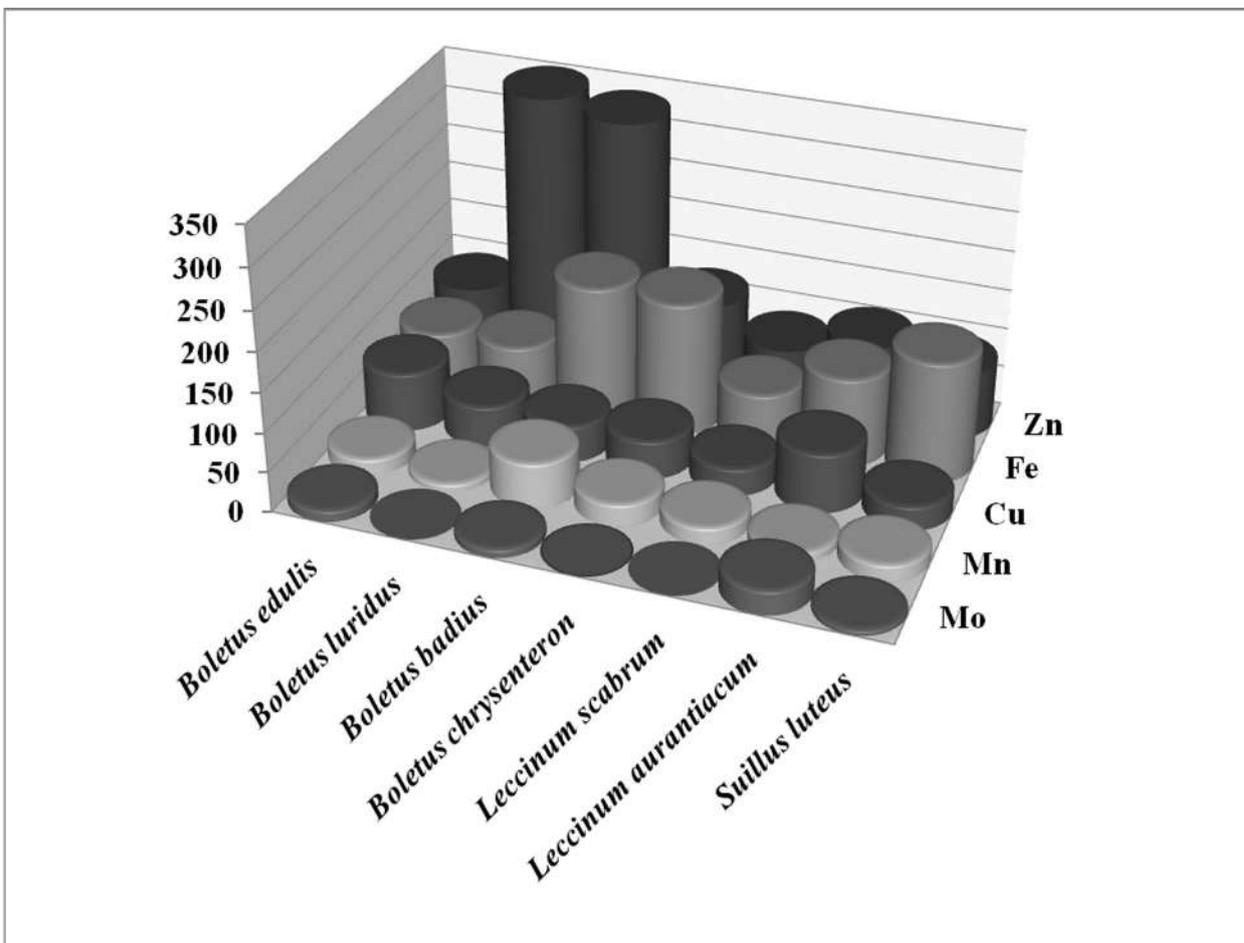


Рис. 1. Содержание металлов в болетальных грибах (мг/кг с.в.).

По содержанию минеральные элементы в исследованных образцах можно представить в виде следующих нисходящих последовательностей:

- Boletus edulis*** (1) * – Fe > Zn > Cu > Se > Mn > Ag > Mo > Cd > Sr > Hg > As,
B. edulis (2) – Cu > Fe > Zn > Se > Mo > Mn > Ag > Cd > Sr > As > Hg,
B. edulis (3) – Zn > Fe > Cu > Mn > Ag > Se > Cd > Mo > Sr > As > Hg,
B. luridus – Zn > Fe > Cu > Se > Ag > Mn > As > Hg > Mo > Cd,
B. badius (5) – Zn > Fe > Cu > Mn > Mo > Ag > Cd > As > Se > Hg,
B. badius (6) – Fe > Zn > Mn > Cu > Mo > Cd > Sr > Ag > Se > As > Hg,
B. chrysenteron – Zn > Fe > Cu > Mn > Cd > Sr > Ag > As > Mo > Se > Hg,
Leccinum aurantiacum – Fe > Zn > Cu > Mo > Mn > Ag > Se > As > Sr > Cd > Hg,
L. scabrum – Zn > Fe > Cu > Mn > Mo > Se > Ag > Cd > As > Hg,
Suillus luteus – Fe > Zn > Cu > Mn > Mo > Sr > Se > As > Ag > Cd > Hg.

*Последовательность образцов по табл. 1.

В образцах одних и тех же видов, собранных в разных местообитаниях, наблюдались некоторые отличия в данных последовательностях, что может свидетельствовать о существенных колебаниях содержания отдельных элементов, связанных с условиями произрастания (типом, pH и составом почвы, присутствием промышленных токсикантов, влажностью), метаболическими процессами и возрастом плодовых тел. Селен, молибден, кадмий, серебро, мышьяк и ртуть обнаружены в меньших количествах, а стронций не был выявлен в трех из исследуемых образцов (Табл. 1, Рис.2).

По среднему содержанию в верхних горизонтах лесных почв Украинского Полесья металлы расположены в виде нисходящего ряда: $Ti > P > Mn > Zr > Ba > Cu > Zn > Cr > Ni > Li, V > Y, Pb > Nb > Co > Sn > Be > Yb > Sc > Mo$, а в образцах золы травянистых растений данного региона - $Mn > Ti > Sr > Ba > Zr > Cu > La > Pb > Cr > V > Ni > Sn > Mo > Co$ (Самчук та ін., 2007).

Усредненная последовательность для исследованных образцов болетальных грибов выглядит следующим образом: $Zn > Fe > Cu > Mn > Se > Mo > Ag > Cd > Sr > Hg > As$. Сравнение ее с предыдущими рядами свидетельствует об избирательном накоплении исследуемыми видами отдельных элементов, в частности, железа, меди, цинка и марганца.

Роль металлов в физиологических процессах чрезвычайно важна. Железосодержащие белки выполняют специфические жизненные функции: гемоглобин обеспечивает транспорт кислорода с кровью ко всем органам и тканям, миоглобин – запасание кислорода в связанном состоянии, белки-цитохромы ответственны за клеточное дыхание. Цинк в качестве кофермента принимает участие в десятках ферментативных реакций организма, влияет на синтез инсулина, обладает иммуностимулирующей, антиоксидантной активностью, улучшает зрение, память, внимание, снижает раздражительность, регулирует уровень тестостерона. Медь принимает участие в ферментативных реакциях, процессах кроветворения, дыхания, обмена веществ. Недостаток ее в питании вызывает анемию и нарушение сердечной деятельности. *Mn* –

проявляет антиоксидантную, протираковую активность, он необходим для развития соединительной и костной тканей, репродуктивной функции, деятельности центральной нервной системы (Кольман, 2000; Перепелица, 2004). Учитывая высокое содержание данных металлов в плодовых телах болетальных грибов, необходимы дальнейшие исследования степени их доступности организму человека.

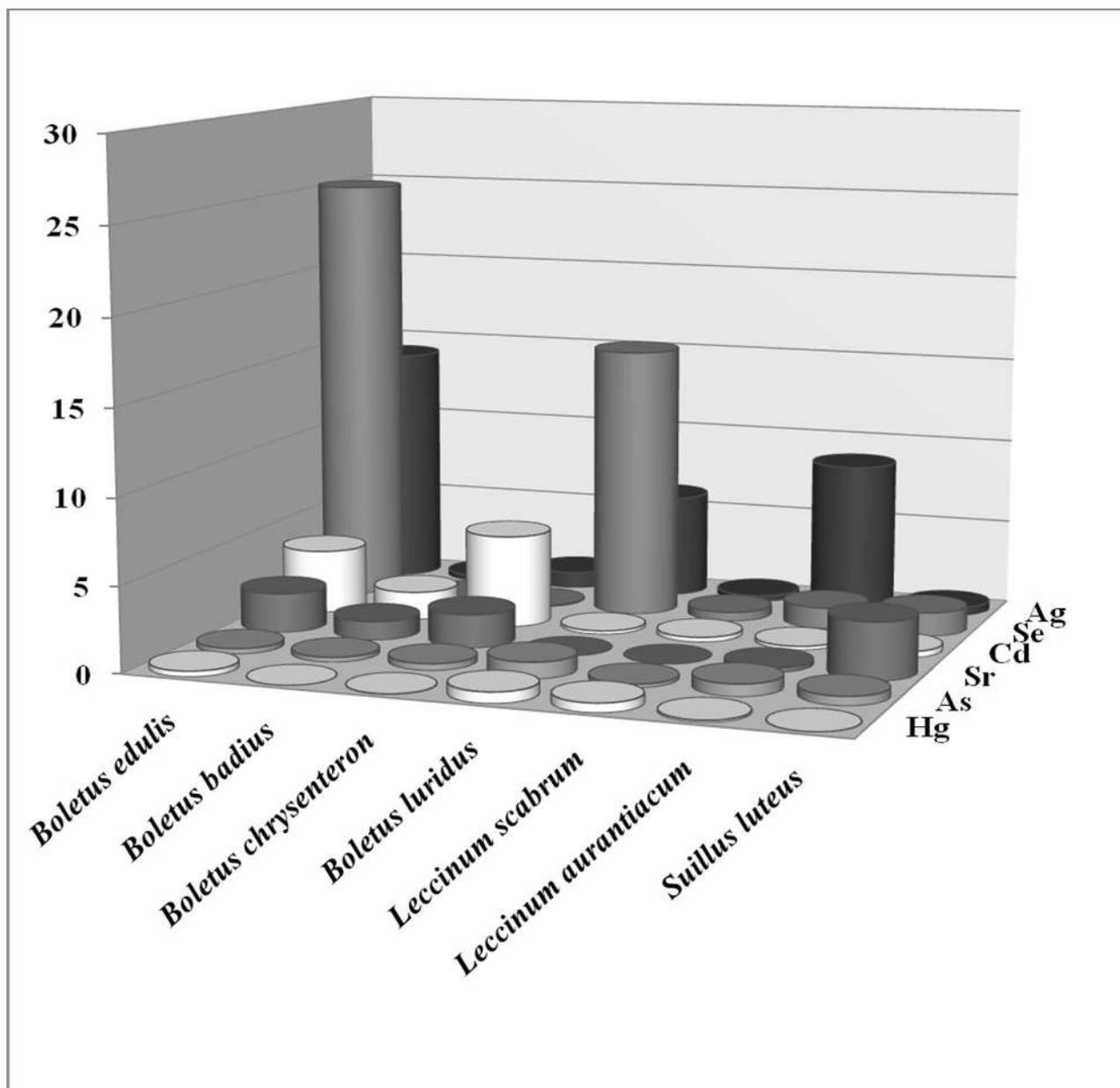


Рис. 2. Содержание микроэлементов в плодовых телах болетальных грибов (мг/кг с.в.).

Плодовые тела *B. edulis* и *B. luridus* содержали значительно больше серебра (от 6,0455 до 23,9255, ср. - 13,228 мг/кг с.в.), чем другие исследуемые виды. В среднем содержание серебра в них было в 25 раз выше, чем у *B. badius* и *B. chrysenteron*. Как известно, серебро, даже в малых концентрациях имеет выраженное антисептическое действие. Среднесуточное поступление *Ag* в организм человека - 20 мкг (Перепелица, 2004).

Ранее было показано, что молибден встречается в малых количествах и не у всех видов грибов (Соломко и др., 1986). Поэтому наличие этого микроэлемента в плодовых телах исследуемых видов (при достаточно высоком уровне вариабельности - от 30,159 у *L. aurantiacum* до 0,21 у *B. chrysenteron*, ср. - 8,13 мг/кг с.в.) может свидетельствовать о специфичности его накопления видами семейства *Boletaceae* и *Suillaceae*. Биологическая роль *Mo* состоит в участии в обменных процессах, антиоксидантном действии, способности ускорять распад пуринов и выводить из организма мочевую кислоту (профилактика подагры). Молибден входит в состав ряда ферментов, принимает участие в тканевом дыхании, синтезе аскорбиновой кислоты, усиливает действие гормонов гипофиза, инсулина, предотвращает отложение холестерина в стенках сосудов (Перепелица, 2004).

Полученные нами данные свидетельствуют о достаточно высоких уровнях накопления токсичных элементов - кадмия (максимальные значения отмечены у *B. edulis* - до 6,12 мг/кг с.в. и *B. chrysenteron* - 5,4325 мг/кг с.в., табл. 2; рис. 4) и ртути (максимальное значение у *B. luridus* - 0,646 мг/кг с.в.). При этом, по литературным данным, у некоторых видов семейств *Agaricaceae*, *Tricholomataceae* и *Amanitaceae* наблюдаются еще более высокие уровни накопления кадмия. Принимая во внимание допустимую недельную дозу *Cd* - до 0,49 мг (согласно стандартам ВОЗ, цит. по Yilmaz et al., 2003), употребление в пищу 100 г сухих, или около 1 кг свежих болетальных грибов в течение недели достаточно безопасно с точки зрения содержания в них кадмия.

Таблица 2. Содержание кадмия в грибах (мг/кг с.в.).

Порядок, семейство, вид	<0,5	0,5-1	1-5	5-10	10-20	20-50	>50	Источник
Порядок Boletales, семейство Boletaceae								
<i>Boletus edulis</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Kalač, Svoboda, 2000
-"-								Alonso et al., 2004
<i>Boletus luridus</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Kalač et al., 2004a
<i>Boletus pinicola</i>								Kalač, Svoboda, 2000
<i>Boletus aestivalis</i>								Kalač, Svoboda, 2000
<i>Leccinum aurantiacum</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
<i>Leccinum scabrum</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Kalač, Svoboda, 2000; Svoboda et al., 2006
<i>Boletus badius</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Svoboda et al., 2006
<i>Boletus chrysenteron</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Svoboda et al., 2006
Семейство Suillaceae								
<i>Suillus luteus</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Kalač, Svoboda, 2000
Порядок Agaricales, семейство Agaricaceae								
<i>Agaricus sp.</i>								(100-300 мг!) Seeger, 1982
<i>Agaricus arvensis</i>								Kalač, Svoboda, 2000; Kalač et al., 2004b

<i>Agaricus bisporus</i>								Kalač et al., 2004a
<i>Agaricus bitorquis</i>								Kalač et al., 2004a
<i>Agaricus campestris</i>								Kalač et al., 2004b
<i>Agaricus silvaticus</i>								Kalač et al., 2004b
-"-								(149 мг!) Svoboda et al., 2006
<i>Agaricus silvicola</i>								Kalač et al., 2004b
-"-								Alonso et al., 2004
-"-								Kalač, Svoboda, 2000
<i>Agaricus macrosporus</i>								Alonso et al., 2004
<i>Macrolepiota procera</i>								Kalač, Svoboda, 2000
-"-								Yamac et al., 2007
<i>Macrolepiota rhacodes</i>								Kalač, Svoboda, 2000
Семейство Amanitaceae								
<i>Amanita caesarea</i>								Yamac et al., 2007
<i>Amanita rubescens</i>								Svoboda et al., 2006
Семейство Tricholomataceae								
<i>Lepista nuda</i>								Svoboda et al., 2006
<i>Marasmius oreades</i>								Kalač, Svoboda, 2000; Svoboda et al., 2006

Среди исследованных образцов, *B. edulis* и *B. luridus* содержали на порядок выше *Hg*, чем другие виды (ср. – 0,41 мг/кг с.в.), т.е. им была свойственна определенная видоспецифичность накопления. По данным литературы, высокое содержание ртути обнаружено у *Calvatia excipuliformis*, *Sarcodon imbricatus*, *Boletus edulis* и *B. badius*, в шляпках

которых было соответственно 4,4, 2,3, 2,3 и 2 мг/кг с.в. *Hg* (Falandysz, Bielawski, 2001; Chudzynski et al., 2009). Самые высокие концентрации этого элемента выявлены у *Agaricus arvensis* – 2-20 мг/кг с.в., *Agaricus campestris* – 1-10 мг/кг с.в., *Calocybe gambosa*– 5-20 мг/кг с.в. и *Lepista nuda* – 2-20 мг/кг с.в. (Kalač, Svoboda, 2009). Учитывая существующую тенденцию к накоплению ртути видами рода *Boletus*, рекомендован контроль содержания этого элемента в плодовых телах, произрастающих на антропогенно загрязненных территориях Украины.

Согласно полученным данным, содержание мышьяка находилось в пределах от 0,958 мг/кг с.в (*B. luridus*) до 0,148 (*B. edulis*). Повышенное содержание *As* в плодовых телах дикорастущих грибов ранее было обнаружено у *Hebeloma sp.* – 17,93, *Lactarius deliciosus* – 12,31 и *Gyroporus castaneus* – 6,01 мг/кг с.в. (Костычев, 2009).

В последние годы интерес ученых прикован к селену, который благодаря выраженным противоопухолевым и антиоксидантным свойствам, рассматривается как один из важнейших биологически значимых микроэлементов в составе пищевых продуктов и создаваемых БАДов. В частности, разрабатываются грибные биотехнологии, направленные на получение мицелиальной биомассы культивируемых видов (главным образом, лигнотрофных), обогащенной селеном.

В то же время, нелишне заметить, что селен относится к высокотоксичным микроэлементам, потому при разработке подобных подходов, очень важным является расчет дозы. Среди дикорастущих и культивируемых видов максимальные концентрации *Se* отмечены в плодовых телах *B. edulis*, *Amanita muscaria*, *Macrolepiota procera*, *Stropharia rugosoannulata*, *Marasmius oreades* (Иванов, Блинохватов, 2003; Соломко и др., 1986; Самчук и др., 2006; Falandysz, 2008; Petrini et al., 2009). Анализ полученных нами данных свидетельствует о том, что содержание *Se* в плодовых телах *B. edulis* (от 32,485 до 17,9485; ср. - 25,219 мг/кг с.в.) и *B. luridus* – 15,9 мг/кг с.в. существенно превышало таковое не только в других дикорастущих и культивируемых видах, но и в плодовых телах других болетальных грибов (Рис. 2, Табл. 4.).

Таблица 3. Содержание Se в грибах (мг/кг с.в.).

Порядок, семейство, вид	<0,5	0,5-1	1-5	5-10	10-20	20-50	>50	Источник
Порядок Boletales, семейство Boletaceae								
<i>Boletus edulis</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Falandysz, 2008
-"-								Иванов, Блинохватов, 2003
-"-								Petrini et al., 2009
-"-								Wuilloud et al., 2004
<i>Boletus luridus</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Petrini et al., 2009
<i>Boletus pinicola</i>								Kalač, 2010
<i>Boletus aestivalis</i>								Kalač, 2010
-"-								Petrini et al., 2009
<i>Leccinum aurantiacum</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Falandysz, 2008
<i>Leccinum scabrum</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Falandysz, 2008
<i>Boletus badius</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Falandysz, 2008
-"-								Kalač, 2010
<i>Boletus chrysenteron</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
семейство Suillaceae								
<i>Suillus luteus</i>								Гродзинская, Самчук, Сырчин
-"-								Petrini et al., 2009
-"-								Falandysz, 2008
Порядок Agaricales, семейство Agaricaceae								
<i>Agaricus bisporus</i>								Falandysz, 2008
<i>Macrolepiota procera</i>								Соломко и др., 1986
-"-								Falandysz, 2008
Семейство Amanitaceae								
<i>Amanita muscaria</i>								Соломко и др., 1986
-"-								Иванов, Блинохватов, 2003
<i>Amanita strobiliformis</i>								Falandysz, 2008

Можно предположить, что использование в народной медицине противоопухолевого действия *B. edulis* и *A. muscaria* (Hobbs, 1995; Wasser, 2002; Dai et al., 2009), связано не только со специфическим действием грибных полисахаридов, но и с высоким содержанием селена. Безусловно, соединения селена в плодовых телах и степень их доступности организму человека должны быть изучены отдельно.

Выводы

1. Масс-спектрометрический анализ представителей порядка *Boletales* показал, что они являются коллективными сорбентами *Fe, Cu, Zn, Mn* и селективными сорбентами *Mo* и *Se*.
2. Установлена видоспецифичность накопления *Se, Ag* и *Hg* *B. edulis* и *B. luridus*.
3. Полученные данные свидетельствуют о том, что съедобные виды порядка *Boletales* являются источником жизненно важных минеральных элементов, а повышенное содержание *Se* и *Mo* свидетельствует о дополнительной ценности этих грибов в качестве лечебной пищевой добавки.

Литература

- Иванов А.И., Блинохватов А.Ф.** О роли базидиальных макромицетов в трансформации ультрамикроэлементов в экосистемах. I. Биоабсорбция селена// Микол. и фитопатол. - 2003. - 37, 1. - С. 70-75.
- Кольман Я., Рем К.-Г.** Наглядная биохимия. М.:Мир, 2000. - 469 с.
- Костычев А.А.** Возможность использования базидиальных макромицетов в качестве биоиндикаторов загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами и мышьяком// Вестник ОГУ. - 2009. - 1. - С. 108-112.
- Пономаренко О.М., Самчук А.І., Красюк О.П., Макаренко Т.І., Антоненко О.Г.** Аналітичні схеми пробо підготовки гірських порід та мінералів і визначення в них мікроелементів методом мас-спектрометрії з індукційно зв'язаною плазмою (ISP-MS) // Мінерал. журн. - 2008, №4. - С. 97-103.

Перепелиця О.П. Екохімія та ендоекологія елементів: Довідник з екологічного захисту. – К. – НУХТ, Екохім, 2004. – 736 с.

Соломко Э.Ф., Гродзинская А.А., Пащенко Л.А., Пчелинцева Р.К. Минеральный состав некоторых видов культивируемых и дикорастущих грибов класса *Basidiomycetes* //Микол. фитопатол. - 1986, 6. - С. 474-478.

Самчук А.І., Кураєва І.В., Єгоров О.С., Манічев В.І., Стадник В.О., Строй А.М., Красюк О.П., Худайкулова О.О., Огар Т.В., Білик В.В., Батієвський Б.О. Важкі метали у ґрунтах Українського Полісся та Київського мегаполісу. К.: Наукова думка, 2006. - 108 с.

Alonso J., García M.A., Pérez-López M., Melgar M.J. Acumulación de metales pesados en macromicetos comestibles y factores que influyen en su captación // Rev. Toxicol. - 2004. - **21**. - P. 11-15.

Bellion M., Courbot M., Jacob C., Blaudez D., Chalot M. Extracellular and cellular mechanisms sustaining metal tolerance in ectomycorrhizal fungi //FEMS Microbiology Letters . - 2006, 254. - P.173-181.

Chudzynski K., Bielawski L., Falandysz J. Mercury Bio-Concentration Potential of Larch Bolete, *Suillus grevillei*, Mushroom //Bull. Environ. Contam. Toxicol. - 2009, 83. - P.275-279.

Collin-Hansen Ch., Andersen R.A., Steinnes E. Molecular defense systems are expressed in the king bolete (*Boletus edulis*) growing near metal smelters//Mycologia. - 2005. - **97**, N 5. - P.973-983.

Collin-Hansen Ch., Andersen R.A., Steinnes E. Damage to DNA and lipids in *Boletus edulis* exposed to heavy metals // Mycol. Res. - 2005, 109. - P.1386-1396.

Collin-Hansen Ch., Pedersen S.A., Andersen R.A., Steinnes E. First report of phytochelatins in a mushroom: Introduction of phytochelatins by metal exposure in *Boletus edulis* //Mycologia. - 2007, 99. - P.161-174.

Falandysz J. Selenium in edible mushrooms // J. Env. Sci. Health. - 2008. - **26**, N 3. - P. 256-299.

Falandysz J., Bielawski L. Mercury content of wild edible mushrooms collected near the town of Augustow // Pol. J. Env. Stud.. - 2001. - **10**, N 1. - P. 67-71.

Gabriel J., Baldrian P., Rychlovský P., Krenželok M. Heavy metal Content in wood-decaying fungi collected in Prague and in the National Park Sumava in the Czech Republic // Bull. Env. Contam. Toxicol. - 1997. - 59. - P. 595-602.

Hobbs Ch. Medicinal mushrooms: an exploration of tradition, healing and culture. Santa Cruz. Second Ed. Botanical Press, 1995. - 250 p.

Kalač P. Chemical composition and nutritional value of European species of wild growing mushrooms: a review// Food Chem. - 2009, 113. - P.9-16.

Kalač P. Trace element contents in European species of wild growing edible mushrooms: A review for the period 2000-2009// Food Chem. - 2010, 122. - P. 2-15.

Kalač P., Svoboda L. A review of trace element concentrations in edible mushrooms //Food Chem. - 2000, N 69. - P. 273-281.

Kalač P., Svoboda L., Havličková B. Contents of detrimental metals mercury, cadmium and lead in wild growing edible mushrooms: a review // Energy Education Sci. Techn.. - 2004. - **13**, N 1. - P. 31-38.

Kalač P., Svoboda L., Havličková B. Content of cadmium and mercury in edible mushrooms// J. Appl. Biomed. - 2004, 2. - P. 15-20.

Petrini O., Cocchi L., Vescovi L., Petrini L. Chemical elements in mushrooms: their potential taxonomic significance // Mycol. Progr. - 2009. - **8**, N 3. - P. 171-180.

Seeger R. Toxic heavy metals in mushrooms// Deutsch. Apoth. Z. - 1982, 122 - S. 1835-1844.

Svoboda L., Havličková B., Kalač P. Content of cadmium, mercury and lead in edible mushrooms growing in a historical silver-mining area // Food Chem. - 2006, 96. - P.580-585.

Wasser S.P. Medicinal mushrooms as a source of antitumor and immunomodulating polysaccharides// Appl. Microbiol. Biotechn. - 2002, 60. - P. 258-274.

Wuilloud R.G., Kannamkumarath S.S., Caruso J.A. Multielemental Speciation Analysis of Fungi Porcini (*Boletus edulis*) Mushroom by Size Exclusion Liquid Chromatography with Sequential On-line UV-ICP-MS Detection // J. Agric. Food Chem. - 2004, 52 – P. 1315-1322.

Yamaç M., Yıldız D., Sarikürkçü C. et al. Heavy metals in some edible mushrooms from the Central Anatolia, Turkey // Food Chem.. - 2007, 103 - P. 263-267.

Yilmaz F., Isiloglu M., Merdivan M. Heavy metal levels in some macrofungi // Turk. J. Bot. - 2003, 27. - P.45-56.

Г.А. Гродзинська, А.І. Самчук, С.О. Сирчін

ВМІСТ МІНЕРАЛЬНИХ ЕЛЕМЕНТІВ У ПЛОДОВИХ ТІЛАХ ПРЕДСТАВНИКІВ ПОРЯДКУ *BOLETALES*

Наведені дані щодо вмісту Fe, Cu, Zn, Mn, Mo, Se, Ag, Cd, Hg, Sr, As у плодових тілах 7 цінних їстівних видів з порядку *Boletales*. Відмічена видоспецифічність накопичення Se, Ag і Hg білим грибом і дубовиком.

G.A. Grodzynska, A.I. Samchuk, S.O. Syrchin

MINERAL ELEMENTS CONTENT IN *BOLETALES* SPECIES FRUITING BODIES.

The chapter presents data on Fe, Cu, Zn, Mn, Mo, Se, Ag, Cd, Hg, Sr, and As content in the fruiting bodies of seven valuable edible *Boletales* species. It was noted that accumulation of Se, Ag and Hg by *Boletus edulis* and *B. luridus* occurs in species-specific ways.

В. Т. БИЛАЙ¹, В.М. КУХАРСКИЙ², Т.В. БЕРЕГОВАЯ², ИВАЩЕНКО С.Г.³

¹ – Институт ботаники им. Н. Г. Холодного, Национальная академия наук, Киев, Украина, billvictor@ukr.net.

² – НДЛ «Фармакологии и экспериментальной патологии» Отделения биологических и биомедицинских технологий ННЦ «Институт биологии» Киевского национального университета имени Тараса Шевченко, vitaliy@univ.kiev.ua , tberegova@mail.ru

³ – Шампиньонный комплекс ООО «Валентина», г. Васильков

СТРЕССПРОТЕКТОРНЫЕ СВОЙСТВА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЛЕКАРСТВЕННЫХ ГРИБОВ

*В острых экспериментах на крысах исследовано влияние 7-ми дневного введения сухого порошка (200 мг / кг) плодовых тел грибов *Agaricus bisporus* (J.Lge) Imbach, *Auricularia politricha* (Mont.) Sacc., *Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) S.F. Gray, *Lentinus edodes* (Berk.) Singer и *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) P. Kumm. на развитие нейродистрофических поражений, вызванных водно-иммобилизационным стрессом. Установлено, что площадь язв и длина эрозий под влиянием *L. edodes*, *P. ostreatus*, и *G. frondosa* соответственно, уменьшалась на 87,1%, 76,2% и 68,3%. *L. edodes* и *G. frondosa* уменьшали длину эрозий на 71,5% и 70,7% соответственно. Сделан вывод о том, что исследованные грибы являются естественными стресспротекторами, а обнаруженные их гастропротекторные свойства следует широко использовать в диетическом питании больных язвенной болезнью желудка и двенадцатиперстной кишки, как в период обострения, так и с целью профилактики рецидива.*

Ключевые слова: плодовые тела, порошок, *Agaricus bisporus*, *Auricularia politricha*, *Grifola frondosa*, *Lentinus edodes* и *Pleurotus ostreatus*, гастропротекторные свойства, язвенная болезнь, желудок, двенадцатиперстная кишка, стресс.

Введение

Фармакологическая коррекция стресса – новое направление поиска и использования лекарственных средств, направленных на ограничение отрицательного влияния на организм человека чрезвычайных факторов самого разного происхождения. Такие препараты необходимы для профилактики и лечения последствий экологических и техногенных катастроф, оперативных и стоматологических вмешательств. Они могут использоваться в любых ситуациях, которые вызывают психоэмоциональный стресс и напряжение механизмов адаптации. Стресспротекторные средства – это фармакологические средства, которые ослабляют влияние стрессоров на организм, благоприятствуют нормализации нарушенных функций и, тем самым, предупреждают «болезни цивилизации» (Киричек и др., 2009).

К стресспротекторным препаратам относятся разнообразные фармакологические средства, неоднородные по химической структуре и механизмам действия. В частности, антистрессовое влияние оказывают нейролептики, транквилизаторы, седативные препараты, ноотропы, регуляторные пептиды, блокаторы α - и β -адренорецепторов, природные и синтетические антиоксиданты. Наиболее эффективные группы стресспротекторных препаратов имеют значительное побочное действие и определенные ограничения для применения. Например, для «типичных» нейролептиков характерным является такой побочный эффект как нарушение функции экстрапирамидной системы. А именно, возникает паркинсонизм и другие двигательные нарушения. К большинству нейролептиков развивается привыкание. Нейролептики противопоказаны при патологии печени, почек, при сердечно-сосудистых заболеваниях с явлениями декомпенсации, при органических заболеваниях центральной нервной системы, при нарушениях кровообращения. При использовании транквилизаторов могут наблюдаться сонливость, замедление двигательных реакций, нарушение

памяти, слабость, головная боль, тошнота, нарушение менструального цикла, снижение половой потенции, кожные высыпания. При длительном приеме транквилизаторов (бензодиазепинов) развивается привыкание, возможно возникновение лекарственной зависимости - психической и физической (Харкевич, 1999). Другие группы стресспротекторных препаратов имеют более умеренное успокоительное действие, при этом некоторые из них имеют также побочное действие и противопоказания к назначению. То есть, существует необходимость в расширении арсенала стресспротекторных препаратов за счет эффективных веществ без побочного действия и противопоказаний к применению.

Обсуждая проблему стресспротекторных препаратов без побочного действия, ученые пришли к выводу, что химически синтезированные препараты можно заменить продуктами функционального питания. Действительно, научный прогресс позволяет легче находить связь между биохимическими структурами, которые естественным образом встречаются в продуктах питания, и их влиянием на здоровье. Кроме того, затраты на медицинскую помощь увеличиваются с каждым днем, поэтому люди становятся все более заинтересованными в самостоятельном поддержании здоровья.

Таким образом, изучение и введение в ежедневный рацион человека современных продуктов функционального питания, обладающих стресспротекторным действием, имеет не только научное, но и важное практически-социальное значение, в том числе и потому, что к продуктам питания не возникает привыкания.

Среди продуктов функционального питания особое место принадлежит высшим грибам. В последнее время они привлекают внимание не только как функциональное питание, но и как источник для разработки новых лекарств (Wasser, Weis, 1999; Вассер, 2011). Съедобные грибы являются ценным источником биологически активных соединений (Dóill et al., 2005). Не последняя роль среди этих грибов принадлежит таким видам, как *A. bisporus*, *A. politricha*, *G. frondosa*, *L. edodes* и *P. ostreatus*.

Биологически активные вещества (БАВ), содержащиеся в грибах, уменьшают уровень холестерина в крови, предотвращают накопление в сыворотке крови триглицеридов, уменьшая тем самым риск развития сердечно-сосудистых заболеваний (Mizuno, 1999; Wasser, Weis, 1999; Stamets, 2005; Вассер, 2011).

Кроме этого БАВ грибов, уменьшают повреждения ДНК, снижают концентрацию канцерогенов, подавляют рост раковых клеток, инактивируют свободные радикалы, стимулируют иммунную систему и вызывают апоптоз опухолевых клеток. Стимуляция иммунной системы биологически активными веществами съедобных грибов защищает организм от простуды, гриппа, инфекций и даже СПИДа путем ингибирования репликации вирусов. Кроме того, грибы оказывают антибактериальное, противогрибковое и противовоспалительное действие (Wasser, 2010; Вассер, 2011; Borchers et al., 2008; Sugiyama et al., 2010).

Лечебные свойства грибов обусловлены наличием в плодовых телах специфических полисахаридов, таких как бета-глюканы и хитозаны. Бета-глюканы принадлежат к семейству полисахаридов мономеров D-глюкозы, соединенных посредством бета-гликозидных связей. Бета-глюканы отличаются между собой по молекулярной массе, плотности и трехмерной структуре. Их биологическая активность зависит, прежде всего, от типа и конфигурации связей между остатками сахаров, степени разветвленности боковых цепей биополимеров, молекулярной массы полисахаридов, растворимости в воде (Woo et al., 2010). Наиболее активной формой бета-глюканов является бета-1,3/1,6 глюкан, в молекуле которого глюкоза привязана к позициям 1 и 3, а в позициях 1 и 6 молекула имеет ответвления (Bohn, VeMille, 1995). Достаточно много данного типа бета-глюканов в *P. ostreatus* и некоторых других видов, что делает их весьма привлекательными в качестве источника получения этих веществ (Вассер, 2011).

Бета-глюканы не подвергаются ферментативной фрагментации в

желудочно-кишечном тракте. Они захватываются клетками слизистой оболочки кишечника и активно переносятся в подслизистый слой, где при помощи специфических рецепторов взаимодействуют с макрофагами, активируют их, а через них – лимфоциты, ответственные за защиту эндотелия, то есть за местный иммунитет (Seijelid et al., 1981; Young et al., 2001). Благодаря механизму репопуляции активированные лимфоциты из слизистой оболочки кишечника диссеминируют в слизистые оболочки различных органов, обеспечивая, таким образом, их защиту от инфекций (Беседнова и др., 2000). С одной стороны, активируется фагоцитарная функция макрофагов, с другой – начинают усиленно вырабатываться цитокины (интерлейкины, интерферон, фактор некроза опухолей-альфа, факторы ангиогенеза, фактор роста эпидермальных клеток), являющиеся сигналом для других клеток иммунной системы, например Т-лимфоцитов (Okazaki et al., 1995; Williams, 1997; Lehne et al., 2006).

Часть бета-глюканов с током крови через воротную вену попадают в печень, где захватываются Купферовскими клетками, которые в ответ на взаимодействие с полисахаридами выделяют цитокины, активирующие системный иммунитет. Так, в частности бета-1,3/1,6-глюкан стимулирует продукцию фактора некроза опухоли, который, в свою очередь, активирует моноцитарную систему иммунитета (Sandula et al., 1995).

Таким образом, бета-глюканы активируют как местный иммунитет, обеспечивая защиту организма от вторжений антигенов, так и системный иммунитет, что приводит к уничтожению уже проникшего внутрь организма чужеродного генетического материала и восстановлению иммунного гомеостаза (Babineau et al., 1994; deFelippe Júnior et al., 1993). При этом следует подчеркнуть отличительную особенность иммуномодулирующего действия бета-1,3/1,6-глюкана, которая состоит в адекватном повышении активности иммунной системы без ее чрезмерной стимуляции, что нередко служит причиной возникновения аутоиммунных заболеваний (Brown, Gordon, 2001; Brown et al., 2002; Meira et al., 1996).

Учитывая известные данные о том, что, во-первых, стресс ослабляет иммунитет, а во-вторых, одним из проявлений стресса являются поражения слизистой оболочки желудка, целью данного исследования было изучить лечебно-профилактическое действие грибов *A. bisporus*, *A. politricha*, *G. frondosa*, *L. edodes*, *P. ostreatus* на поражения слизистой оболочки желудка у крыс, вызванные стрессом.

Проведение экспериментов отвечало нормативам Конвенции по биоэтике Совета Европы (1997 г.), Хельсинской декларации Всемирной Медицинской Ассоциации (1996 г.), Европейской конвенции о защите позвоночных животных, которые используются для экспериментальных и других научных целей (Страсбург, 1985), общим этическим принципам экспериментов на животных, утвержденных Первым Национальным конгрессом Украины по биоэтике (Киев, 2001 года), международным соглашениям и национальному законодательству в этой области (Покровский, 1997; Рекомендации Комитета..., 2000; Мальцев и др., 2001; Сторожков, Малышева, 2001).

Материалы и методы

В опытах использовали пять коммерческих видов грибов *A. bisporus*, *A. politricha*, *G. frondosa*, *L. edodes*, *P. ostreatus*. Эти виды выращивались на компосте или целлюлозо-лигнин содержащих субстратах в культивационных камерах, при оптимальных для каждого гриба параметрах – температуры, влажности, вентиляции и др. (Бухало и др., 2004; Stamets, 2000, 2005). Плодовые тела (среднего размера) высушивали при температуре 40-50°C и затем измельчали до порошковидной консистенции.

Исследования проводили на 36-ти белых нелинейных крысах-самцах весом 150-200 г, которые содержались в стандартных условиях вивария и имели свободный доступ к пище и воде. Крысы рандомизировано были разделены на 6 групп по 6 в каждой. Эксперимент длился 7 дней, в течении которых животным контрольной

группы перорально вводили плацебо (желе крахмала), а животным остальных 5-ти групп перорально соответственно вводили сухой порошок грибов *A. bisporus*, *A. politricha*, *G. frondosa*, *L. edodes*, *P. ostreatus*, смешанный с желе крахмала как носителем. Интерес к данным грибам обусловлен несколькими причинами: во-первых, их широко культивируют в мире, во-вторых, они имеют высокую гастрономическую ценность, и, наконец, они являются источником ценных фармацевтических веществ (Kurpusamy, 2009). Желе крахмала готовили следующим образом: 300 мг крахмала смешивали с 30 мл дистиллированной воды и на 3 минуты помещали в водяную баню при температуре 90 °С. Сухой порошок грибов из расчета 200 мг/кг смешивали с 0,5 мл желе крахмала. На 5-й день животных подвергали воздействию стресса. За 24 часа до начала стресса животных отсаживали на голод, сохраняя свободный доступ к воде. Все животные подвергались воздействию острого водно-иммобилизационного стресса (Hollands, 1986; Klenerova et al., 2007). Для этого животных помещали в металлические патроны с прозрачными перфорированными плексигласовыми окнами на концах. Патроны на 3 часа погружали в емкость с водой при температуре 22 °С, голова животных при этом оставалась над водой (Рис. 1). По окончании действия стресса животных высушивали и возвращали в клетки. Через сутки после последнего введения плацебо или суспензии желе крахмала с сухим порошком соответствующего гриба животных умертвляли путем введения летальной дозы наркоза (уретан). После этого животных вскрывали и доставали желудок, разрезали его по малой кривизне, выворачивали слизистой наружу и на гастроскопе при транслюминационном освещении макроскопически исследовали состояние слизистой оболочки желудка (увеличение x5).



Рис. 1. Животные в металлических патронах во время воздействия водно-иммобилизационного стресса.

Результаты

В слизистой оболочке желудка крыс регистрировали следующие виды поражений: язвы, эрозии и кровоизлияния. Измеряли площадь язв и длину эрозий в каждом желудке крыс. Рассчитывали среднюю площадь язв и среднюю длину эрозий на один желудок для каждой группы животных. В связи с небольшим объемом выборки, для проверки распределения на нормальность был использован W тест Шапиро-Уилксона. Вероятность ошибки первого рода $\alpha > 0,05$. Так как данные оказались нормально распределенными, статистический анализ выполнен при помощи t-теста для независимых выборок. Результаты считались достоверными при $p < 0,05$. Данные представлены в виде $M \pm SD$.

В результате проведенных исследований установлено, что в контрольной группе животных стресс вызывал образование в слизистой оболочке желудка многочисленных язв и эрозий. В группах крыс, которым вводили *P. ostreatus* (II группа), *L. edodes* (III группа), *G. frondosa* (IV группа), средняя площадь язв в одном желудке была

соответственно на 76,2%, 87,1% и 68,3% меньше, чем в контрольной группе, получавшей плацебо (Рис. 2). Семидневное введение крысам *A. bisporus* и *A. politricha* не влияло на площадь язв, вызванных водно-иммобилизационным стрессом.

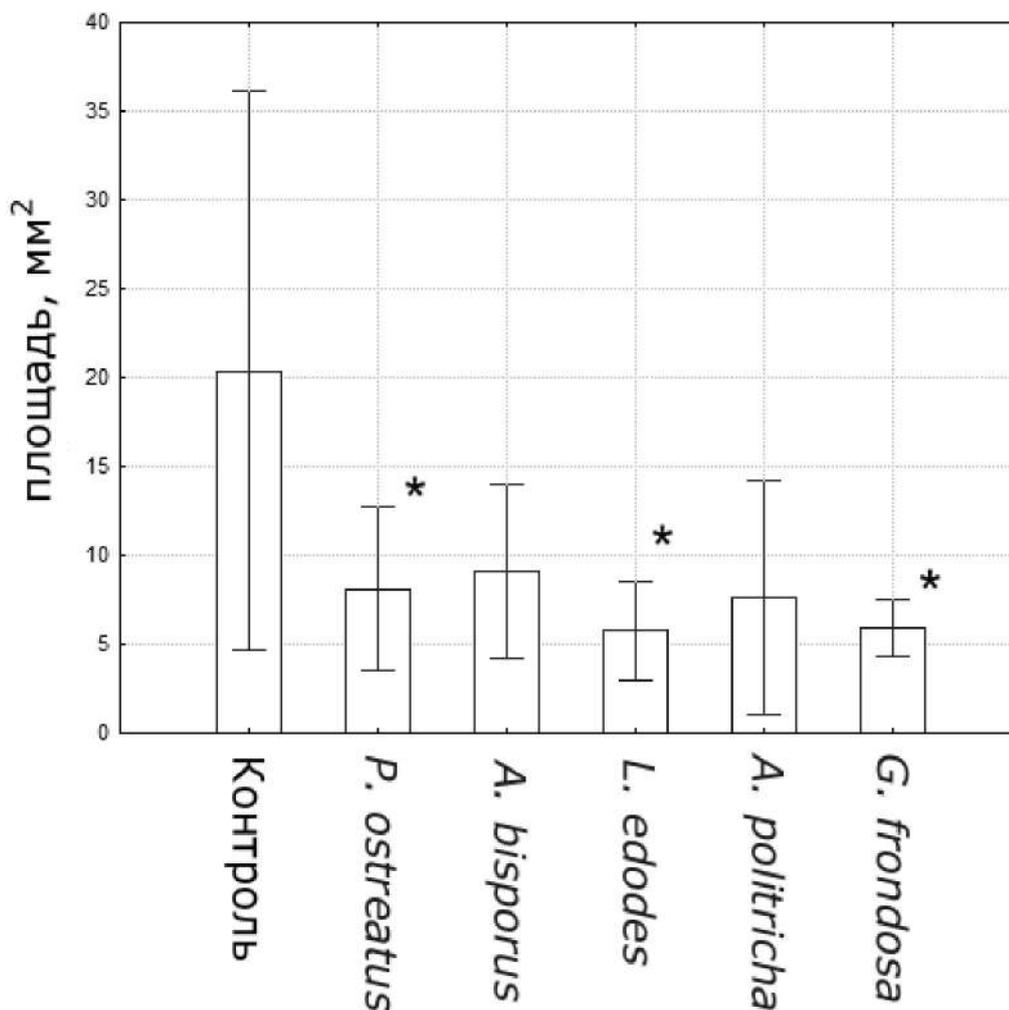


Рис. 2. Влияние *P. ostreatus*, *A. bisporus*, *L. edodes*, *A. politricha* и *G. frondosa* (200 мг/кг, внутрижелудочно) на площадь язв в слизистой оболочке желудка крыс, вызванных водно-иммобилизационным стрессом, $M \pm SD$. $P < 0.05$, по сравнению с контрольной группой животных, получавших плацебо в течение 7 дней; $n=6$ в каждой группе.

Что касается эрозий, то только 2 из 5 исследуемых грибов статистически достоверно влияли на длину эрозий в слизистой оболочке желудка крыс, после воздействия стресса. А именно: *L. edodes* и *G. frondosa* уменьшали длину эрозий на 71,5% и 70,7%, соответственно, (рис.3). В отношении эффектов *P. ostreatus*, *A. bisporus* и *A. politricha* на

длину эрозий, мы можем говорить только о тенденции к уменьшению, так как за счет большого разброса данных результаты были недостоверны.

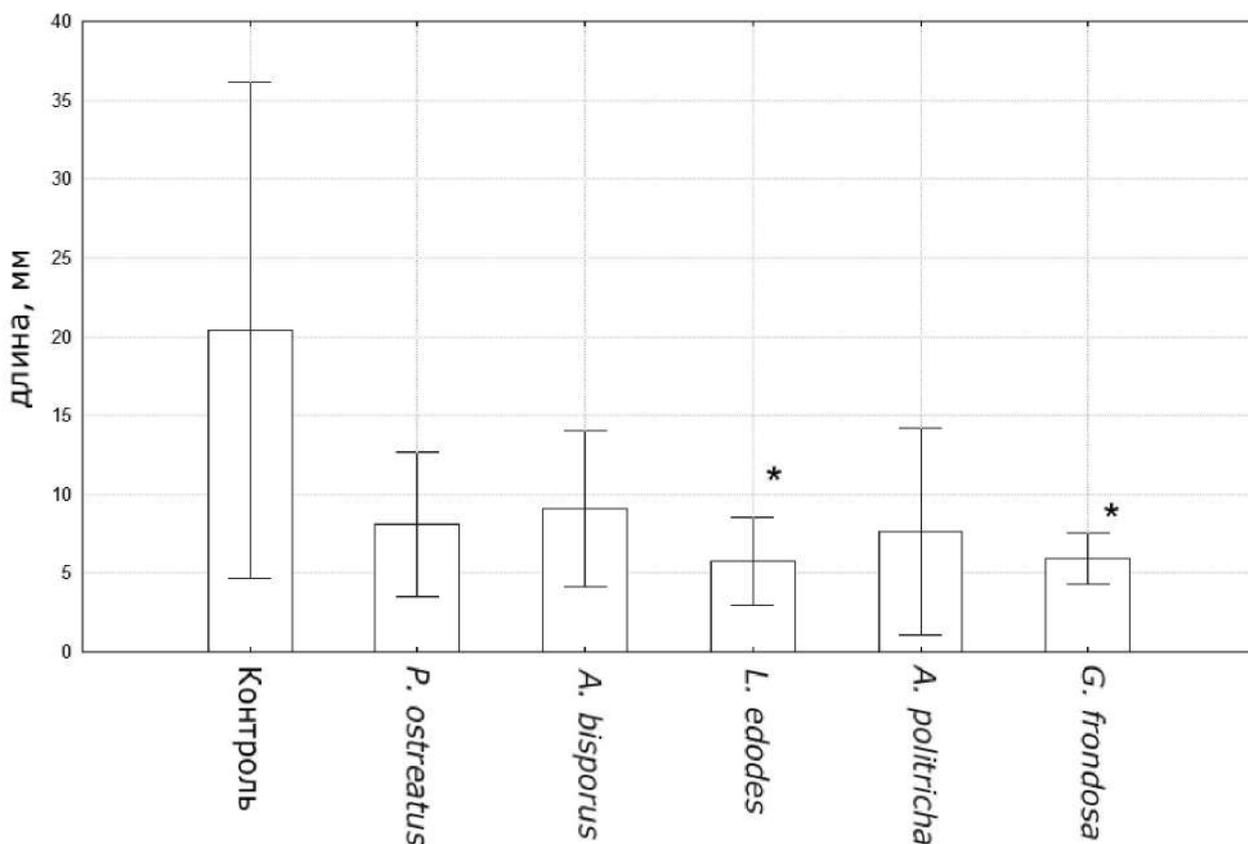


Рис. 3. Влияние *P. ostreatus*, *A. bisporus*, *L. edodes*, *A. politricha* и *G. frondosa* (200 мг/кг, внутрижелудочно) на длину эрозий в слизистой оболочке желудка крыс, вызванных водно-иммобилизационным стрессом, $M \pm SD$.

*** - $P < 0.05$, по сравнению с контрольной группой животных, получавших плацебо в течении 7 дней; $n=6$ в каждой группе.**

Полученные данные свидетельствуют о существенном гастропротективном действии *L. edodes*, *P. ostreatus* и *G. frondosa* в условиях действия стресса. Следует ожидать, что и в отношении других проявлений негативного влияния стресса на организм они также будут оказывать положительное влияние. Гастропротекторное действие грибов и соответствующее предположение можно объяснить следующим образом: стресс вызывает воспаление в слизистой оболочке желудка, проявлением которого является образование язв, эрозий и массивных

кровоизлияний, что приводит к повышенной экспрессии провоспалительных цитокинов, таких как интерлейкин-1, фактор некроза опухолей альфа и интерлейкин-6. Введение *L. edodes*, *P. ostreatus* и *G. frondosa* может тормозить этот эффект через регуляцию миграции клеток и освобождение факторов хемотаксиса для противовоспалительных агентов.

Выводы

Таким образом, плодовые тела *L. edodes*, *P. ostreatus* и *G. frondosa*, или порошок из них целесообразно включать в рацион питания людей, страдающих язвенной болезнью желудка и двенадцатиперстной кишки, как в период ремиссии, так и во время рецидивов, а также использовать их в качестве стресспротекторных средств.

Литература

- Беседнова Н.Н., Иванушко Л.А., Звягинцева Т.Н. и др.** Иммуностимулирующие свойства 1,3/1,6-β-D-глюканов // Антибиотики и химиотерапия. – 2011, № 2.- С. 37–44.
- Биомедицинская этика**/Под. ред.. Покровского В.И. – М. -1997. - 224 с.
- Бухало А.С., Бисько Н.А., Соломко Э.Ф. и др.** Культивирование съедобных и лекарственных грибов. Практические рекомендации. Киев:Чернобыльинтеринформ, 2004.- 128 с.
- Вассер С.П.** Лекарственные грибы. т. II. Сборник избранных публикаций (к 65-летию со дня рождения). К. - 2011. - 421 с.
- Киричек Л.Т., Дубенко Е.Г., Перепелица А.В. и др.** Перспективы клинического применения стресспротекторов // Международный медицинский журнал. – 2009, № 3. – С. 116-119.
- Мальцев В.И., Белоусов Д.Ю.** Этическая оценка методик проведения исследований // Еженедельник Аптека. – 2001. - **34**, 305. - С. 50-59.
- Рекомендации Комитета по этике, проводящим экспертизу биомедицинских исследований.** Женева.-2000 (Интернет-ресурс).
- Сторожков Г.И., Малышева Е.А.** Оценка методик проведения исследований // Качественная клиническая практика. – 2001, № 1. – С. 21-30.

- Харкевич Д.А.** Фармакология: Учебник. - 6-е изд. - М.: ГЭОТАРМедицина.- 1999. - 664 с.
- Babineau T.J., Marcello P., Swails W. et al.** Randomized phase I/II trial of a macrophage-specific immunomodulator (PGG-glucan) in high-risk surgical patients // *Ann. Surg.* - 1994. - 220, N 5.- P. 601-609.
- Bohn J.A., BeMille J.N.** (1- \rightarrow 3)- β -D-Glucans as biological response modifiers: a review of structure-functional activity relationships // *Carbohydrate Polymers.* - 1995. - 28, 1. - P. 3-14.
- Borchers A.T., Krishnamurthy A., Keen C.L., Meyers F.J., Gershwin M.E.** The immunobiology of mushrooms // *Exp. Biol. Med. (Maywood).* - 2008.- **233**, N 3 - P.259-76.
- Brown G.D., Gordon S.** Immune recognition. A new receptor for beta-glucans // *Nature.* - 2001. - **413**, N 6851. - P. 36-37.
- Brown G.D., Taylor P.R., Reid D.M. et al.** Dectin-1 is a major beta-glucan receptor on macrophages // *J. Exp. Med.* - 2002. - **196**, N 3.- P. 407-412.
- De Felipe Júnior J., da Rocha e Silva Júnior M., Maciel F.M. et al.** Infection prevention in patients with severe multiple trauma with the immunomodulator beta 1-3 polyglucose (glucan) // *Surg. Gynecol. Obstet.* - 1993.- **177**, N 4.- p. 383-388.
- Dóll M., Hauss R., Spermezan R.** Anwendungsbeobachtung: Immunmodulierende Wirkung von (1,3),(1,6)- β -D-Glucan-Gezeigtander Neopterin und b-Defensin-Synthese // *Naturheilpraxis.* - 2005. - 5.- P. 676-681.
- Hollands C.** The Animals (scientific procedures) Act 1986.// *Lancet.* Jul. 5.- 1986.-**2**, 8497.- P. 32-33.
- Klenerova V., Sida P., Krejci I., Hlinak Z., Hynie S.** Effects of two types of restraint stress on spontaneous behavior of Sprague-Dawley and Lewis rats // *J. Physiol. Pharmacol.* - 2007.-**58**, N 1.- P. 83-94.
- Kuppusamy U.R., Chong Y.L., Mahmood A.A., Indran M., Abdullah N., Vikineswary S.** *Lentinula edodes* (Shiitake) mushroom extract protects against hydrogen peroxide induced cytotoxicity in peripheral blood mononuclear cells // *Indian J. Biochem. Biophys.* - 2009. - **46**, N 2.- P.161-165.
- Lehne G., Haneberg B., Gaustad P. et al.** Oral administration of a new soluble branched beta-1,3-D-glucan is well tolerated and can lead to increased salivary concentrations of immunoglobulin A in healthy volunteers // *Clin. Exp. Immunol.* - 2006.- **143**, N 1.- P. 65-69.
- Meira D.A., Pereira P.C., Marcondes-Machado J. et al.** The use of glucan as immunostimulant in the treatment of paracoccidioidomycosis.// *Amer. J. Trop. Med. Hyg.* - 1996. - **55**, N 5.- P. 496-503.

- Mizuno T.** The extraction and development of antitumor-active polysaccharides from medicinal mushrooms in Japan (review) // *Int. J. Med. Mushr.* - 1999. - **1**.- P. 9-29.
- Okazaki M., Adachi Y., Ohno N., Yadomae T.** Structure-activity relationship of (1->3)-beta-D-glucans in the induction of cytokine production from macrophages, *in vitro* // *Biol. Pharm. Bull.*-1995. - **18**, N 10. - P. 1320-1327.
- Sandula J., Machová E., Hříbalová V.** Mitogenic activity of particulate yeast beta-(1->3)-D-glucan and its water-soluble derivatives // *Int. J. Biol. Macromol.*-1995.- **17**, N 6.- P. 323-326.
- Seijelid R., Bögwald J., Lundwall A.** Glycan stimulation of macrophages *in vitro* // *Exp. Cell. Res.* - 1981.- **131**, N 1.- P. 121-129.
- Stamets P.** *Growing Gourmet and Medicinal Mushrooms.* Berkeley: Ten Speed Press, 2000.- 574 p.
- Stamets P.** Notes on Nutritional Properties Of Culinary-Medicinal Mushrooms // *Int. J. Med. Mushr.* - 2005. - 7.- P. 103-110.
- Sugiyama A., Hata S., Suzuki K. et al.** Oral administration of paramylon, a beta-1,3-D-glucan isolated from *Euglena gracilis* Z inhibits development of atopic dermatitis-like skin lesions in NC/Nga mice // *J. Vet. Med. Sci.* - 2011. - **72**, N 6.- p. 755-763.
- Wasser S.P., Weis L.** Medicinal properties of substances occurring in higher Basidiomycetes mushrooms: current perspectives // *Int. J. Med. Mushr.*-1999. - **1**.- P. 31-62.
- Wasser S.P.** MedicinalMushroom Science: History, Current Status, Future Trends, and Unsolved Problems// *Int. J. Med. Mushr.* - 2010, N 1. - P.1-16.
- Williams D.L.** Overview of (1->3)-beta-D-glucanimmunobiology // *Mediators Inflamm.* - 1997. - **6**, N 4.- P. 247-250.
- Woo Y.I., Park B.J., Kim H.L. et al.** The biological activities of (1,3)-(1,6)-beta-d-glucan and porous electrospun PLGA membranes containing beta-glucan in human dermal fibroblasts and adipose tissue-derived stem cells // *Biomed. Mater.* - 2010. - **5**, N 4.- P. 44-109.
- Young S.H., Ye J., Frazer D.G. et al.** Molecular mechanism of tumor necrosis factor-alpha production in 1->3-beta-glucan (zymosan)-activated macrophages // *J. Biol. Chem.* - 2001. - **276**, N 23.- P. 20781-20787.

В.Т. Білай, В.М. Кухарський, Т.В. Берегова, С.Г. Іващенко

СТРЕСПРОТЕКТОРНІ ВЛАСТИВОСТІ ДЕЯКИХ ВИДІВ ЛІКАРСЬКИХ ГРИБІВ

В гострих експериментах на щурах досліджено вплив 7-ми денного введення сухого порошку(200 мг/кг) плодових тіл грибів *Agaricus bisporus* (J.Lge) Imbach, *Auricularia politricha* (Mont.) Sacc., *Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) S.F. Gray, *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. та *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) Kumm. на розвиток нейродистрофічних уражень, викликаних водно-іммобілізаційним стресом. Встановлено, що площа виразок під впливом *L. edodes*, *P. ostreatus* та *G. frondosa* зменшувалась, відповідно, на 87,1%, 76,2%, та 68,3%. *L. edodes* та *G. frondosa* зменшували довжину ерозій на 71,5% і 70,7%, відповідно. Зроблено висновок про те, що досліджені гриби є природними стреспротекторами, а їх виявлені гастропротекторні властивості слід широко використовувати в дієтичному харчуванні хворих на виразкову хворобу шлунка та дванадцятипалої кишки як в період загострення, так і з метою профілактики рецидиву.

V.T. Bilay, V.M. Kuharsky, T.V. Beregova, S.G. Ivaschenko

STRESS-PROTECTIVE PROPERTIES OF SOME MEDICINAL MUSHROOM SPECIES

In acute experiments on rats, the influence of jelly starch powder suspensions of fruiting bodies of *Agaricus bisporus* (J. Lge) Imbach, *Auricularia politricha* (Mont.) Sacc., *Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) S.F. Gray, *Lentinus edodes* (Berk.) Singer, and *Pleurotus ostreatus* (Jacq.: Fr.) P. Kumm. were injected over 7 days (200 mg/kg) on the development of neuro-dystrophic injuries were evoked by water-immobilization stress. It was established that *L. edodes*, *P. ostreatus*, and *G. frondosa* decreased the ulcers areal by 87.1%, 76.2%, 87.1%, and 68.3%, respectively. *L. edodes* and *G. frondosa* had diminished the lengths of erosion by 71.5% and 70.7%, accordingly. It was concluded that the investigated mushrooms are natural stress-protectors and its gastroprotective properties should be widely used in the diet of patients with ulcer disease of the stomach and duodenum and in therapy to prevent recurrence

С.А. СЫРЧИН

Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины,
Киев 03680, ул. Академика Заболотного 154, Украина

АНТИОКСИДАНТНАЯ АКТИВНОСТЬ МАКРОМИЦЕТОВ

Представлен анализ современных данных об основных группах метаболитов шляпочных грибов, обладающих антиоксидантной активностью. Рассмотрены основные методы определения АОА и перспективность разработки и лекарственного применения грибных антиоксидантов

Ключевые слова: лекарственные грибы, антиоксидантная активность,

В современном мире использование грибов несколько отличается от исторически более раннего подхода, грибы не просто традиционное блюдо, но и источник широкого спектра веществ, имеющих фармакологическое значение (Wasser, Weis, 1999; Wasser, 2010). Среди них в последние годы особое внимание уделено грибным метаболитам, обладающим антиоксидантной активностью, таким как ферменты, провитамины, органические соединения фенольной природы и т.д. (Каниболоцкая и др., 2008; Robaszekiewicz et al., 2010; Sarikurcu et al., 2010; Yeh et al., 2011; Kumari et al., 2011; Mladenovich et al., 2011; Huang et al., 2011; Surekha et al., 2011).

Известно, что аэробные организмы постоянно подвергаются воздействию различных веществ с активными формами кислорода (АФК). При этом, производные кислорода образуются как побочные продукты клеточного метаболизма под влиянием таких вредных экзогенных экологических факторов как ультрафиолетовое и ионизирующее излучения, озон, различные ксенобиотики, гербициды и пестициды. АФК, имеющие высокую реакционную способность включают супероксиданионы, перекись водорода (H_2O_2) и гидроксильные радикалы (OH^\cdot). В соответствии с номенклатурой ИЮПАК радикал ROO^\cdot

рекомендуется называть "алкилдиоксил", но допускается и альтернативное название "алкилпероксил". Молекулярный кислород называется "диоксигеном", а озон – "триоксигеном". Под воздействием вышеуказанных факторов образуются свободные радикалы, которые отличаются от обычных молекул (атомов) тем, что у них на внешней электронной оболочке имеется неспаренный (одиночный) электрон. Это делает радикалы химически активными, поскольку радикал либо стремится вернуть себе недостающий электрон, отняв его от окружающих молекул, либо избавиться от "лишнего" электрона, отдавая его другим молекулам.

Окислительный стресс, возникающий в клетках организма в результате дисбаланса между системой антиоксидантной защиты и образованием АФК, приводит к окислительной модификации, приводящей к повреждению основных клеточных полимеров, таких как ДНК, РНК, структурные белки, ферменты, углеводы и липиды. Длительный окислительный стресс неизбежно приводит к опасным заболеваниям (онкологическим, сердечно-сосудистым, диабету и более ста другим) и к преждевременному старению (Яшин, Яшин, 2009). В настоящее время считается, что прием экзогенных антиоксидантов, имеет решающее значение для поддержания адекватного уровня общей антиоксидантной активности клетки с целью предотвращения ущерба от АФК особенно, когда естественный уровень антиоксидантной защиты человека является недостаточным для того, чтобы полностью справиться со стрессом. Для преодоления негативного воздействия окислительного стресса на здоровье человека, приводящего к развитию онкологических заболеваний, сердечно-сосудистым патологиям, аллергии и другим болезням, необходимо получение эффективных препаратов, которые понижают или предохраняют ткани от процессов свободно-радикального перекисного окисления (Valko et al., 2007). Синтетические антиоксиданты, широко используемые в пищевой промышленности и медицине, такие как бутиловый гидроксианизол (БГА), бутиловый гидрокситолуол (ВНТ)

и трет-бутиловый гидроксихинин (TBHQ), как оказалось, вызывают серьезные побочные эффекты (WHO, 1998).

Подобная ситуация вызвала необходимость поиска антиоксидантных соединений из природных источников. Поэтому потребление натуральных продуктов с высоким содержанием антиоксидантов, таких как овощи, фрукты, ягоды, грибы и некоторые другие продукты - эффективный путь антиоксидантной терапии.

Различные группы организмов (бактерии, грибы, водоросли, растения) способны синтезировать соединения с антиокислительным действием. Природные антиоксиданты, такие как флавоноиды, фенолы, дубильные вещества, куркумин и терпеноиды были обнаружены в различных растениях. Аскорбиновая кислота, токоферолы, β -каротин и флавоноиды являются наиболее часто встречающимися природными антиоксидантными веществами, обнаруженными в грибах (Mau et al., 2002; Gezer et al., 2006; Puttaraju et al., 2006). Антиоксидантный профиль ценного лекарственного дикорастущего гриба *Fistulina hepatica* содержит ксантиоксидазный ингибитор, ряд веществ фенольной природы, являющихся грибными метаболитами, ответственных за ингибирование аутоокисления линолеатов (Takahashi, Carvalho, 2010). Л. Барроз с соавторами (Barros et al., 2008), исследовав четырьмя различными методами антиоксидантную активность семи видов грибов (*Cantharellus cibarius*, *Hypholoma fasciculare*, *Lepista nuda*, *Lycoperdon molle*, *L. perlatum*, *Ramaria botrytis*, *Tricholoma acerbum*), показали наличие в них веществ фенольной природы, токоферолов, аскорбиновой кислоты и каротиноидов. *Sarcodon imbricatus* показал высокий уровень активности улавливания свободных радикалов (DPPH radical scavenging activity) (Marcotullio et al., 2008). *Leucoagaricus pudicus* показал высокую способность ингибировать оксидативный стресс в реакции с линолевой кислотой. Наиболее активным видом по степени улавливания свободных радикалов была *Amanita caesaria*, несколько меньшей активностью обладали два других вида - *L. pudicus* и *Clitocybe geotropa* (Sarikurkcu et al., 2010).

Ионы металлов могут инициировать перекисидацию жиров и запускать цепную реакцию, приводящую к ухудшению качества пищевых продуктов. Каталитические реакции с участием ионов металлов также коррелируют со случаями возникновения различных форм рака и артритов (цит. по Sarikurkcı et al., 2010). Ионы железа являются наиболее активными прооксидантами, поэтому исследование хелатирующей способности грибных экстрактов по отношению к ионам железа, является важным показателем их антиоксидантной активности.

Наиболее активным грибом по этому показателю в данном исследовании был *L. pudicus* (Sarikurkcı et al., 2010).

Исследование антиоксидантной активности пяти видов рода *Agaricus* (*A. bisporus* (Lange) Imbach, *A. arvensis* Schaeffer, *A. romagnesii* Wasser, *A. silvaticus* Schaeff., *A. silvicola* (Vittadini) Peck) было проведено электрохимическим методом (Barros et al., 2008a). Авторы определяли такие биологически активные вещества как общие фенолы, флавоноиды, аскорбиновую кислоту, бета-каротин и ликопен. Все исследованные виды обладали антиоксидантной активностью, причем *A. arvensis* показывал наивысшую активность в различных тестах. У *A. silvaticus* было наивысшее содержание фенолов и флавоноидов. Ряд авторов высказывает предположение относительно прямой корреляции между антиоксидантной активностью грибов и общим содержанием фенольных веществ, хотя, как было показано Л. Баррос с соавторами, антиоксидантная активность, на самом деле, повышается при увеличении содержания токоферолов и бета-каротина (Barros et al., 2007). Авторы, в отличие от наиболее распространенных спектрофотометрических методов определения антиоксидантной активности, используют электрохимический метод, применяя при этом новый термин – антиоксидантная мощность («antioxidant power»). Было показано, что *A. silvicola* и *A. silvaticus* демонстрировали наибольшие значения этого параметра (Barros et al., 2008a).

Кроме того, у грибов был обнаружен широкий спектр пептидов – модуляторов синтеза окиси азота, являющихся также сквенджерями свободных радикалов (Sun et al., 2004; Cheung et al., 2005).

Антиоксидантная активность обнаружена у большого количества как дикорастущих, так и культивируемых высших грибов из рр. *Ganoderma*, *Boletus*, *Pleurotus*, *Lentinus*, *Flammulina*, *Russula*, *Grifola*, *Agaricus* и др. (Шиврина, Низковская, 1969; Феофилова, 1994; Mau et al., 2002; Бадалян и др., 2003; Chirinang, 2009; Каниболоцкая и др., 2008; Robaszkiwicz et al., 2010; Vidovic, 2010; Huang et al., 2011 и др.). Например, исследование видов, широко применяемых в медицинской практике – *Ganoderma lucidum*, *G. tsugae* и *Coriolus versicolor*, показало, что данные виды содержат большое количество фенольных веществ и обладают высоким уровнем антиоксидантной активности. Так, скавенджерный эффект у метанольных экстрактов *G. Lucidum* и *G. lucidum* (форма antler) достигал 51,2 и 52,6%, хелатирующий эффект на ионах железа находился в ряду видов в следующем диапазоне - *G. lucidum* (форма antler)(67,7%)> *G. Lucidum* (55,5%) > *G. tsugae* (44,8%) > *C. versicolor* (13,2%).

Среди веществ, выделенных из грибных экстрактов и обладающих антиоксидантной активностью, можно выделить такие биологически активные компоненты, как: галловая кислота, эллаговая кислота, изоквертицин (isoquercitin), лейкоцианадин (leucocyanadin), кемпферол-7-диглюкозид, нарингенин-7-0-6-D-(60-0-галлоил) глюкопиранозида, рутин, производные (+)-катехин-5-галлата, апигенин-6, 8-бис-С-глюкопиранозид, м-катехин и их производные (Dubost, 2007).

Лекарственные грибы продуцируют различные классы вторичных метаболитов с выраженной антиоксидантной активностью. В состав плодовых тел чаги (*Inonotus obliquus*), широко используемой в народной медицине России, входят инотодиол, траметонолиевая кислота, инонотсуоксиды, и другие тритерпены с противоопухолевым и противогрибковым действием. Кроме того, было показано, что экстракты этого гриба обладают мощной антиоксидантной активностью (Kim, 2005; Chung, 2010).

В последние годы для определения антиоксидантной активности в плодовых телах и грибной биомассе применяют ряд

спектрофотометрических методов, среди которых уже стали стандартными: метод с использованием 1,1-дифенил-2-пикрилгидразила (DPPH) для определения скавенджерной активности, то есть активности улавливания свободных радикалов; метод определения антиоксидантной емкости (в смеси бета-каротин - линолевая кислота), измерение хелатирующей способности к ионам железа (классический метод измерения антиоксидантной активности). Кроме вышеуказанных, разработан также метод определения антиоксидантной активности по ингибированию перекисления липидов. Последнее время широкое распространения получили электрохимические методы определения антиоксидантной активности в связи со скоростью, простотой и низкой стоимостью анализов. Эти методы выступили в роли альтернативного инструмента оценки активности различных грибных экстрактов и получили свое выражение в терминах «антиоксидантного потенциала» (Korotkova et al., 2002; Blasco et al., 2005; Valko et al., 2006; Barros et al., 2008b).

Грибные антиоксиданты наилучшим образом работают в природных смесях, проявляя при этом более широкий спектр активности, поскольку каждый компонент антиоксидантной системы работает по своему механизму, приводя к синергетическому эффекту. Таким образом, грибы в питании человека могут служить источником защитных веществ снижающих риск окислительных повреждений (Reis et al., 2011, 2012; Barros et al. 2012).

Учитывая тот факт, что грибы являются естественным продуктом питания и богатейшим, поистине неисчерпаемым источником веществ с антиоксидантными свойствами, одной из первоочередных задач науки о лекарственных грибах является поиск дикорастущих и селекция культивируемых высокоактивных по данному признаку штаммов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бадалян С.Н., Гаспарян А.В., Гарибян Н.Г.** Исследование антиоксидантной активности некоторых базидиальных макромицетов // //Микол. и фитопатол. - 2003 - Т. 37, № 5. — С. 63-67.
- Каниболоцкая Л.В., Федосеева А.А., Одарюк И.Д., Полохина И.И., Трискиба С.Д., Шендрик А.Н.** Антиоксидантная активность плодовых тел ряда съедобных грибов// Проблемы харчування. - 2008. - 3-4. - С.35-38.
- Феофилова, Е.П.** Каротиноиды грибов: биологические функции и практическое использование // Прикладная биохимия и микробиология.- 1994. -30, 2. - С. 181-195.
- Шиврина А.Н., Низовская О.П.** Биосинтетическая деятельность высших грибов. Л.: Наука, 1969. - 241 с.
- Яшин Я.И., Яшин А.Я.** Проблема определения содержания антиоксидантов // Компетентность. - 2009. - **8**, 69. - С. 50-53.
- Barros L., Falcao S., Baptista P., Freire C., Vilas-Boas M., Ferreira I.C.F.R.** Antioxidant activity of *Agaricus* sp. mushrooms by chemical, biochemical and electrochemical assays // Food Chem. -2008a. - **111**. - P. 61-66.
- Barros L., Ferreira M.-J., Baptista P.** Phenolics and Antioxidant Activity of Mushroom *Leucopaxillus giganteus* Mycelium at Different Carbon Sources //Food Sci. Techn. Intern. - 2008b. - **14**. - P. 47-55.
- Barros L., Ferreira M.-J., Queiros B., Ferreira I. C. F. R., Baptista P.** Total phenols, ascorbic acid, a-carotene and lycopene in Portuguese wild edible mushrooms and their antioxidant activities // Food Chemistry. - 2007. - **103**. - P. 314-419.
- Blasco A.J, Barrigas I., González M.C., Escarpa A.** Fast and simultaneous detection of prominent natural antioxidants using analytical microsystems for capillary electrophoresis with a glassy carbon electrode: a new gateway to food environments // Electrophoresis. -2005 - **24**. - P. 4664-4673.
- Cheung L.M., Cheung P.C.K.** Mushroom extracts with antioxidant activity against lipid peroxidation // Food Chem.-2005. - **89**, 3. - P. 403-409.
- Cheung L.M., Cheung P.C.K., Ooi V.E.C.** Antioxidant activity and total phenolics of edible mushroom extracts // Food Chemistry. - 2003. - **81**, 2. - P. 249-255.
- Chirinang P., Intarapichet K.-O.** Amino acids and antioxidant properties of the oyster mushrooms, *Pleurotus ostreatus* and *Pleurotus sajor-caju* // Science Asia. - 2009. - **35**. - P. 326-331.
- Chung M.J., Chung C.-K., Jeong Y., Ham S-Sh.** Anticancer activity of subfractions containing pure compounds of Chaga mushroom (*Inonotus*

obliquus) extract in human cancer cells and in Balbc/c mice bearing Sarcoma-180 cells // Nutr. Res. Pract. – 2010. – **4**, 3. – P. 177–182.

Dubost N.J., Boxin Ou, Beelman R.B. Quantification of polyphenols and ergothioneine in cultivated mushrooms and correlation to total antioxidant capacity // Food Chem. – 2007. – **105**, 2. – P. 727-735.

Ferreira I. C. F. R., Vaz J. A., Vasconcelos M. H., Martins A.

Compounds from wild mushrooms with antitumor potential // Anticanc. Ag. Med. Chem. – 2010. – **10**. – P. 424-436.

Gezer K., Duru M.E., Kivrak I., Turkoglu A., Mercan N., Turkoglu H., Gulcan S. Free-radical scavenging capacity and antimicrobial activity of wild edible mushroom from Turkey // Afr. J. Biotech. – 2006. – **5**, 20. – P. 1924-1928.

Huang S.J., Lin S.Y., Liang C.H., Lian P.Y., Mau J.L. Preparation of culinary-medicinal maitake mushroom, *Grifola frondosa* (Dicks.:Fr.) S.F.Gray (*Aphyllphoromycetidae*) – fermented wheat and its antioxidant properties // Int. J. Med. Mushr. – 2011. – **13**, 1. – P. 61-71.

Kim Y. O., Han S.B., Lee H. W., Ahn H. J., Jung Y.J.K., Kim H. M., Shin Ch. S. Immuno-Stimulating Effect of the Endo-Polysaccharide Produced by Submerged Culture of *Inonotus obliquus* // Life Sci. – 2005. – **77**, N 19. – P. 2438–2456.

Korotkova E. I., Karbainov Yu. A., Shevchuk A. V. Study of antioxidant properties by voltammetry. // J. Electroanal. Chem. – 2002. – **508**, N 1. – P. 56-60.

Kumari D., Reddy M.S., Upadhyay R.Ch. Antioxidant activity of three species of wild mushroom genus *Cantharellus* collected from North-Western Himalaya, India // Int. J. Agric. Biol. – 2011. – **13**. – P. 415-418.

Lee In-Kyoung, Kim Young-Sook, Jang Yoon-Woo, Jung Jin-Young, Yun Bong-Sik. New antioxidant polyphenols from the medicinal mushroom *Inonotus obliquus* // Bioorg. Med. Chem. Lett. – 2007. – **17**. – P. 6678–6681.

Marcotullio, M.C.; Oball-Mond Mwankie, G.N.; Cossignani, L.; Tirillini, B. & Pagiotti, R. Phytochemical analysis and antiradical properties of *Sarcodon imbricatus* (L.: Fr) Karsten. // Nat. Prod. Comm. – **3**, N 11. – P. 1907-1910.

Mau J.-L., Lin H.-Ch., Chen Ch.-Ch. Antioxidant properties of several medicinal mushrooms // J. Agric. Food Chem. – 2002. – **50**. – P. 6072-6077.

Mladenović M., Mihailović M., Bogojević D., Matić S., Nićiforović N., Mihailović V., Vuković N., Sukdolak S., Solujić S. *In vitro* antioxidant activity od selected 4-hydroxy-chromene-2-one derivatives – SAR, QSAR and DFT studies// Int. J. Mol. Sci. – 2011. – **12**. – P. 2822-2841.

Puttaraju N.G., Venkateshaiah S.U., Dharmesh Sh.M., Urs Sh.M., Somasundaram R. Antioxidant activity of indigenous edible mushrooms // J. Agric. Food Chem. – 2006. – **54**, 26. – P. 9764–9772.

- Reis F. S., Pereira E., Barros L., Sousa M.J., Martins A., Ferreira I. C.F.R.** Biomolecule Profiles in Inedible Wild Mushrooms with Antioxidant Value // *Molecules*. - 2011, **16**, P. 4328-4338.
- Reis F. S., Barros L., Martins A., Ferreira I. C.F.R.** Chemical composition and nutritional value of the most widely appreciated cultivated mushrooms: an inter-species comparative study // *Food Chem. Toxicol.* 2012.- **50**, N 2. - P. 191-197.
- Reis F. S., Barros L., Martins A., Ferreira I. C.F.R.** Antioxidant properties and phenolic profile of the most widely appreciated cultivated mushrooms: A comparative study between *in vivo* and *in vitro* samples // *Food Chem. Toxicol.* - 2012. - **50**, N 5, P. 1201-1207.
- Robaszkiewicz A., G. Bartosz, M. Ławrynowicz, M. Soszyński** The Role of Polyphenols, β -Carotene, and Lycopene in the Antioxidative Action of the Extracts of Dried, Edible Mushrooms // *J. Nutr. Metab.* - 2010. **2010**, - 9 pages, doi:10.1155/2010/173274.
- Sarikurkcü C., Tepe B., Semiz D.K., Solak M.H.** Evaluation of metal concentration and antioxidant activity of three edible mushrooms from Mugla, Turkey // *Food Chem. Toxicol.* - 2010. - **48**. - P. 1230-1233.
- Sun J., He H., Xie B.J.** Novel antioxidant peptides from fermented mushroom *Ganoderma lucidum* // *J. Agric. Food. Chem.* - 2004. - **52**, 21. - P. 6646-6652.
- Surekha Ch., Kaladhar DSVGK, Raju Srikakarlapudi J.R., Haseena.** Evaluation of antioxidant and antimicrobial potentiality of some edible mushrooms // *Int. J. Adv. Biotechnol. Res.* - 2011. - **2**, 1. - P. 130-134.
- Takahashi J.A., Carvalho S.A.** Nutritional potential of biomass and metabolites from filamentous fungi. In: *Current Research, Technology and Education Topics in Applied Microbiology and Microbial biotechnology*. A.Mendez-Vilas (Ed.) Formatex. - 2010. - P. 1126-1135.
- Valko M, Rhodes CJ, Moncol J, Izakovic M, Mazur M.** Free radicals, metals and antioxidants in oxidative stress-induced cancer // *Chem Biol Interact.* - 2006. - **160**, 1. -P. 1-40.
- Valko M, Leibfritz D, Moncol J, Cronin MT, Mazur M, Telser J.** Free radicals and antioxidants in normal physiological functions and human disease // *Int. J. Biochem. Cell Biol.* - 2007. - **39**, 1. - P. 44-84.
- Vidovic S. S, Mujic I. O., Z. P. Zekovic, Lepojevic Z. D., Tumbas V. T., Mujic A. I.** Antioxidant properties of selected *Boletus* mushrooms// *Food Biophysics.* - 2010. - **5**, 1. - P. 49-58.
- Wasser, S.P.** Medicinal mushrooms as a source of antitumor and immunomodulatory polysaccharides // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* - 2002. - **60**. - P. 258-274.

Wasser S.P. Medicinal mushroom science: history, current status, future trends, and unsolved problems // 5th International Medicinal Mushroom conference, Sept. 2009, Nantong, China. – P. 6-9.

Wasser S.P., Weiss A.L. Therapeutic effects of substances occurring in higher *Basidiomycetes* mushrooms // Crit. Rev. Immun. – 1999. – **19**. – P. 65-69.

WORLD HEALTH ORGANIZATION. INTERNATIONAL AGENCY FOR RESEARCH ON CANCER (IARC). Monographs on the Evaluation of Carcinogenic Risks to Humans . Volume 40. Some Naturally Occurring and Synthetic Food Components, Furocoumarins and Ultraviolet Radiation. Summary of Data Reported and Evaluation. - 1998. – 34 p.

Yeh J.-Y., Hsieh L.-H., Wu K.-T., Tsai Ch.-F.

Antioxidant Properties and Antioxidant Compounds of Various Extracts from the Edible *Basidiomycete Grifola frondosa* (Maitake) // Molecules. - 2011. – 16. - P. 3197-3211.

С.О. Сирчін

АНТИОКСИДАНТНА АКТИВНІСТЬ МАКРОМІЦЕТІВ

Наведений аналіз сучасних даних щодо основних груп метаболітів шапинкових грибів з антиоксидантною активністю. Розглянуто основні методи визначення АОА, перспективність розробки та лікарського застосування грибних антиоксидантів.

S.O. Syrchin

ANTIOXIDANT ACTIVITY OF MACROMYCETES

An analysis of current research on mushroom metabolites groups with antioxidant activity was performed. The basic methods for determination the antioxidant activity and prospects of development and use of medicinal mushroom antioxidants were considered.

М.Л. ЛОМБЕРГ

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
01601 Киев, ул. Терещенковская 2, Украина
e-mail: margarita@lomberg.kiev.ua

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА БУКОВОГО ГРИБА -
HYPsizyGUS MARMOREUS (PECK) H.E. BIGELOW**

*Исследованы биологические свойства съедобного деликатесного гриба *Hypsizyugus marmoreus*, известного своими лекарственными свойствами. Получены новые сведения о микроморфологических (наличие хламидоспор и артроконидий на дикариотическом мицелии) и молекулярно-биологических характеристиках этого вида. Определены максимальная скорость роста вегетативного мицелия на агаровых средах (до 4 мм/сут), оптимальное значение кислотности среды (рН 7,2), оптимальные (23-27°C) и критические (4 и 37°C) температуры, а также благоприятные значения CO₂ (0,9%), влажности (55-66%) и состава субстрата для мицелиального роста и плодоношения гриба. Подобраны условия получения физиологически-активного жидкого посевного материала. Отобран штамм 1612, перспективный для дальнейших разработок промышленной технологии его культивирования.*

Ключевые слова: буковый гриб, *Hypsizyugus marmoreus*, биологические свойства, рН, температура, скорость вегетативного роста, жидкий инокулюм, плодоношение.

Введение

Культивируемый съедобный и лекарственный гриб *Hypsizygos marmoreus* (Peck) H.E. Bigelow (*Agaricales*) известен в Японии под названиями буковый гриб (*Buna-shimeji*), ильмовая вешенка (*Tamototashi*) и гриб - горное эхо (*Yamabiko Hon-shimeji*), в Китае - нефритовый гриб (*Yuxun*), пятнистый нефритовый гриб (*Banyuxun*) или *Zhengjigu* (рис. 1). В природных условиях этот дереворазрушающий базидиальный гриб встречается в широколиственных лесах Азии, Европы и Северной Америки, где растет как сапротроф или факультативный паразит преимущественно высоко на стволах бука, дуба, вяза, ивы и других твердых пород деревьев (Stamets, 1993, 2000). Эта особенность нашла свое отражение в родовом названии гриба: "*Hypsi*" в переводе с греческого означает "*сверху*", а "*zygus*" – "*коромысло*". Видовое название "*marmoreus*" подчеркивает характерную окраску и пятнисто-мраморный рисунок на шляпке гриба. Шляпка гриба 2-7 см в диаметре, полусферической формы, с возрастом становится плоской. Край шляпок в молодом возрасте загнут внутрь. Плодовые тела в природе окрашены в темные желто - или рыжевато-коричневые цвета, с достижением зрелости приобретают кремовато-коричневую окраску. Цвет плодовых тел культивируемых штаммов букового гриба варьирует от темно-коричневого до чисто белого. Как правило, шляпки букового гриба темнее в молодом возрасте и/или при выращивании в прохладных условиях. Пластинки шляпки крепятся непосредственно к ножке, частые, плотные и восковидные. Ножка толстая, расположена центрально или несимметрично относительно центра, довольно часто сужается к основанию, а длина варьирует в зависимости от условий роста. Споры белые, сферической или овальной формы, размером 4,0-6,5x3,5-5,0 мкм (Stamets, 2000). В работе китайских исследователей (Yang et al., 1992) приводятся данные относительно размера спор до 10 мкм.

В молодом возрасте плодовые тела *H. marmoreus* визуально очень схожи с плодовыми телами видов родов *Pleurotus* и *Lyophyllum*. В

Японии *H. marmoreus* изначально назывался "Hon-shimeji", хотя сейчас это название обычно применяют для *Lyophyllum shimeji* (Kawam.) Hongo (Clemenson, Moncalvo, 1990). В то же время во многих публикациях для *H. marmoreus* используется название "Buna-shimeji" (Ikekawa, 1995; Matsuzawa et al., 1997 и др.), хотя ранее "Buna-shimeji" применялось только для *Lyophyllum ulmarium* (Bull.: Fr.) Kühn. [= *Pleurotus ulmarium* (Bull.: Fr.) P. Kumm]. В США *H. marmoreus* выращивают и продают под названием "Shimeji", хотя это японское название используется и для 20 других культивируемых видов (Stamets, 1993, 2000). С другой стороны, отличительной чертой представителей видов рода *Lyophyllum* является их рост на почве и подстилке, богатых древесными отходами, а также наличие на базидиях многочисленных гранул, которые окрашиваются ацетокармином (Stamets, 2000).



Рис. 1. Плодовые тела *Hypsizygus marmoreus*

Род *Hypsizygus* впервые был описан Р. Зингером в 1947 г., который включил в него только два вида: *H. tessulatus* (Bull.: Fr.) Singer и *H. ulmarius* (Bull.: Fr.) Redhead (Stamets, 2000). Описанию вида *H. marmoreus* предшествовала довольно долгая история:

1872 – Ch.H. Peck отмечает этот вид как *Agaricus marmoreus*, а в

1912 описывает его как *Clitocybe marmorea*.

1915 – W.A. Murrill описывает вид как *Clitocybe submarmorea*.

1976 – H.E. Bigelow присваивает ему видовое название *Hypsizygus*

marmoreus (Mycobank - электронный ресурс, 2004-2012).

До недавнего времени виды *H. marmoreus* и *H. tessulatus* считались синонимичными (Stamets, 2000) и относились к семейству *Tricholomataceae* (*Agaricales*). В настоящее время *H. marmoreus* как самостоятельный вид относят к семейству *Lyophyllaceae* (*Agaricales*), куда также отнесены виды *H. tessulatus* (Bull.) Singer, *H. ulmarius* (Bull.) Redhead и др. (Index Fungorum - электронный ресурс, 2010).

Учитывая наличие ряда спорных вопросов таксономии рода *Hypsizygos* нами проведены морфолого-культуральные, физиологические и молекулярно-биологические исследования нуклеотидных последовательностей ITS регионов рДНК штаммов букового гриба, поступивших в Коллекцию шляпочных грибов Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины в 1998 году. Коммерческие штаммы *H. marmoreus* (1610, 1611, 1612) были получены от компании Nocuto Corporation (Япония), а штамм 1656 – американского происхождения был получен от компании Weser-Champignon (Германия) как *H. tessulatus* (Бухало и др., 2011).

Данные литературы свидетельствуют о том, что отдельные культуральные и морфологические признаки, а также характер роста вегетативного мицелия могут служить существенной таксономической характеристикой определенных видов (Бухало, 1988; Stalpers, 1978). Исследование культурально-морфологических признаков проводили на разных агаризованных средах, используя критерии, описанные А.С. Бухало (1988). Учитывали тип колонии, ее цвет и плотность, край и характер внешней линии. Агаризованное пивное сусло (СА, 8°Бал), пшеничный агар (ПА), овсяный агар (ОА), синтетическую среду Чапека (ЧА), картофельно-глюкозный агар (КГА) готовили согласно общепринятым методикам (Билай, 1980; Бухало, 1988). Кроме того были использованы такие коммерческие среды, как картофельно-декстрозный агар (PDA) и мальт-экстракт агар (MEA), обе производства фирмы "Oxoid" (Англия), мальт-экстракт-пептонный агар (MPA) и мальт-

экстракт-дрожжевой-пептон агар (МУРА), производства фирмы "Merk" (Германия).

Анализируя результаты наблюдений культурально-морфологических признаков исследованных культур *H. marmoreus*, следует отметить, что состав питательных сред существенно влияет как на скорость, так и на характер роста мицелия. Культуральные характеристики колоний исследованных штаммов *H. marmoreus* были очень схожи. К основным закономерностям можно отнести то, что на всех исследованных средах образовывались достаточно плотные, ватоподобные колонии белого цвета с воздушным мицелием. Такой признак, как концентрическая зональность колоний наблюдалась у всех штаммов *H. marmoreus* и особенно четко просматривалась на СА, ПА, МЕА и МУРА. Следует отметить, что концентрические круги образовывались за счет разной плотности мицелия и хорошо проявлялись с возрастом колоний. Наши наблюдения полностью согласуются с данными, приведенными Э. Акавия с соавт. (Akavia et al., 2006) на МЕА, PDA и модифицированном СА. На синтетической среде Чапека (ЧА) с минеральным азотом мы отметили наименее плотные слабоокрашенные колонии. Наиболее плотные колонии наблюдали, как правило, на богатых органических и комплексных средах с пептоном - МУРА и МРА, а также СА и МЕА. Только на КГА и его коммерческом аналоге - PDA, на колониях *H. marmoreus* при старении появлялись светло-коричневые участки и колонии со временем приобретали кофейный оттенок (Ломберг, 2003, 2005). Хотя мы и не наблюдали стадию телеоморфы на исследованных агаризованных средах, в литературе имеются данные об образовании плодовых тел букового гриба на МЕА после 6 недель инкубации (Stamets, 2000).

К числу характерных особенностей микроморфологии вегетативного мицелия *H. marmoreus* следует отнести наличие на дикариотическом мицелии таких структур бесполого размножения, как хламидоспоры и артроконидии, наряду с присутствием пряжек, анастомозов и кристаллов, образование которых было описано для многих других видов макромицетов (Бухало, 1988; Stalpers, 1979). Артроконидии не

были обнаружены у штамма 1656. У всех других исследованных культур *H. marmoreus* наблюдали артроконидии неразъемного типа, соединенные в простые цепочки, формирующие латеральные мицелиальные разветвления (рис. 2, а). Артроконидии формировались лишь на гаплоидных боковых гифах мицелия, возникающих в результате процесса дедикариотизации конидиогенных гиф, как это было впервые описано для дикариотических культур *Flammulina velutipes* (W.Curt.) Singer (Бухало, 1988), пряжки на конидиях отсутствовали или их наличие на молодых конидиогенных гифах не определялось. У всех исследуемых штаммов были обнаружены единичные пряжки и анастомозы (рис. 2, б,в), многочисленные хламидоспоры, расположенные интеркалярно, и чаще в апикальном положении. Установлено, что терминальные хламидоспоры являются доминантным типом для этого вида. Зрелые хламидоспоры содержали центральную каплю запасных веществ. Начало роста апикальной хламидоспоры происходило после отделения ее от материнской гифы поперечной перегородкой или двумя перегородками в случае образования интеркалярной хламидоспоры (рис. 2, г). Сгущение протоплазмы не наблюдалось. Как и у многих других видов базидиальных грибов, у культур *H. marmoreus* обнаружены кристаллы различной формы и размеров (рис. 2, д,е). Наличие хламидоспор и артроконидий на дикариотическом мицелии *H. marmoreus*, описанное нами впервые (Lomberh et al., 2000; Ломберг, 2002, 2005; Buchalo et al., 2009), подтверждают результаты микроморфологического исследования штаммов букового гриба израильскими учеными (Akavia et al., 2006). Авторами отмечена заметная инкрустация гиф мицелия, которую они рекомендуют в качестве одного из критериев контроля чистоты культур, тогда как в нашем исследовании инкрустированных гиф обнаружено не было. В какой степени этот признак стабилен и может быть использован для идентификации и контроля чистоты культур *H. marmoreus* пока не ясно.

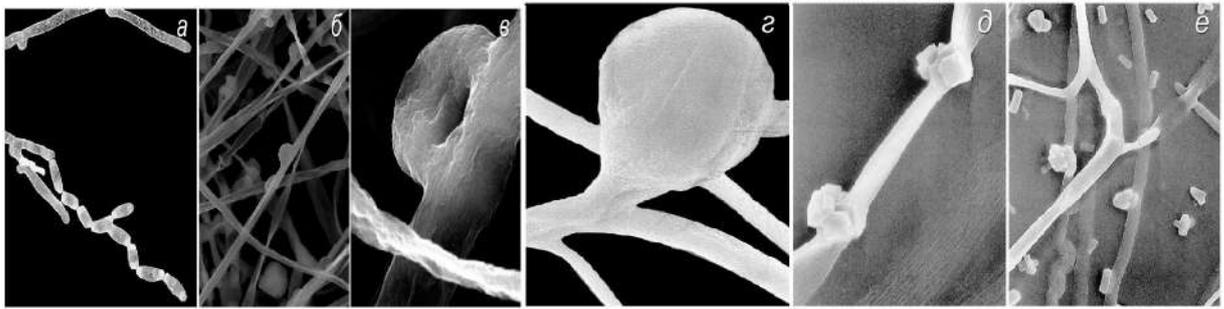


Рис. 2. Морфология *H. marmoreus* (Peck) H.E. Bigelow (СЭМ):
а - конидиальное спороношение (артроконидии) (x 1800);
б, в – анастомозы и пряжки на мицелии: б (x 2500), в (x 14000);
г – терминальная хламидоспора (x 2500); д, е - кристаллы на
гифах: д (x 6800), е (x 2500)

Для выяснения отдельных вопросов таксономии рода *Hypsizygos* были использованы также молекулярно-биологические методы исследований. Выделение геномной ДНК из мицелия *H. marmoreus* и полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили по стандартным методикам с использованием универсальных праймеров BTC1 и BTC4 для амплификации внутреннего транскрипционного спейсера (BTC) рибосомальной ДНК, который содержит 5,8S ген и обе области BTC1 и BTC2 (Lomberh et al., 2003; Ломберг, 2005). Для лучшего понимания внутривидовых различий был исследован полиморфизм внутренних транскрипционных спейсеров рДНК при помощи секвенирования ДНК методами ПЦР и полиморфизма длин рестрикционных фрагментов (ПДРФ). Данные секвенирования сравнивали с базой данных Национального центра биотехнологической информации США (NCBI) при помощи программы BLASTN (Lomberh et al., 2003). Полученные результаты показали практически тот же самый диапазон величин от 645 пар оснований (у штаммов 1610, 1611, 1612) до 647 пар оснований (у штамма 1656) между местами связывания BTC1/BTC4 праймеров. Все рестрикты показали идентичные образцы (рис. 3). Полученные характеристики включены в Европейский молекулярно-биологический банк данных (EMBL, European Molecular Biology Laboratory) под следующими номерами: штамм 1610 - AJ494835, штамм 1611 - AJ494834, штамм 1612 - AJ494833, штамм 1656 - AJ494836;

представлены в интернете и опубликованы (Ломберг, 2002, 2005; Lomberh et al., 2003).

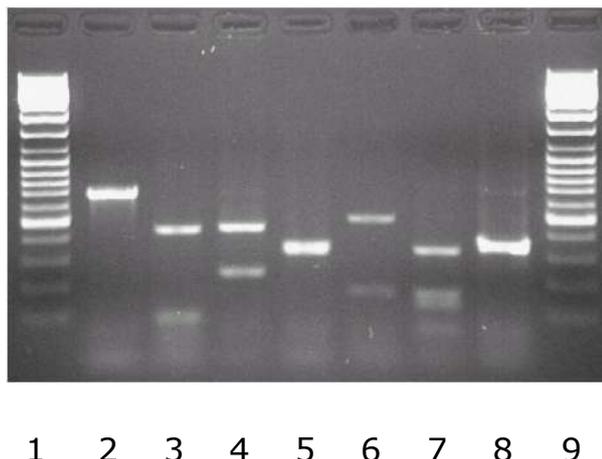


Рис. 3. ПЦР/ПДРФ образец *Hypsizygus marmoreus*. Продукт ПЦР (полоса 2) был разрезан рестриктазами AluI (полоса 3), BsuRI (полоса 4), HinfI (полоса 5), MspI (полоса 6), TaqI (полоса 7) и EcoRI (полоса 8). Полосы 1, 9: маркеры Gene Ruler DNA Ladder Mix (MBI Fermentas)

Основываясь на результатах морфологических и молекулярно-биологических исследований, с большой долей вероятности можно предположить, что имеющиеся в Коллекции штаммы *H. marmoreus* и *H. tessulatus* относятся к одному и тому же виду *H. marmoreus*.

Производство плодовых тел съедобных и лекарственных грибов в искусственных условиях является основой современного промышленного грибоводства. Целью нашей работы было изучение биологических особенностей штаммов *H. marmoreus*, условий их вегетативного роста и плодоношения для обоснованного отбора штаммов-продуцентов, перспективных для создания новых грибных биотехнологий. Для этого были поставлены задачи: исследовать динамику и определить скорость роста вегетативного мицелия *H. marmoreus* на агаризованных средах различного состава; изучить влияние температуры на рост и жизнеспособность вегетативного мицелия, а также определить оптимальные для каждого штамма температуры; подобрать состав и определить оптимальные значения pH жидких синтетических сред для глубинного культивирования;

подобрать оптимальные условия получения посевного мицелия и проверить способность к плодоношению отобранных штаммов на растительных субстратах.

Одной из важнейших характеристик любого биологического объекта является скорость роста. Для расчетов средней скорости радиального роста вегетативного мицелия *H. marmoreus* (V_R , мм/сут) строили графики зависимости радиуса мицелиальной колонии от времени культивирования. В фазе линейной зависимости прироста радиуса от времени на основании 8-12 параллельных измерений определяли среднюю скорость роста по формуле (Соломко и др., 2000):

$$V_R = \frac{R_1 - R_0}{t_1 - t_0}, \text{ мм/сут}$$

где R_1 – радиус колонии в конце роста, мм; R_0 – радиус колонии в начале фазы линейного роста, мм; $t_1 - t_0$ – продолжительность линейной фазы роста, сутки.

На основании полученных экспериментальных данных нами определена радиальная скорость роста мицелия культур *H. marmoreus* на агаризованных средах различного состава (табл. 1). Сравнивая данные по скорости роста вегетативного мицелия штаммов букового гриба с результатами исследования скорости роста других широко культивируемых ксилотрофных грибов, полученными нами ранее (Соломко и др., 2000), следует отметить, что буковый гриб относится к медленнорастущим видам. Скорость роста мицелия исследованных нами штаммов *H. marmoreus* на различных натуральных, комплексных и синтетических агаризованных средах не превышала 4,6 мм/сут, поэтому для получения инокулюма требуется 12-14 суток. Лучшими средами для этих штаммов оказались ОА, КГА, ПА, МЕА, МУРА и МРА, при этом средняя скорость роста составляла 3,3 мм/сут. Максимальная скорость роста наблюдалась у штамма 1612 на ПА и составляла 4,6 мм/сут. Штамм 1656 рос медленнее других культур и скорость роста его мицелия не превышала 2,4 мм/сут.

Таблица 1. Скорость радиального роста мицелия *H. marmoreus* на различных агаризованных средах (V_R , мм/сут)

Штамм ИБК	СА рН 6.0±0.3	ПА рН 5.7±0.3	ОА рН 6.2±0.0	КГА рН 6.5±0.2	PDA рН 5.6±0.1	МЕА рН 5.4±0.2	МРА рН 5.4±0.2	МУРА рН 6.0±0.2
1610	3.1±0.3	3.3±0.2	3.6±1.2	3.2±0.2	3.1±0.1	3.5±0.1	3.3±0.0	3.5±0.1
1611	3.0±0.1	2.7±0.4	2.8±0.2	3.4±0.1	3.3±0.2	3.6±0.0	3.6±0.1	3.4±0.0
1612	3.3±0.2	4.0±0.6	3.8±0.3	3.7±0.4	4.0±0.0	4.1±0.0	2.9±0.0	4.2±0.0
1656	1.8±0.4	1.3±0.1	1.2±0.4	1.4±0.2	1.4±0.1	1.9±0.0	2.3±0.1	1.8±0.0

Примечание. Полужирным шрифтом отмечена максимальная скорость роста для каждого штамма.

Исследование роста на готовых коммерческих средах позволяет провести сравнительный анализ полученных нами результатов с имеющимися литературными данными. Так, например, наши результаты, свидетельствующие о хорошем росте *H. marmoreus* на МУРА, полностью согласуются с данными, приведенными в монографиях П. Стаметса (Stamets, 1993, 2000) относительно МУРА как коммерческой среды, предлагаемой для производства посевного мицелия *H. marmoreus*, и рекомендациями израильских исследователей (Akavia et al., 2006). Последними было показано, что МЕА и модифицированный СА (обогащенный пептоном и дрожжевым экстрактом) оказались наиболее благоприятными средами для роста мицелия штаммов *H. marmoreus*. Они также отметили штамм 1612, как наиболее перспективный по скорости роста мицелия, в то время как штамм 1656, как и в наших исследованиях, оказался самым медленно растущим. В то же время, исходя из наших данных, для выращивания маточной культуры букового гриба можно рекомендовать иные, более доступные по цене, агаризованные среды, применяющиеся в отечественной практике - ПА, ОА и КГА. Полученные нами данные позволяют для каждой из исследованных культур отметить условия, обеспечивающие

максимальную скорость роста мицелия. Учитывая именно эти данные, в табл. 2 представлены параметры получения маточной культуры для штаммов букового гриба на оптимальных по составу средах, которые могут быть использованы в практике микологических работ.

Таблица 2. Минимальный срок, необходимый для получения физиологически активной маточной культуры букового гриба на подобранных благоприятных агаризованных средах

Штамм ИБК	Время культивирования, сут			
	СА	ПА	ВА	КГА
1610	14	14	12	14
1611	14	*	*	13
1612	14	11	12	12

Примечание. * – срок культивирования более 20 суток.

Культивирование макромицетов на жидких средах лежит в основе многих современных биотехнологий. Данные литературы свидетельствуют о том, что базидиомицеты способны расти в довольно широком диапазоне рН (Бухало, 1988; Соломко, Федоров, 1988). Хотя и считается, что для большинства из них оптимальные значения находятся в пределах рН 5,0-6,5, в литературе приводятся данные о том, что грибы, принадлежащие к одной экологической или систематической группе, могут значительно отличаться между собой по отношению к исходному рН среды, изменяя его в процессе роста в ту или иную сторону в зависимости от состава среды (Шиврина и др., 1969; Соломко, Федоров, 1988;). Исследования на жидких средах проводили в соответствии с описанной методикой (Соломко и др., 1998; Solomko et al., 1998). Общий состав всех использованных в эксперименте жидких сред представлен в табл. 3. Отдельные исследования были также проведены на пивном сусле, часто используемом в практике отечественной экспериментальной микологии.

Таблица 3. Состав жидких питательных сред

Компонент	Содержание компонентов, г/л				
	1	2	3	4	5
Глюкоза	50,0	25,0	25,0	25,0	50,0
Пептон	5,0	2,5	10,0	0	2,0
Дрожжевой экстракт	2,0	1,0	1,0	1,0	2,0
(NH ₄) ₂ SO ₄	0	0	0	3,0	3,0
MgSO ₄ *7H ₂ O	0,5	0,25	0,25	0,5	0,5
CaCl ₂ *2H ₂ O	0,3	0,15	0,15	0	0
K ₂ HPO ₄	0	0	0	1,0	0-7,5
KH ₂ PO ₄	1,0	0,5	0,5	1,0	1,0-7,5
Кукурузный экстракт	5 мл	2,5 мл	2,5 мл	0	0
Концентрат раствора микроэлементов	10 мл	5 мл	5 мл	5 мл	10 мл

Примечание. Концентрированный раствор микроэлементов содержал (г/л): FeCl₃ * 6H₂O -0,8; MnCl₂ * 4H₂O-0,4; ZnCl₂ - 0,2; CuSO₄ · 5H₂O - 0,1.

Определения оптимального значения pH проводили на синтетической среде 4. Нами установлено, что мицелий *H. marmoreus* не растет при pH ниже 3.6. При повышении значений pH в ходе стандартного эксперимента наблюдался прирост биомассы, но оптимального пика pH для исследуемых штаммов 1611 и 1612 в диапазоне до pH 6.7 отмечено не было. Для его определения состав среды 4 был изменен в слабо щелочную сторону путем варьирования концентраций солей K₂HPO₄ и KH₂PO₄ с добавлением 10% KOH (Lomberh et al., 2002). При повышении pH до значения 7,2 мы наблюдали у штамма 1612 активное накопление биомассы. Дальнейшее увеличение pH среды приводило к достаточно

быстрому торможению мицелиального роста, как показано на рис. 4. Таким образом, лучшему росту штаммов *H. marmoreus* способствует слабо щелочная среда, в частности для штамма 1612 был определен оптимум pH $7,2 \pm 0,2$ (Ломберг, 2002, 2005; Lomberh et al., 2002).

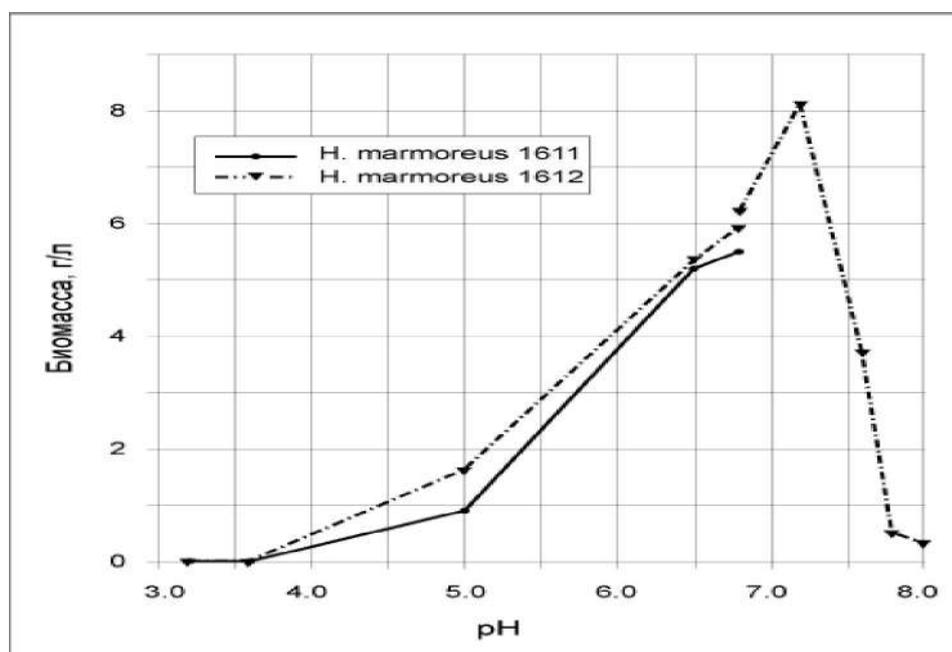


Рис. 4. Влияние pH на рост штаммов *Hypsizygos marmoreus*

Штаммы 1611 и 1612 – медленно растущие на агаризованных средах, также медленно росли и в глубинной культуре, что в определенной мере подтверждает данные о корреляции между показателями роста на агаризованных и жидких средах, но, безусловно, требует дальнейших исследований. Максимальный выход биомассы у обоих штаммов получили на наиболее богатой питательными веществами среде 1, которая обеспечивала большую скорость роста в экспоненциальной фазе в сравнении с динамикой роста на других исследованных жидких средах, что позволяет рекомендовать эту среду для получения жидкого посевного мицелия букового гриба (за 9-10 суток культивирования). Максимальный выход биомассы штаммов 1611 и 1612 на 10-е сутки культивирования составлял на ней $7,8 \pm 0,4$ и $8,2 \pm 0,4$ г/л а.с.м. соответственно (рис. 5). Полученные нами данные по росту и выходу биомассы на средах с

различным качественным и количественным содержанием и соотношением источников азотного и углеродного питания позволяют определить некоторые направления дальнейшей оптимизации жидких сред для глубинного культивирования исследованных штаммов.

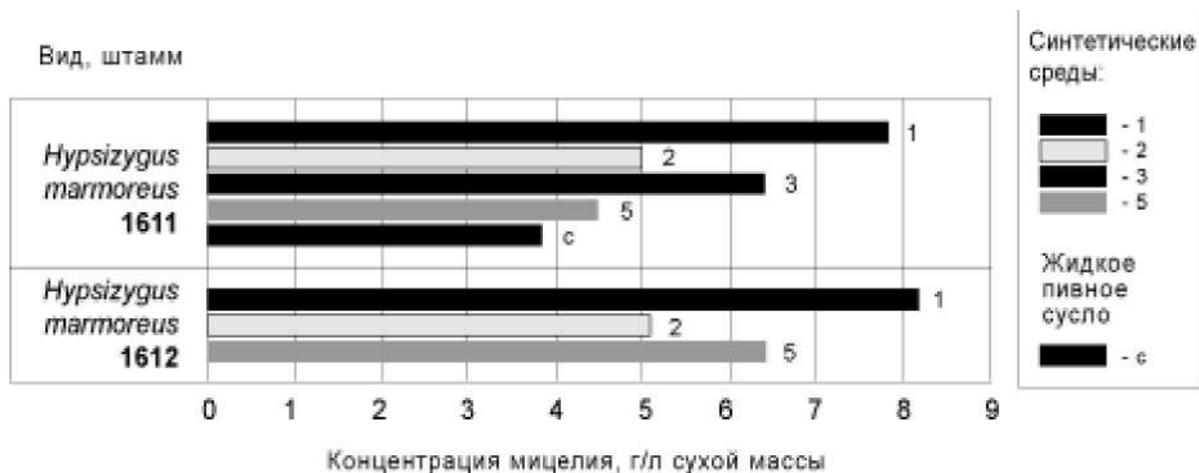


Рис. 5. Накопление биомассы *Hypsizygos marmoreus* после 10 дней глубинного культивирования на жидких средах разного состава

В работе российских исследователей (Автономова и др., 2008; Krasnopolskaya et al., 2008) было протестировано 12 жидких питательных сред с различными комбинациями альтернативных источников углерода (глюкоза, меласса, подсолнечное масло) и азота (соевая мука, пептон, дрожжевой экстракт с натриевой селитрой и кукурузным экстрактом). Показано, что лучшими источниками углерода и азота были растительное масло (в концентрации 10 мл/л) и соевая мука (10 г/л). Выход биомассы отдельных штаммов букового гриба на 7-е сутки глубинного культивирования достигал 17,1 г/л воздушно-сухой биомассы.

Температура - важный экологический фактор, существенно влияющий на рост и жизнеспособность грибов (Бухало, 1988). В литературе приводятся данные относительно температурного оптимума для роста мицелия *H. marmoreus* в пределах +21-24°C (Stamets, 2000). Ввиду того, что данная характеристика является штаммовым признаком,

для нас было целесообразно установить оптимальные температуры и охарактеризовать имеющиеся коллекционные штаммы *H. marmoreus*. Определение оптимальных и критических для роста вегетативного мицелия температур проводили в чашках Петри на СА и КГА, а также стерильном субстрате (79% буковых опилок, 20% кукурузной муки, 1% мела) при температурах +4, 6, 18, 20, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 30, 37°C. Температуры 4 °C и 37 °C некоторые авторы указывают как критические для многих базидиомицетов (Бухало, 1988), поэтому именно при этих температурах учитывали наличие или отсутствие роста культур после 10-суточной инкубации и последующее возобновление роста или потерю жизнеспособности при перенесении в благоприятные температурные условия (+26°C). Результаты изучения оптимального значения температуры для роста штаммов *H. marmoreus* представлены на рис. 6.

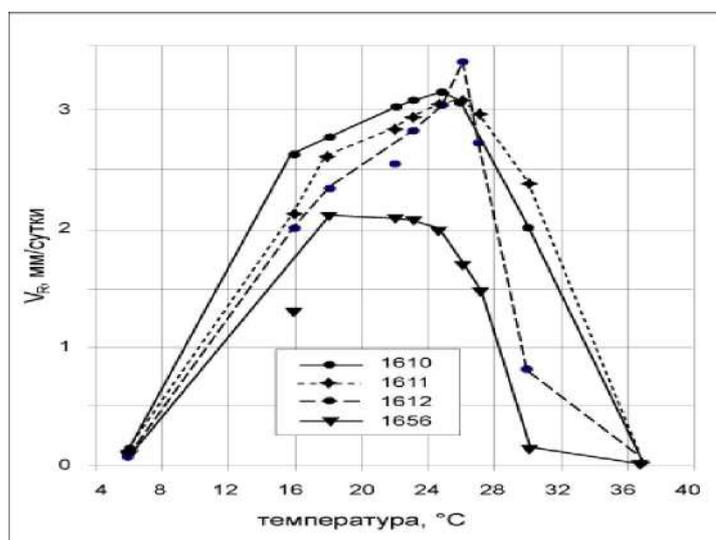


Рис. 6. Скорость роста вегетативного мицелия штаммов *H. marmoreus* при разных температурах

Общей закономерностью для всех исследованных штаммов *H. marmoreus* стало отсутствие какого-либо роста при +37°C. В то же время культуры сохраняли свою жизнеспособность и возобновляли рост при перенесении в более подходящие условия инкубации при +26°C. Необходимо отметить, что оптимумы температуры для роста

вегетативного мицелия разных штаммов данного вида отличались подобно другим широко распространенным в природе видам. Анализ полученных данных свидетельствует о том, что для *H. marmoreus* 1612 максимальная скорость роста наблюдалась при +26°C, в то время как для других штаммов нами установлен достаточно широкий диапазон температур, обеспечивающий почти одинаковую скорость роста. Мы установили температурные оптимумы в пределах +25-27°C для штаммов *H. marmoreus* японского происхождения и 18-23°C - для штамма 1656 американского происхождения (рис. 6).

В настоящее время используют несколько видов посевного мицелия (зерновой, опилочный, жидкий), растительные субстраты разного состава, а также различные варианты экстенсивного и интенсивного методов культивирования. В качестве маточной культуры для культивирования *H. marmoreus* P. Stamets (2000) рекомендует использовать зерновой или опилочный посевной мицелий, который хорошо зарекомендовал себя при экстенсивном культивировании *H. marmoreus*. Этот автор также рекомендует проводить 1- и 2-ю генерации посевного мицелия на зерне злаковых, таких как пшеница, овес, просо и др., тогда как 3-ю генерацию, для лучшей адаптации к субстрату, - на стерильных опилках. Согласно нашим данным, для интенсивного культивирования *H. marmoreus* целесообразно использовать зерно пшеницы, а также опилки лиственных пород деревьев с добавлением пшеничных отрубей, инокулированные жидким посевным мицелием (Ломберг, Соломко, 2006). В этом случае существенно сокращается время выращивания посевного материала. Применение физиологически активного жидкого инокулюма, полученного методом глубинного культивирования, на 25-30% сокращает время, необходимое для получения посевного мицелия первой генерации на зерне (табл. 4), что в целом согласуется с данными, представленными в литературе для других медленно растущих видов грибов (Stamets, 2000; Akavia et al., 2009).

Таблица 4. Время (сутки), необходимое для получения посевного мицелия *H. marmoreus* первой генерации

Вид, штамм	зерно пшеницы		опилки с 10% пшеничных отрубей	
	А	Ж	А	Ж
<i>Hypsizygus marmoreus</i> 1612	19	14	22	15

Примечание. А – инокуляция с агаризованной среды, Ж – инокуляция жидким мицелием.

Так как скорость роста *H. marmoreus* относительно невелика (в среднем 2,5-4,6 мм/сут), для получения его инокулюма потребуется 12-14 дней и около 20 дней для получения посевного мицелия на зерне пшеницы. С использованием подобранных нами условий получения жидкого инокулюма (состав и рН сред, температура инкубации, селектированные штаммы) сроки получения посевного мицелия первой генерации могут быть сокращены до 14-15 суток (Соломко и др., 2005; Ломберг, Соломко, 2006).

В природных условиях урожайность *H. marmoreus* напрямую зависит от питательных свойств и физической структуры древесины. Эти же параметры необходимо учитывать и при искусственном выращивании грибов. Культивирование *H. marmoreus* можно проводить только на стерильных субстратах - опилках лиственных пород деревьев: бука, дуба, клена, ольхи, березы и др., которые должны составлять 60-90% общей массы сухого субстрата с добавками, повышающими содержание азота, или на ряде подобранных нами субстратов из числа отходов растениеводства. Рекомендуется добавлять в субстраты для выращивания медленно растущих видов грибов различные растительные добавки, содержащие азот (кукурузная мука, пшеничные отруби и др.) в количестве 15-20%, для улучшения питательных и физических свойств субстрата. При этом наблюдается лучшая колонизация субстрата мицелием и повышение урожайности в целом (Соломко и др., 2005; Stamets, 2000). Израильские исследователи (Akavia et al., 2009) для выращивания букового гриба рекомендуют субстратную смесь, состоящую из кукурузных початков,

отрубей и выжимок оливок, показавшую наивысшую биологическую эффективность (БЭ=85,6%), а также различные комбинации хлопковой соломы с БЭ в пределах 31,5-53%.

Состав исследованных нами субстратных смесей и полученный выход грибов приведен в табл. 5. На субстрате, содержащем смесь разнообразных добавок (отходы чая, костра льна, кукурузная мука, пшеничные отруби и створки фасоли), наблюдали максимальную плотность обрастания субстрата мицелием, однако обогащение субстрата природными источниками азота хотя и увеличивало суммарную массу плодовых тел, но приводило к контаминированию субстрата посторонними микроорганизмами. Следует отметить, что скорость распространения мицелия по субстрату не всегда положительно коррелировала с выходом плодовых тел. Так, несмотря на хорошую скорость обрастания субстрата, содержащего 20% пшеничных отрубей, выход плодовых тел на данной смеси был минимальным.

Таблица 5. Состав использованных субстратов и выход плодовых тел *H. marmoreus* 1612

Компоненты субстратов	Содержание компонентов в вариантах субстратов, %			
	1	2	3	4
Буковые опилки	79	79	79	49
Отходы чая	-	-	-	10
Костра льна	-	-	-	20
Кукурузная мука	20	-	10	10
Пшеничные отруби	-	20	10	10
Створки фасоли	-	-	-	10
Мел	1	1	1	1
Выход, % свежих грибов от массы влажного субстрата	5,9	3,8	5,8	6,8

Основываясь на данных по выходу свежего гриба, наиболее селективной для *H. marmoreus* оказалась субстратная смесь с 79% буковых опилок, 20% кукурузной муки и 1% мела, которую также широко используют при промышленном культивировании некоторых ксилотрофных видов грибов, в частности *Lentinus edodes* (Berk.) Singer (Stamets, 1993). Несмотря на простой компонентный состав, данный субстрат обеспечивал хорошую скорость мицелиального роста и достаточно высокий выход букового гриба (Ломберг, Соломко, 2006). Поэтому дальнейший поиск оптимальных параметров роста и плодоношения в производственных условиях мы проводили на этом субстрате.

При 50% влажности субстрата все штаммы росли крайне медленно. Оптимальная влажность субстрата для мицелиального роста и образования плодовых тел исследованных штаммов находилась в пределах 55-66%, обеспечивая скорость роста до 2,5 мм/сутки (Ломберг, 2002; Lomberh et al., 2000). По литературным данным, подобранный интервал влажности субстрата является благоприятным для роста и плодообразования некоторых других лигнотрофных грибов (Stamets, 2000), в частности *Hericium erinaceus* (Bull.) Pers. (Grygansky et al., 1999). Также как и на агаризованных средах, наименьшая скорость была отмечена у штамма 1656 (1,9 мм/сут).

Существенное повышение концентрации CO₂ фиксировалось газоанализатором уже на третьи сутки инкубирования. На десятый день инкубации, когда мицелий полностью колонизировал субстрат, концентрация CO₂ также повышалась (до максимального значения 0,9%) (Ломберг, 2002; Lomberh et al., 2000). Наблюдалась корреляция между скоростью роста исследуемых штаммов и выделяемым CO₂, как было показано ранее для *H. erinaceus* (Grygansky et al., 1999). В наших опытах по плодоношению букового гриба концентрация CO₂ 1-2% была благоприятной для роста плодовых тел хорошего качества. P. Stamets (2000) также отмечает, что при такой концентрации CO₂ образуются грибы с толстой ножкой и крупной шляпкой, а дальнейшее увеличение

CO₂ приводит к удлинению ножки и уменьшению шляпки согласно японским стандартам.

По данным Т. Ватанабе и А. Сузуки (Watanabe, Suzuki, 1995), при 6% CO₂ на 5-е сутки плодоношения существенно повышается содержание всех основных компонентов гриба: протеинов, липидов, золы (за исключением углеводов), минералов - Ca, Fe, K, Zn (за исключением Na), рибофлавина, соотношения полиненасыщенных и насыщенных жирных кислот. Также в работе Х. Сасаки с соавт. (Sasaki et al., 1995) приводятся результаты по изучению влияния состава различных субстратов на содержание компонентов плодовых тел букового гриба. Показано, что изменение концентрации азота в субстрате практически не влияло на содержание азота в плодовых телах, но концентрации минералов увеличивались: K (11,6 раза), Na (9,73 раза), Zn (1,81 раза), Cd (4,30 раза) и Hg (1,80 раза), однако существенная корреляция между ними была найдена только у Na. Железо из субстрата не накапливалось в плодовых телах, хотя была отмечена некоторая корреляция между его концентрацией в различных субстратах и содержанием в плодовых телах.

Результаты плодоношения первой волны штаммов *H. marmoreus* в производственных условиях представлены на рис. 7. В производственных условиях именно штамму 1612, отобранному по скорости роста на агаризованных средах, были свойственны более короткий срок колонизации субстрата до начала плодоношения и наивысшая урожайность среди исследованных штаммов. Полученные данные выхода плодовых тел, которые в нашем эксперименте составили 7-9% субстрата, несколько ниже данных, приведенных в литературе (Stamets, 1993, 2000).

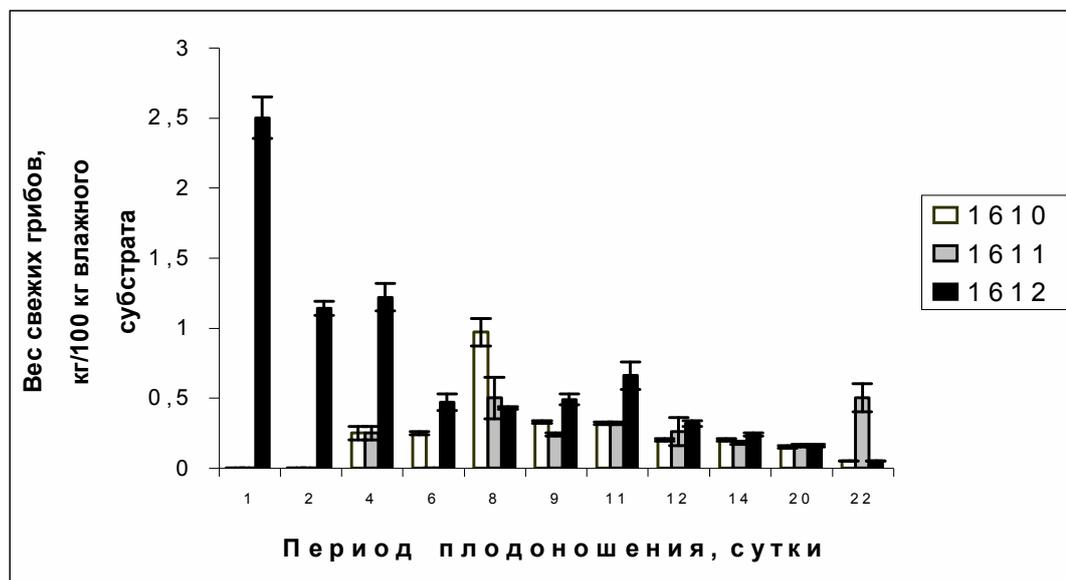


Рис. 7. Динамика плодоношения разных штаммов *H. marmoreus*.

Таким образом, при оптимальной температуре инкубации (26-27°C) и влажности субстрата (55-66%) период его обрастания длится до 30 дней и через 7-8 дней после снижения температуры до 10-12°C появляются примордии. Активному росту плодовых тел грибов способствует хорошая вентиляция, а также температура в диапазоне от 16 до 18°C.

Буковый гриб начали коммерчески культивировать в Японии относительно недавно. Первое сообщение об успешном получении плодоношения этого гриба в искусственных условиях относится к 1973 г., но объемы его производства долгое время оставались достаточно ограниченными. Лишь к 1990 г. буковый гриб вошел в десятку видов, объемы производства которых достигли промышленных масштабов (22,6 тыс. т), опередив по темпу роста производства в последующие годы (1994 – 55,8 тыс. т; 1997 – 74,2 тыс. т) такие традиционные для стран Юго-Восточной Азии виды, как *Pholiota nameko*, *Grifola frondosa*, *Tremella spp.* и др. Только в Китае за период с 1998 - 2000 гг. производство плодовых тел *H. marmoreus* возросло на 120,6%: с 38,0 до 83,8 тыс. тонн. В Японии его производство в 2004 г. достигло 85,0 тыс. т (Chang, Miles, 2004; Nakamura, 2006). Основными производителями плодовых тел этого очень ценного своими органолептическими свойствами гриба являются страны Юго-Восточной Азии, главным

образом Японии, где *H. marmoreus* издавна ценят за отличные вкусовые качества и приятный специфический аромат (Chang et al., 1993; Chang, 1999; Stamets, 2000). Наряду с этим буковый гриб остается пока еще недостаточно изученным и новым для европейского грибоводства видом.

Важными аргументами в пользу дальнейшей оптимизации технологии культивирования *H. marmoreus* и включения его в число новых перспективных объектов грибоводства являются не только его бесспорные пищевые достоинства, близкие к белому грибу (*Boletus edulis*), но и убедительные данные, касающиеся его лекарственных свойств.

Японские исследователи установили, что потребление плодовых тел, экстрактов и полисахаридов этого гриба существенно тормозит развитие злокачественных опухолей и метастазов (Ikekawa et al., 1992; Ikekawa, 1995, 2001, 2005). Превентивный эффект, в частности, показан в отношении развития метастазов карциномы легких Льюиса (Lewis Lung carcinoma), причем большая эффективность наблюдалась при введении водных экстрактов *H. marmoreus* внутривнутрибрюшинно (Saitoh et al., 1997). В сравнительных исследованиях на мышах с трансплантированными клетками саркомы S-180 установлено, что при введении перорально нативного экстракта *H. marmoreus* в концентрациях 100 и 500 мг/кг веса их ингибирующая активность на рост опухоли была выше, чем у таких же количеств известного противоопухолевого препарата Крестина (PSK), получаемого из *Trametes versicolor* (Sayama et al., 2003). Более того, введенные внутривнутрибрюшинно высокомолекулярные фракции экстракта плодовых тел *H. marmoreus* оказывали тормозящее действие на развитие опухоли уже начиная с концентрации 3 мг/кг веса.

С использованием химических, энзиматических, ЯМР и спектральных методов анализа были исследованы водные и щелочные экстракты из культивируемых плодовых тел *H. marmoreus*; изолированы и охарактеризованы отдельные фракции полисахаридов, изучен их

состав и противоопухолевая активность в отношении Саркомы 180 у мышей (Motoi et al., 2003). Способностью тормозить развитие опухоли обладали фракции, содержащие 1,3-β-глюканы, в то время как очищенный 1,3-α-глюкан такой активностью не обладал.

К веществам, замедлявшим рост раковых клеток *in vivo*, относятся и лектины (гликопротеины) гипсин (hypsine) и марморин (marmorin), термостабильные рибосом-инактивирующие белки, изолированные из плодовых тел *H. marmoreus* (Lam, Ng, 2001; Wong et al., 2008). Отмечена высокая противогрибковая активность гипсина против целого ряда патогенных грибов, таких как *Phytophthora blight*, *Fusarium oxysporum*, *Mycosphaella arachidicola* и *Botrytis cinerea*. Марморин выраженной противогрибковой активностью не обладал, зато оказался ингибитором синтеза обратной транскриптазы ВИЧ-1. Еще одно вещество белковой природы – HM-af, также выделенное из плодовых тел *H. marmoreus* (Suzuki et al., 2011), показало противогрибковую активность по отношению к *Flammulina velutipes*. Ряд исследователей (Lin, Su, 2006; Dai et al., 2009) отмечают активную гемагглютинацию у лектинов, полученных из букового гриба.

Т. Савабе с соавт. (Sawabe et al., 1996, 1999) методом масс-спектрометрической бомбардировки быстрыми атомами из *H. marmoreus* выделили структуры сфинголипидов и полиолов полиизопрена, таких как гипсизипренолы (hypsiziprenols A-C), которые однако не оказывали какого-либо противоопухолевого действия при исследованиях *in vitro* на линиях клеток легочной мукоэпидермоидной карциномы человека NCI-H292 и EL-4 лимфомы мышей. В дальнейшем Дж.Чангом с соавт. (Chang et al., 2004) из метанольного экстракта *H. marmoreus* выделили элемент, идентифицированный как гипсизипренол A9, для которого *in vitro* отмечено угнетение клеток гепатобластомы человека (HepG-2). Сходные результаты были получены и для 7 различных гипсизипренольных соединений, экстрагированных хлороформом, которые также оказывали умеренную цитотоксичность по отношению к линиям клеток карциномы толстой кишки (HT-29), карциномы молочной железы (MCF-7) и гепатобластомы

(HerpG-2) человека (Xu et al., 2007). Дальнейшие исследования (Rouhana-Toubi et al., 2009) были направлены на подбор подходящего органического растворителя для выделения низкомолекулярных веществ из глубинно выращенного мицелия 19 видов высших базидиомицетов и проверку полученных экстрактов по отношению к клеткам рака яичников (ES-2). Показано, что этилацетатные экстракты четырех видов грибов, в т. ч. букового гриба, оказались наиболее эффективными (в сравнении с хлороформом и этанолом) и в концентрации 75 мкг/мл приводили к полному ингибированию раковых клеток.

Как известно, грибы являются хорошим натуральным источником антиоксидантных компонентов. При использовании различных методов и тест-систем *in vitro* и *in vivo* высокая антиоксидантная активность показана для экстрактов из плодовых тел и глубинно выращенного мицелия букового гриба (Matsuzawa et al., 1997, 1998; Matsuzawa, 2006; Krasnopolskaya et al., 2008). Причем показано, что большей антиоксидантной активностью обладали спиртовые экстракты мицелия *H. marmoreus*, которые были в 5-6 раз активнее водных (Автономова и др., 2008; Krasnopolskaya et al., 2008). Отдельными исследователями (Koichiro et al., 2008) показано, что добавление в пищу порошка плодовых тел букового гриба оказывает стойкий эффект снижения холестерина.

Хотя экстракты и полисахаридные препараты многих грибов стимулируют иммунную систему, нельзя не отметить и того, что некоторые из них, напротив, угнетают иммунную реакцию. Так, например, показано, что этанольные экстракты *H. marmoreus* и других широко культивируемых съедобных грибов, таких как *Flammulina velutipes*, *Pholiota nameko* (T. Ito) S. Ito и *Pleurotus eryngii* (DC.: Fr.) QuéL., оказывают значительное антиаллергическое действие в тест-системе на мышах с индуцированной аллергией типа IV (Sano et al., 2002; Yoshino et al., 2008).

Таким образом, даже обычное потребление плодовых тел

H. marmoreus в пищу может являться хорошей профилактикой развития атеросклероза и раковых новообразований, быть полезным для повышения иммунитета, увеличения продолжительности жизни и общего омолаживания организма, что свидетельствует о большом потенциале букового гриба в промышленном грибоводстве и других биотехнологиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Автономова А.В., Леонтьева М.И., Исакова Е.Б. и др.** Противоопухолевые и антиоксидантные свойства полисахаридных экстрактов и фракций биомассы базидиомицета *Hypsizygos ulmarius*, полученной путем глубинного культивирования // Биотехнология. – 2008. – № 2. – С. 31-39.
- Билай В.И.** Основы общей микологии. – Киев: Вища шк., 1980. – 360 с.
- Бухало А.С.** Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре. – Киев: Наук. думка, 1988. – 144 с.
- Бухало А.С., Митропольська Н.Ю., Михайлова О.Б.** Каталог колекції культур шапинкових грибів (IBK). – К.: Альтерпрес, 2011. – 100 с.
- Ломберг М.Л.** Дослідження *Hypsizygos marmoreus* (Peck) Bigelow (*Agaricales*) у культурі // Укр. бот. журн. – 2002. – **59**, № 3. – С. 292–298.
- Ломберг М.Л.** Лікарські макроміцети у поверхневій та глибинній культурі. Автореф. дис. канд. біол. наук. – Київ, 2005. – 20 с.
- Ломберг М.Л., Соломко Е.Ф.** Наукові засади інтродукції нових видів цінних їстівних та лікарських грибів у грибовництво України // Мат. I Міжнар. спец. науково-практич. конф. "Грибна індустрія". – Київ, 2006. – С. 34–37.
- Соломко Э.Ф., Фёдоров О.А.** Влияние pH среды на кинетику роста *Pleurotus ostreatus* в глубинной культуре // Микол. и фитопатол. – 1988. – **22**, № 6. – С. 537–542.
- Соломко Е.Ф., Ломберг М.Л., Митропольська Н.Ю., Чоловська О.В.** Ріст окремих видів лікарських макроміцетів на поживних середовищах різного складу // Укр. бот. журн. – 2000. – **57**, № 2. – С. 119–126.
- Соломко Э.Ф., Ломберг М.Л., Бухало А.С.** Разработка условий глубинного культивирования лекарственных видов макромицетов // Мат. Междунар. конф. "Проблемы микробиологии и биотехнологии". – Минск, – 1998. – С. 132.
- Соломко Э.Ф., Ломберг М.Л., Балагура А.Н.** Альтернативные субстраты для культивирования лекарственных грибов // Мат. 3-го

всероссийского конгресса "Успехи медицинской микологии". – Москва, – 2005. – С. 223–226.

Шиврина А.Н., Низковская О.П., Фалина Н.Н., Маттисон Н.Л., Ефименко О.М. Биосинтетическая деятельность высших грибов. – Л:Наука, 1969. – 241 с.

Akavia E., Beharav A., Nevo E. Study of *Hypsizygus marmoreus* (Peck) Bigel. and *Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) S.F. Gray: cultural-morphological peculiarities, growth characteristics, qualitative enzymatic activity, and resistance to fungal pest contamination // Int. J. Med. Mushr. – 2006. – 8, N 4. – P. 361–376.

Akavia E., Beharav A., Wasser S.P., Nevo E. Disposal of agro-industrial by-products by organic cultivation of the culinary and medicinal mushroom *Hypsizygus marmoreus* // Waste Manag. – 2009. – 29, N 5. – P. 1622–1627.

Buchalo A., Mykchaylova O., Lomberg M., Wasser S. Microstructures of vegetative mycelium of macromycetes in pure cultures / Eds. P.A. Volz and E. Nevo. M.G. Kholodny Institute of Botany National Academy of Sciences of the Ukraine. – Kiev: Alterpress, 2009. – 224 p.

Chang S.T., Buswell J.A., Chiu S.W. Mushroom biology and mushroom products. – Hong Kong: Chinese Univ. Press, 1993. – 370 p.

Chang S.T. Global impact of edible and medicinal mushrooms on human welfare in the 21st century: nongreen revolution // Int. J. Med. Mushr. – 1999. – 1, N1. – P. 1–7.

Chang S.T., Miles Ph.G. Mushrooms. Cultivation, nutritional value, medicinal effect and environmental impact. – London, New York, Washington, D.C. CRC Press, 2004. – 451 p.

Chang J.S., Son J.K., Li G. et al. Inhibition of cell cycle progression on HepG2 cells by hypsiziprenol A9, isolated from *Hypsizygus marmoreus* // Canc Lett. – 2004. – 212. – P.7-14.

Clemençon H., Moncalvo J.M. Taxonomic analysis of cultural characters in the group *Lyophyllum shimeji* (*Agaricales*, *Basidiomycetes*) from Japan // Trans. Mycol. Soc. Jap. – 1990. – 31. – P. 478-488.

Dai Y.-Ch., Yang Z.-L., Cui B.-K., Yu C.-J., Zhou L.-W. Species diversity and utilization of medicinal mushrooms and fungi in China (review) // Intern. J. Med. Mushr. – 2009. – 11, N 3. – P. 287-302.

Grygansky A.Ph., Solomko E.F., Kirchhoff B. Mycelial growth of medicinal mushroom *Herichium erinaceus* (Bull.: Fr.) Pers. in pure culture // Intern. J. Med. Mushr. – 1999. – 1, N 1. – P. 81-87.

Ikekawa T., Saitoh H., Feng W., Zhang H., Li L., Matsuzawa T. Antitumour activity of *Hypsizygus marmoreus*. 1. Antitumour activity of extracts and polysaccharides // Chem. Pharm. Bull. – 1992. – 40. – P. 1954–1957.

Ikekawa T. Bunashimeji, *Hypsizygus marmoreus*: antitumor activity of extracts and polysaccharides // *Food Rev. Intern.* –1995. – **11**, N 1. – P. 207–209.

Ikekawa T. Beneficial effects of edible and medicinal mushrooms on health care // *Int. J. Med. Mushr.* – 2001. – **3**. – P. 291–298.

Ikekawa T. Cancer risk reduction by intake of mushrooms and clinical studies on EEM // *Int. J. Med. Mushr.* – 2005. – N3. – P. 347.

Index Fungorum [Электронный ресурс]: the global fungal nomenclatur. 2010. - Режим доступа к базе данных: <http://www.indexfungorum.org/>

Itonori S., Yamawaki S., Aoki K. et al. Structural characterization of glycosylinositolphospholipids with a blood group type B sugar unit from the edible mushroom, *Hypsizygus marmoreus* // *Glycobiology.* – 2008. – **18**, N 7. – P. 540–548.

Koichiro M., Chinatsu K., Takako T., Satoshi I., Masahiko I. Antiatherosclerotic effect of the edible mushrooms *Pleurotus eryngii* (Eringi), *Grifola frondosa* (Maitake), and *Hypsizygus marmoreus* (Bunashimeji) in apolipoprotein E-deficient mice // *Nutr. Res.* – 2008. – **28**, N 5. – P. 335–342.

Krasnopolskaya L.M., Leontieva M.I., Avtonomova A.V. et al. Antitumor properties of submerged cultivated biomass and extracts of medicinal mushrooms of genus *Hypsizygus* Singer (*Agaricomycetidae*) // *Int. J. Med. Mushr.* – 2008. – **10**, N 1. – P. 25–35.

Lam S.K., Ng T.B. Hypsin, a novel thermostable ribosome-inactivating protein with antifungal and antiproliferative activities from fruiting bodies of the edible mushroom *Hypsizygus marmoreus* // *Biochem. Biophys. Res. Comm.* - 2001. - **285**. - P. 1071-1075.

Lin Y.M., Su A.H. Partial properties and haemagglutination activity analysis of the lectin from *Hypsizygus marmoreus* // *Mycosystema.* – 2006. – **25**. – P. 284-291.

Lomberh M., Buchalo A., Solomko E., Grygansky A., Kirchhoff B. Investigations of mycelium growth and fruit body development of different strains of the beech mushroom Shimeji (*Hypsizygus marmoreus* Bull.: Fries) Singer // *Mushr. Sci. / Ed. L. Van Griensven.* – Maastricht, Netherlands: Balkena, 2000. – **15**. – P. 763–770.

Lomberh M.L., Solomko E.F., Buchalo A.S., Kirchhoff B. Studies of medicinal mushrooms in submerged culture // 4th Intern. Conf. Mushr. Biology and Mushr. Products: Proc. – Cuernavaca (Mexico), – 2002. – P. 367–378.

Lomberh M.L., Renker C., Buchalo A.S., Solomko E.F., Kirchhoff B., Buscot F. Micromorphological and molecular biological study of culinary-medicinal mushroom *Hypsizygus marmoreus* (Peck) Bigel. (*Agaricomycetidae*) // *Int. J. Med. Mushr.* – 2003. – **5**, N 3. – P. 307–312.

- Matsuzawa T., Sano M., Tomita I., Saitoh H., Ikekawa T.** Studies on Antioxidant effect of *Hypsizigus marmoreus*. I. Effects of *Hypsizigus marmoreus* for antioxidant activities of mice plasma // *Yakugaku-zasshi*. – 1997. – **117**, N 9. – P. 623–628.
- Matsuzawa T., Saitoh H., Sano M., Tomita I., Ohkawa M., Ikekawa T.** Studies on Antioxidant Effect of *Hypsizigus marmoreus*. II. Effects of *Hypsizigus marmoreus* for antioxidant activities of tumor-bearing mice // *Ibid.* – 1998. – **118**, N 10. – P. 476–481.
- Matsuzawa T.** Studies on antioxidant effects of culinary-medicinal Bunashimeji mushroom *Hypsizygyus marmoreus* (Peck.) Bigel. (Agaricomycetidae) // *Int. J. Med. Mushr.* – 2006. – **8**, N 3. – P. 245–250.
- Motoi M., Goto S., Ohno N.** Structure and antitumor activity of 1,3-β-glucan from cultivated fruit bodies of culinary-medicinal mushroom *Hypsizygyus marmoreus* (Peck) Bigel. (Agaricomycetidae) // *Ibid.* – 2003. – **5**, N 3. – P. 247–259.
- Mycobank** [Электронный ресурс]: Fungal database. 2004-1012. - Режим доступа к базе данных: <http://www.mycobank.org/mycotaxo.aspx>
- Nakamura K.** Bottle cultivation of culinary-medicinal Bunashimeji mushroom *Hypsizygyus marmoreus* (Peck) Bigel. (Agaricomycetidae) in Nagano prefecture (Japan) // *Int. J. Med. Mushr.* – 2006. – **8**, N 2. – P. 179–186.
- Rouhana-Toubi A., Wasser S.P., Fares F.** Ethyl acetate extracts of submerged cultured mycelium of higher Basidiomycetes mushrooms inhibit human ovarian cancer cell growth // *Ibid.* – 2009. – **11**, N 1. – P. 29–37.
- Saitoh H., Feng W., Matsuzawa T., Ikekawa T.** Antitumor activity of *Hypsizigus marmoreus*. II. Preventive effect against Lung Metastasis of Lewis Lung Carcinoma // *Yakugaku-zasshi*. – 1997. – **117**, N 12. – P. 1006–1010.
- Sano M., Yoshino K., Matsuzawa T., Ikekawa T.** Inhibitory effects of edible higher basidiomycetes mushroom extracts on mouse type IV allergy // *Int. J. Med. Mushr.* – 2002. – **4**. – P. 37-41.
- Sasaki H., Aoyagi Y., Kasuga A., Tanaka Y., Matsuzawa M., Kawai H.** Relationship between fruit body composition and substrates in Bunashimeji (*Hypsizygyus marmoreus* (Peck) Bigelow), Nameko (*Pholiota nameko* (T. Ito) S. Ito Imai in Imai) and Enokitake (*Flammulina velutipes* (Curt.: Fr.) Sing.) mushrooms cultivated on sawdust substrate beds // *Nippon Shok. Kagaku Kogaku Kaishi*. – 1995. – **42**, N 7. – P. 471-477.
- Sayama K., Kohama H., Yokoyama T., Ikekawa T.** Anti-tumor activity of extract of edible mushrooms, *F. velutipes* and *H. marmoreus* // *The 2nd Intern. Conf. on Med. Mushr. - Peach (Thailand), 2003.* – P. 103 - 106.

- Sawabe A., Morita M., Ouchi S., Okamoto T.** Fast atom bombardment mass spectrometry and linked scan analyses at constant B/E in the structural characterization of new polyisoprenepolyols isolated from an edible mushroom (*Hypsizygus marmoreus*) // J. Mass Spectr. – 1996. – **31**. – P. 921-925.
- Sawabe A., Morita M., Kiso T., Kishine H., Ohtsubo Y., Ouchi S., Okamoto T.** Structural analyses of a precursory substance of bitterness: new polyisoprenepolyols isolated from an edible mushroom (*Hypsizygus marmoreus*) by fast atom bombardment mass spectrometry // J. Agric. Food Chem. – 1999. – **47**. – P.588-593.
- Solomko E.F., Buchalo A.S., Wasser S.P., Mitropolskaya N.Yu., Weis A.L.** Investigations on *Omphalotus olearius* (DC.: Fr.) Fay. (Agaricales s.l.) in pure culture // Ukr. Bot. J. - 1998. - **55**, N 6. - P. 598-605.
- Stalpers J.A.** Identification of wood-inhabiting Aphyllophorales in pure culture // Stud. Mycol. – 1978.– 248 p.
- Stamets P.** Growing gourmet and medicinal mushrooms. Ten Speed Press, 1993. – 556 p.
- Stamets P.** Growing gourmet and medicinal mushrooms. 3 ed. – Ten Speed Press, 2000. – 554 p.
- Suzuki T, Umehara K, Tashiro A, Kobayashi Y, Dohra H, Hirai H, Kawagishi H.** An antifungal protein from the culinary-medicinal beech mushroom *Hypsizygus marmoreus* (Peck) Bigel. (*Agaricomycetidae*) // Int. J. Med. Mushr. – 2011. – **13**, N 1. – P. 27–31.
- Watanabe T., Suzuki A.** Effect of exposure of concentrated carbon dioxide on chemical components of Bunashimeji mushroom (*Hypsizygus marmoreus* Bigelow) during growing of fruit body // Nippon Shok. Kagaku Kogaku Kaishi. – 1995. – **42**, N 9. – P. 656-660.
- Wong J.H., Wang H.X., Ng T.B.** Marmorin, a new ribosome inactivating protein with antiproliferative and HIV-1 reverse transcriptase inhibitory activities from the mushroom *Hypsizygus marmoreus* // Appl. Microbiol. Biotechnol. - 2008. – P. 669-674.
- Xu M.L., Choi J.Y., Jeong B.S. et al.** Cytotoxic constituents isolated from the fruit bodies of *Hypsizygus marmoreus* // Arch. Pharm. Res. – 2007. – **30**. – P. 28-33.
- Yang Z., Yang C., Song G.** Recognition of *Hypsizygus marmoreus* (Peck) Bigelow and its cultivation // Edib. Fungi China. – 1992. – **11**, N 5. – P. 19-20.
- Yoshino K., Nishimura M., Watanabe A., Saito S., Sano M.** Preventive effects of edible mushroom (*Hypsizygus marmoreus*) on mouse type IV allergy: fluctuations of cytokine levels and antioxidant activities in mouse sera // J. Food Sci. – 2008. – **73**, N 3. – P. 21-25.

М.Л. Ломберг

БІОЛОГІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ БУКОВОГО ГРИБА - *HYPsizIGUS MARMOREUS*
(PECK) H.E. BIGELOW

Досліджені біологічні властивості їстівного делікатесного гриба *H. marmoreus*, відомого своїми лікарськими властивостями. Отримані нові дані щодо мікроморфологічних (наявність хламідоспор та артроконідій на дікаріотичному міцелії) та молекулярно-біологічних характеристик цього виду. Визначена максимальна швидкість росту вегетативного міцелію на агарових середовищах (до 4 мм/добу), оптимальне значення кислотності середовища (рН 7,2), оптимальні (23-27°C) та критичні (4 і 37°C) температури, а також сприятливі значення CO₂ (0,9%), вологості (55-66%) і складу субстрату для міцеліального росту та плодоношення гриба. Підібрані умови отримання фізіологічно-активного рідкого посівного матеріалу. Відібрано штам 1612, перспективний для подальших розробок промислової технології його культивування.

M.L. Lomberh

BIOLOGICAL PROPERTIES OF *HYPsizYGUS MARMOREUS* (PECK)
H.E.BIGELOW

The biological properties of the edible gourmet mushroom *H. marmoreus* with known medicinal properties were investigated. New data on the micromorphological (the presence of chlamydospores and arthroconidia on dikaryotic mycelium) and molecular-biological characteristics of this species were described. The maximal growth rate of vegetative mycelium on agar media (about 4 mm/day), optimal pH of media (pH 7.2), optimal (23-27°C) and critical (4 and 37°C) temperatures, as well as favorable CO₂ (0.9%) levels, substrate humidity (55-66%), and composition for mycelial growth and fruit bodies were determined. The conditions of physiologically active liquid inoculum obtaining were selected. It was shown that strain 1612 needs further development in industrial technology of its cultivation.

ГРОДЗИНСКАЯ А.А.¹, СЫРЧИН С.А.², КУЧМА Н.Д.³, ВАССЕР С.П.¹

1 – Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев 01601, ул. Терещенковская, 2, Украина, e-mail: agrodz@ukr.net

2 – Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН, Киев 03680, ул. Академика Заболотного, 154, e-mail: syrchin@ukr.net

3 – Институт агроэкологии УААН, Киев 03143, ул. Метрологическая, 12

МАКРОМИЦЕТЫ – БИОИНДИКАТОРЫ РАДИОЦЕЗИЕВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ УКРАИНЫ

В течение 1990-2008 гг. методом гамма-спектрометрии определяли активность радиоцезия (¹³⁷Cs и ¹³⁴Cs) в почвах и плодовых телах 207 видов дикорастущих макромицетов из 159 местообитаний восьми областей Украины. Макромицеты из Чернобыльской зоны накапливали миллионы Бк/кг сухого веса. Соотношение ¹³⁷Cs/⁹⁰Sr составляло 10-10². Уровни накопления радиоцезия зависят от конкретной радиоэкологической ситуации в точке сбора гриба, его видовой принадлежности и экологической приуроченности. Наблюдается тенденция возрастания аккумулирующей способности в отношении радиоцезия в ряду от лигнотрофов→ гумусовых сапротрофов→подстилочных сапротрофов к микосимбиотрофам. Выявлены виды-гипераккумуляторы радиоцезия, принадлежащие к семействам Cortinariaceae, Boletaceae, Russulaceae, Paxillaceae, Gomphidiaceae, Hydnaceae. Картографирование с помощью выбранных индикаторных видов показало наличие градиента снижения радиационно-индуцированного загрязнения плодовых тел макромицетов с северной и северо-западной части в направлении южной и центральной частей Киевской области.

Ключевые слова: биоиндикация, радиоцезий, радиостронций, Чернобыльская авария

Введение

Планетарные масштабы ядерных аварий, таких как Чернобыльская и Фукусимская, их тяжелые экологические последствия обуславливают необходимость постоянного радиационного мониторинга и контроля различных компонентов биоты. Роль микобиоты в процессах миграции и перераспределения радионуклидов в окружающей среде чрезвычайно важна. Способность макромицетов накапливать тяжелые металлы, радионуклиды природного и техногенного происхождения достаточно широко представлена в специальной литературе (Tyler, 1980; Haselwandter et al., 1988,1994; Teherani, 1988; Haselwandter, Berreck, 1989,1994; Bakken, Olsen, 1990; Bem et al., 1990; Fraiture et al., 1990;

Dighton et al., 1991; Smith et al., 1993; Вассер та ін., 1995; Mietelski et al., 1993, 1994, 2010; Федоров, Елиашевич, 2000; Kalač, 2001, 2012; Yoshida, Muramatsu, 1994, 1998; Щеглов, 1999; Steiner et al., 2002; Skwarzec, Jakusik, 2003; Baeza et al., 2004; Ban-nai et al., 2004; Dvořák et al., 2006; Dementyev, Bolsunovsky, 2009 и др.). Впервые явление аккумуляции радионуклидов грибами как результат глобальных выпадений после надземных испытаний ядерного оружия было установлено Г. Грейтером в 1963 г. Исследование образцов шляпочных грибов из Западной Германии показало избирательное накопление не только ^{137}Cs , но и других продуктов распада, а именно: ^{144}Ce , ^{106}Ru , ^{90}Rh и ^{90}Sr (Grüter, 1971). В дочернобыльский период самая высокая активность ^{137}Cs (до 25,2 кБк/кг сухого веса) была обнаружена К. Хазельвандтером у *Cortinarius armillatus* (Haselwandter, 1977).

Авария на Чернобыльской АЭС в апреле 1986 г. привела к значительному распространению целого ряда радиоактивных элементов в Северном полушарии. Вследствие этой глобальной техногенной катастрофы и загрязнения всех компонентов биосферы, выведения из землепользования миллионов гектаров плодородных почв, тяжелых последствий для здоровья миллионов людей вопросы радиоэкологического контроля окружающей среды не сходят с повестки дня уже четверть века. Активная эмиссия радионуклидов из разрушенного реактора, продолжавшаяся более 10 дней в сочетании с изменяющимися метеорологическими условиями и разнообразием ландшафтов, обусловили чрезвычайно гетерогенный и сложный по плотности, составу и физико-химическим параметрам характер радиоактивных выпадений на территории Украины и сопредельных государств. Многочисленные постчернобыльские публикации свидетельствуют о достоверном многократном увеличении содержания радионуклидов в грибах в результате аварии (Gans, 1986, 1987; Dietl, Breitig, 1988; Teherani, 1988; Haselwandter, Berreck, 1989; Bem et al., 1990; Вассер та ін., 1991, 1992, 1995; Нифонтова, Алексашенко, 1992; Wasser, Grodzinskaya, 1993; Mietelski et al., 1994; Grodzinskaya et al.,

1995; Rühm et al. 1998; Kalač, 2001, 2012). Авторы отмечают, что уровень природного изотопа ^{40}K в плодовых телах был достаточно стабильным (700-1000 Бк/кг с.в.), содержание же $^{137}\text{Cs}+^{134}\text{Cs}$, как правило, было выше и существенно варьировало (Eckl et al., 1986; Dighton, Horrill, 1988; Battiston et al., 1989). Именно по наличию ^{134}Cs в сочетании с ^{137}Cs (в соотношении 1:2) можно было судить об аварийном происхождении загрязнения грибов радиоцезием (Rückert et al., 1990; Haselwandter, Berreck, 1994). Г. Хайнрих описал неравномерность распределения ^{137}Cs в плодовых телах грибов в виде следующей последовательности – пластинки > мякоть шляпки > ножка (Heinrich, 1993).

Ранее методом атомно-абсорбционной спектроскопии было исследовано содержание стабильного Cs в 433 видах дикорастущих грибов Европы и показано, что его чрезвычайно высокие концентрации наблюдались у представителей семейства *Cortinariaceae* (особенно у *Cortinarius albobviolaceus*), высокие – у *Clavariaceae*, *Rhodophyllaceae*, *Strophariaceae*, низкие – у представителей *Helvellaceae* и *Lycoperdaceae* (Seeger, Schweinshaut, 1981). Естественно предположить, что процессы накопления радионуклидов макромицетами должны происходить в определенной степени аналогично накоплению стабильных элементов. Действительно, Л.Р. Баккеном и Р.А. Ольсеном (Bakken, Olsen, 1990) при исследовании накопления радиоцезия макромицетами Норвегии была установлена положительная корреляция между концентрациями радиоцезия и нерадиоактивного цезия, и отрицательная – с уровнем pH почвы. Проверая гипотезу о механизме поступления цезия в плодовые тела, основанную на предполагаемой способности транспортных энзимов клеточных мембран распознавать ионы Cs^+ и K^+ , авторы показали отсутствие распознавания. Межвидовые отличия в поглощении радиоцезия и стабильного цезия они объясняют, прежде всего, пространственным расположением этих элементов в слоях почвы и уровнем сродства к Cs. Важным, на наш взгляд, является предположение, что грибы, изменяя pH среды, способны высвобождать радиоцезий, находившийся до этого в связанном состоянии. Различное

поглощение грибами природного и радиоактивного цезия может быть связано с их различной доступностью (Horyna, Randa, 1988). Культуральные эксперименты с *Pleurotus ostreatus*, проведенные Ч. Кувахара с соавт. (Kuwahara et al., 2002), показали, что ^{137}Cs и стабильный Cs активно поглощались грибом в зависимости от концентрации ^{137}Cs или Cs в питательной среде. В то же время накопление ^{137}Cs плодовыми телами подавлялось K и/или Cs, что подтверждает то, что грибы могут поглощать ^{137}Cs через K-транспортные системы.

Полученные обширные данные по содержанию радиоцезия в грибах Европы, несмотря на некоторую противоречивость, свидетельствуют о видоспецифичности накопления. Более высокие уровни активности и коэффициентов переноса (Tf – transfer factors) обнаруживаются у микосимбиотрофных видов, в частности представителей семейств *Cortinariaceae* и *Boletaceae* (например, у *Boletus (Xerocomus) badius*) (Eckl et al., 1986; Haselwandter et al., 1988, 1994; Haselwandter, Berreck, 1989, 1994; Bem et al., 1990; Wasser, Grodzinskaya, 1992, 1993; Guillitte et al., 1990, 1994; Mietelsky et al., 1994, 2010; Malinowska et al., 2006). Повышенные уровни ^{137}Cs , обычно наблюдаемые у *Boletus badius*, по мнению ряда авторов, могут быть связаны, главным образом, с образованием комплекса этого радионуклида с двумя коричневыми пигментами кутикулы шляпок – бационом А и норбационом А (Steffan, Steglich, 1984 цит. по Mietelski, 2010; Garaudée et al., 2002). Д. Ауманн с соавторами (Aumann et al., 1989) утверждают, что подобный механизм ответственен за аккумуляцию радиоцезия также у *Boletus erythropus* и *B. mirabilis*. Важным фактором, определяющим уровни накопления радионуклидов макромицетами, являются условия их произрастания. Отмечена положительная корреляция между степенью гидроморфности почв и величиной содержания радионуклидов в грибах. Виды, растущие на гидроморфных лесных почвах аккумулятивных ландшафтов, накапливают на порядок выше ^{137}Cs , чем те же виды, произрастающие

на автоморфных почвах элювиальных ландшафтов (Щеглов, 1999; Tsvetnova et al., 2001).

Биоиндикация как метод оценки экологической безопасности в последние годы приобрел концептуальное значение (International bioindicators, 2005). Одной из важнейших особенностей макромицетов, позволяющей использовать их в подобных исследованиях, является именно их способность к накоплению радионуклидов и других контаминантов в количествах, превышающих их содержание в других компонентах экосистем. Существенное преобладание уровней загрязнения отдельных видов макромицетов относительно лесной подстилки (являющейся основным депо радионуклидов в течение всего послеаварийного периода) придает им особый статус в системе биоиндикации (Haselwandter et al., 1988; Fraiture et al., 1990; Johanson, Nikolova al., 1996; Grodzinskaya et al., 1995; 2003, 2006, 2007, 2011; Щеглов, 1999; Гродзинская, Сырчин, 2010).

Согласно Д. Гэдду (Gadd, 1996), грибы могут не только непосредственно связывать или фиксировать радионуклиды, но и опосредованно влиять на форму их нахождения и подвижность в лесных почвах. Грибы играют ключевую роль в мобилизации, поглощении и переносе питательных веществ и, по-видимому, являются важным фактором долговременного удержания радиоцезия в органическом слое грунта (Steiner et al., 2002). Ввиду того, что биомасса макромицетов с учетом мицелия в пять раз превышает напочвенный покров (Бурова, 1986), необходимость выяснения роли грибного компонента в процессах перераспределения радионуклидов в лесных экосистемах не вызывает сомнения. Несмотря на то, что с момента катастрофы на Чернобыльской АЭС прошло уже 25 лет, до сих пор сохраняется опасность для здоровья населения, связанная с внутренним облучением за счет употребления загрязненных радионуклидами продуктов, в частности дикорастущих съедобных и лекарственных видов грибов. Таким образом, высшие базидиомицеты, среди которых известны виды с высокой аккумулирующей активностью в отношении радиоцезия, представляют особый интерес как с точки зрения выяснения биологических причин

избирательного накопления тех или иных радионуклидов, так и оценки радиационного риска употребления съедобных видов населением, проживающем на загрязненных территориях. Следует подчеркнуть, что для комплексной оценки радиоэкологической ситуации и минимизации негативных последствий рекомендован дальнейший мониторинг состояния загрязненности микобиоты.

Материалы и методы

Методом гамма-спектрометрии (гамма-анализатор Compugamma 1282-002 LKB, Ge-детектор Canberra GLX 4019, гамма-спектрометр СА 0,5) определяли активность ^{137}Cs и ^{134}Cs в образцах плодовых тел дикорастущих *Basidiomycetes* (более 3500 образцов, принадлежащих к 207 видам) (Табл. 1) и субстратов, собранных в 1990-2008 гг. в 159 местообитаниях Киевской (включая зону отчуждения Чернобыльской АЭС), Житомирской, Черниговской, Волынской, Полтавской, Ровенской, Черкасской, Львовской и Закарпатской областей Украины (Рис.1). Образцы грибов весом 1-200 г (от 3 до 30 плодовых тел) очищали от остатков почвы и растений и, как и образцы почв из мест произрастания (0-5 см), сушили при 40-50 °С, затем размалывали до мелкодисперсного состояния, досушивали в течение 24 ч. при 80 °С и помещали в чашки Петри или пластиковые пакеты. Время измерения - 6-36 ч. Ошибка измерения ^{137}Cs обычно составляла менее 20%. В некоторых образцах дикорастущих и культивируемых лигнотрофных видов радиохимическим методом на основе аккумуляции ^{90}Y по стандартной методике определяли активность ^{90}Sr . Для проведения культуральных экспериментов использовали чистые культуры *Pleurotus ostreatus* и *Lentinus edodes* (штаммы 570 и 419 соответственно, коллекция ИБК) и стерилизованные субстраты из древесины модельных объектов - сосны, дуба и березы (с добавлением ржанных отходов), отобранных в районе полигона «Рыжий лес-2», находящегося в 4 км на север от ЧАЭС (Парышевское лесничество) (Кучма, Гродзинська, 2004). В период разрастания мицелия поддерживалась температура 25-26°С. Через три недели (варианты опыта с *P. ostreatus*) и восемь недель

(*L. edodes*) культуральные емкости переносили в освещенное помещение, где они находились до начала плодоношения при температуре 17-18 °С. Полученные в культуре и собранные в 10-километровой зоне ЧАЭС образцы макромицетов готовили для исследования вышеуказанным способом. Средние уровни поверхностного загрязнения почв определяли по результатам полевых измерений, официально утвержденной карте, представленной в Национальном докладе (20 years... 2006; Двадцять п'ять років Чорнобильської катастрофи, 2011), Атласе радиоактивного загрязнения Украины (2008) и по данным Общедозиметрической классификации (Загальнодозиметрична паспортизація ..., 2005).

Таблица 1. Виды макромицетов*, собранные для гамма-спектрометрического исследования в 1990-2008 гг.

- | | |
|--|--|
| 1. <i>Agaricus arvensis</i> Schaeff. | 25. <i>B. rhodoxanthus</i> (Krombh.) Kallenb. |
| 2. <i>A. bitorquis</i> (Quél.) Sacc. | 26. <i>B. subtomentosus</i> (L.) Quél. (=X. <i>subtomentosus</i>) |
| 3. <i>A. campestris</i> L.: Fr. | 27. <i>B. versicolor</i> (Krombh.) Quél. (= X. <i>rubellus</i>) |
| 4. <i>A. gennadii</i> (Chatin & Boud.) P.D. Orton | 28. <i>Calocybe gambosa</i> (Fr.) Donk |
| 5. <i>A. maleolens</i> F.H. Moller | 29. <i>Calvatia excipuliformis</i> (Scop.) Perdeck |
| 6. <i>A. silvaticus</i> Schaeff. | 30. <i>Calvatia gigantea</i> (Batsch) Lloyd. (= <i>Langermannia gigantea</i>) |
| 7. <i>A. xanthodermus</i> Genev. | 31. <i>C. utrififormis</i> (Bull.) Jaap |
| 8. <i>Agrocybe molesta</i> (Lasch) Singer | 32. <i>Cantharellus cibarius</i> Fr. |
| 9. <i>Amanita citrina</i> (Pers.) Pers. | 33. <i>Clitocybe claviceps</i> (Pers.) P. Kumm. |
| 10. <i>A. muscaria</i> (L.) Lam. | 34. <i>C. gigantea</i> (Sowerby) Quél. |
| 11. <i>A. pantherina</i> (DC.) Krombh. | 35. <i>C. infundibuliformis</i> (Schaeff.) Quél. |
| 12. <i>A. phalloides</i> (DC.) Krombh. | 36. <i>C. inversa</i> (Scop.) Quél. |
| 13. <i>A. rubescens</i> Pers. | 37. <i>C. nebularis</i> (Batsch) P. Kumm. |
| 14. <i>A. solitaria</i> (Bull.) Fr. | 38. <i>C. odora</i> (Bull.) P. Kumm. |
| 15. <i>Amanitopsis fulva</i> (Fr.) W.G. Sm. | 39. <i>C. dealbata</i> (Sowerby) Gillet |
| 16. <i>Amanitopsis vaginata</i> (Bull.) Roze | 40. <i>Collybia butyraceae</i> (Bull.) P. Kumm. |
| 17. <i>Armillariella mellea</i> (Vahl.) P. Karst. | 41. <i>C. distorta</i> (Fr.) Quél. |
| 18. <i>Bjerkandera fumosa</i> (Pers.) P. Karst. | 42. <i>C. dryophila</i> (Bull.) P. Kumm. |
| 19. <i>Boletus badius</i> (Fr.) Kühn. (= <i>Xerocomus badius</i>) | 43. <i>C. maculata</i> (Alb. & Schwein.) P. Kumm. |
| 20. <i>B. calopus</i> Pers. | 44. <i>C. peronata</i> (Bolton) P. Kumm. |
| 21. <i>B. chrysenteron</i> (Bull.) Quél. (= X. <i>chrysenteron</i>) | 45. <i>Coltricia perennis</i> (L.) Murrill |
| 22. <i>Boletus edulis</i> Bull. | 46. <i>Coprinus atramentarius</i> (Bull.) Fr. |
| 23. <i>B. erythropus</i> Pers. | |
| 24. <i>B. luridus</i> Schaeff. | |

47. *C. comatus* (O.F.Müll.) Pers.
48. *C. disseminatus* (Pers.) Gray
49. *C. micaceus* (Bull.) Fr.
50. *Cortinarius alboviolaceus* (Pers.) Fr.
51. *C. armillatus* (Fr.) Fr.
52. *C. caerulescens* (Schaeff.) Fr.
53. *C. collinitus* (Pers.) Fr.
54. *C. malicorus* Fr.
55. *Cortinarius praestans* Cordier
56. *Cortinarius rubellus* Cooke
(= *C. speciosissimus*)
57. *Cortinarius subferrugineus* (Batsch)
Fr.
58. *Cortinarius* sp.
59. *C. trivialis* J.E. Lange
60. *C. varius* (Schaeff.) Fr.
61. *C. venetus* (Fr.) Fr.
62. *Cystoderma amianthina* (Scop.)
Fayod
63. *Daedalea quercina* (L.) Pers.
64. *Entoloma clypeatum* (L.) P. Kumm.
65. *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With.
66. *Fomes fomentarius* (L.) J. Kickx
67. *Gomphidius glutinosus* (Schaeff.) Fr.
68. *Gomphidius helveticus* Singer
69. *Gomphidius roseus* (Fr.) Fr.
70. *Gomphidius rutilus* (Schaeff.)
S. Lundell
71. *Grifola frondosa* (Dicks) Gray
72. *Gymnopilus spectabilis* (Fr.) Singer
73. *Gyromitra esculenta* (Pers.) Fr.
74. *Gyroporus castaneus* (Bull.) Quél.
75. *Gyroporus cyanescens* (Bull.) Quél.
76. *Hebeloma crustuliniforme* (Bull.)
Quél.
77. *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.
78. *Hohenbuehelia petaloides* (Bull.)
Schultz.
79. *Hydnum repandum* L.
80. *Hygrocybe conica* (Schaeff.) P.
Kumm.
81. *Hypholoma capnoides* (Fr.) P. Kumm.
82. *H. fasciculare* (Fr.) P. Kumm.
83. *H. sublateritium* (Schaeff.) Quél.
84. *Hygrophoropsis aurantiaca* (Wullen)
Maire
85. *Hygrophorus eburneus* (Bull.) Fr.
86. *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.)
Singer & A.H. Sm.
87. *Laccaria laccata* (Scop.)Cooke
88. *Lactarius deliciosus* (L.) Gray
89. *L. flexuosus* (Pers.) Gray
90. *L. helvus* (Fr.) Fr.
91. *L. lignyotus* Fr.
92. *L. piperatus* (L.) Pers.
93. *L. pubescens* (Fr.) Fr.
94. *L. rufus* (Scop.) Fr.
95. *L. torminosus* (Schaeff.) Gray
96. *L. trivialis* (Fr.) Fr.
97. *L. turpis* (Weinm.) Fr.
98. *L. vellereus* (Fr.) Fr.
99. *L. volemus* (Fr.) Fr
100. *Lactarius* sp.
111. *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill
102. *Leccinum aurantiacum* (Bull.) Gray
103. *L. duriusculum* (Schultzer ex
Kalchbr.) Singer
104. *L. griseum* (Quél.) Singer
105. *L. holopus* (Rostk.) Watling
106. *L. melaneum* (Smotl.) Pilát & Dermek
107. *L. scabrum* (Bull.) Gray
108. *L. testaceoscabrum* (Secr.) Sing.
(= *L. versipelle*)
109. *Lentinus edodes* (Berk.)Singer
(= *Lentinula edodes*)
110. *Lentinus cyathiformis* (Schaeff.) Bres.
111. *Lentinus lepideus* (Fr.) Fr.
112. *Lepiota aquatesquamosa* (Weinm.) P.
Kumm.
113. *L. azurea* Singer
114. *L. cristata* (Bolton) P. Kumm.
115. *Lepista gilva* (Pers.) Pat.
116. *L. nuda* (Bull.) Cooke
117. *L. saeva* (Fr.) P.D. Orton
118. *Lycoperdon perlatum* Pers.
119. *L. pyriforme* Schaeff.
120. *Lyophyllum connatum* (Schumach.)
Singer
121. *L. ulmarium* (Bull.) Kühner
122. *Macrolepiota mastoidea* (Fr.) Singer
123. *M. procera* (Scop.) Singer
124. *M. puellaris* (Fr.) M.M. Moser
125. *M. rhacodes* (Vittad.) Singer
126. *Marasmius oreades* (Bolton) Fr.

127. *Melanoleuca brevipes* (Bull.) Pat.
128. *Mutinus caninus* (Huds.) Fr.
129. *Mycena galerina* Corner
130. *Mycena inclinata* (Fr.) Quél.
131. *Mycena pura* (Pers.) P. Kumm.
132. *Mycena* sp.
133. *Oudemansiella* sp.
134. *Paxillus atrotomentosus* (Batsch) Fr.
135. *P. involutus* (Batsch) Fr.
136. *P. panuoides* (Fr.) Fr.
137. *Phaeolepiota aurea* (Matt.) Maire
138. *Phellinus* sp.
139. *Pholiota adiposa* (Batsch) P.Kumm.
140. *Ph. aurivella* (Batsch) P.Kumm.
141. *Ph. destruens* (Brond.) Gillet
142. *Ph. flammans* (Batsch) P.Kumm.
143. *Pholiota populnea* (Pers.) Kuyper & Tjall.-Beuk.(=*Hemipholiota populnea*)
144. *Ph. spumosa* (Fr.) Sing.
145. *Ph. squarrosa* (Vahl) P. Kumm.
146. *Piptoporus betulinus* (Bull.) P.Karst.
147. *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm.
148. *Pluteus cervinus* (Schaeff.) P. Kumm. (= *P. atricapillus*)
149. *Psathyrella candolleana* (Fr.) Maire
150. *P. cotonea* (Quél.) Konrad & Maubl.
151. *Pseudoclitocybe cyathiformis* (Bull.) Singer
152. *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr.
153. *Porphyrellus porphyrosporus* (Fr.) Gilb.
154. *Pycnoporus cinnabarinus* (Jacq.) P.Karst.
155. *Ramaria aurea* (Schw.) Quél.
156. *R. formosa* (Pers.) Quél.
157. *R. stricta* (Pers.) Quél.
158. *Rhizina undulata* Fr. (= *R. inflata*)
159. *Rhizopogon luteolus* Fr.
160. *Rozites caperata* (Pers.) P. Karst.
161. *Russula aeruginea* Fr.
162. *R. amethystina* Quél.
163. *R. cyanoxantha* (Schaeff.) Fr.
164. *R. decolorans* (Fr.) Fr.
165. *R. delica* Fr.
166. *R. emetica* (Schaeff.) Pers.
167. *R. foetens* (Pers.) Pers.
168. *R. fragilis* Fr.
169. *R. nigricans* Fr.
170. *R. obscura* (Romell) Peck.
171. *R. ochroleuca* (Pers.) Fr.
172. *R. paludosa* Britzelm.
173. *R. queletii* Fr.
174. *R. roseipes* Secr. ex. Bres.
175. *Russula* sp.
176. *R. vesca* Fr.
177. *R. violeipes* Quel. (= *R. olivascens*)
178. *R. virescens* (Schaeff.) Fr.
179. *R. xerampelina* (Schaeff.) Fr.
180. *Sarcodon imbricatus* (L.) P. Karst.
181. *Scleroderma citrinum* Pers. (= *S. aurantium*)
182. *S. verrucosum* (Bull.) Pers.
183. *Sparassis crispa* (Wulfen.) Fr.
184. *Stropharia aeruginosa* (Curtis) Quél.
185. *Stropharia rugosoannulata* Farl. ex Murrill emend S.Wasser et Grodz.
186. *Suillus bovinus* (Pers.) Roussel
187. *Suillus granulatus* (L.) Roussel
188. *S. grevillei* (Klotzsch) Singer
189. *S. luteus* (L.) Roussel
190. *S. tridentinus* (Bres.) Singer
191. *S. variegatus* (Sw.) Kuntze
192. *Thelephora terrestris* Ehrh.
193. *Trametes versicolor* (L.) Lloyd (= *Coriolus versicolor*)
194. *Tricholoma aurantium* (Schaeff.) Ricken
195. *T. atrosquamosum* (Chevall.) Sacc.
196. *T. flavovirens* (Pers.) S. Lundell
197. *T. pardinum* Quél.
198. *T. populinum* J.E. Lange
199. *T. portentosum* (Fr.) Quél.
200. *T. saponaceum* (Fr.) P. Kumm.
201. *T. terreum* (Schaeff.) P. Kumm.
202. *T. vaccinum* (Schaeff.) P. Kumm.
203. *Tricholomopsis rutilans* (Schaeff.) Singer
204. *Tylopilus felleus* (Bull.) P. Karst.
205. *Verpa bohemica* (Krombh.) J. Schröt. (= *Ptychoverpa bohemica*)
206. *Volvariella speciosa* (Fr.) Singer
207. *Xerula pudens* (Pers.) Singer

***В работе принята система М.Мозера (Moser, 1978) с дополнениями Index Fungorum (2012)**



Рис. 1. Пункты сбора образцов в 1990-2008 гг.

Результаты и обсуждение

I. Аккумулятивная активность макромицетов на территории зоны отчуждения Чернобыльской АЭС

В связи с тем, что ^{137}Cs (в первые послеаварийные годы в комбинации с ^{134}Cs) был признан главным дозообразующим элементом на загрязненных территориях, основное внимание нами было уделено изучению накопления макромицетами именно этого радионуклида.

Прогнозная оценка поглощения радионуклидов объектами биоты усложнена из-за мозаичного и чрезвычайно неоднородного характера радиационного загрязнения территории Украины. Исследование накопления радионуклидов макромицетами Украинского Полесья (региона, наиболее загрязненного в результате Чернобыльской аварии) в 1990-2008 гг. показало, что в течение всего периода грибы стабильно аккумулируют высокие уровни радиоцезия (Вассер та ін., 1991, 1992, 1995; Wasser, Grodzinskaya, 1992, 1993; Grodzinskaya et al., 1995, 2001 - 2003, 2006, 2007, 2011). Некоторые из аналитических результатов представлены в табл. 2-13 и на рис. 2-16.

Методом гамма-спектрометрии исследовали образцы грибов и почв из мест их произрастания, имеющих различные уровни поверхностного загрязнения. У первой группы образцов из Чернобыльской зоны, собранной при самых высоких уровнях загрязнения – от 15 до > 40 Ки/км², были зафиксированы максимальные уровни радиоцезиевого загрязнения (Табл. 2-4, 7). Радиоактивное загрязнение грибов, в первую очередь, зависит от плотности и типа загрязнения почв. В течение 1990-2008 гг. максимальные уровни активности радиоцезия были установлены у микосимбиотрофных видов. В 1992 г. у *Gomphidius glutinosus* из Старошепеличского лесничества уровень ^{137}Cs составлял 3,78 МБк/кг сухого веса (Табл. 2). Обращает на себя внимание высокий уровень вариабельности содержания радиоцезия в плодовых телах грибов одного вида, собранных в одних и тех же местообитаниях. В случае с *Amanita muscaria* (Припять, 1992) различия в уровне накопления ^{137}Cs составили 286 раз.

Соотношение $^{137}\text{Cs}/^{134}\text{Cs}$ в грибах находилось в пределах 5,4 – 18,2 при среднем значении 12,4. В 1993 г. максимальные уровни ^{137}Cs были обнаружены у *G. glutinosus* – 17,12 и *A. muscaria* – 3,37 МБк/кг с.в. (Припять), у *Lactarius turpis* – 13,21 и *Boletus edulis* – 1,56 МБк/кг с.в. (табл.3). При этом в некоторых образцах из 30-километровой зоны были обнаружены также ^{144}Ce ^{154}Eu . Соотношение $^{137}\text{Cs}/^{134}\text{Cs}$ в макромицетах находилось в пределах 20,4 - 39,5, при среднем значении 23,82.

Таблица 2. Активность ^{137}Cs (Бк/кг с.в.) в макромицетах 30-километровой зоны ЧАЭС в 1992 г. (Grodzinskaya et al., 1995)

Вид, почва	^{134}Cs	^{137}Cs	$K_n * ^{137}\text{Cs}$	$^{137}\text{Cs}/^{134}\text{Cs}$
Киевская область Чернобыльский район г. Чернобыль, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 15-40 Ки/км² (555·10¹⁰ - 148·10¹⁰Бк/км²)				
<i>Coprinus comatus</i>	146	1459		10,0
г. Припять, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 15-40 Ки/км² (55,5·10¹⁰ - 148·10¹⁰Бк/км²)				
<i>Amanita muscaria</i>	389	3581		9,2
<i>Amanita muscaria</i>	1415	16990		12,0
<i>Amanita muscaria</i>	72200	1023078		14,2
<i>Coprinus comatus</i>	617	5329		8,7
<i>Macrolepiota rhacodes</i>	1804	20854		11,6
<i>Marasmius oreades</i>	368	3594		9,8
<i>Suillus luteus</i>	6100	83485		13,7
с. Буряковка, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs > 40 Ки/км²(>148·10¹⁰Бк/км²)				
<i>Amanita rubescens</i>	5077	92285	4,86	18,2
<i>Suillus luteus</i>	68900	947400	49,86	13,7
<i>Suillus luteus</i>	56708	818734	43,08	14,4
почва	н.д.**	19003		
<i>Suillus luteus</i>	33754	512784	13,24	15,2

почва	2103	33650		
Между с. Буряковка и Старошепеличским лесничеством, средний уровень поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} > 40 \text{ Ки/км}^2 (>148 \cdot 10^{10} \text{ Бк/км}^2)$				
<i>Amanita muscaria</i>	22832	346509		15,1
с. Старые Шепеличи (лесничество), средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs средний уровень поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} - 837 \text{ Ки/км}^2 (30979 \text{ кБк/м}^2)$				
<i>Boletus edulis</i>	13412	155303		11,7
<i>Gomphidius glutinosus</i>	274336	3775000		13,8
с. Старая Красница, средний уровень поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} > 40 \text{ Ки/км}^2 (>148 \cdot 10^{10} \text{ Бк/км}^2)$				
<i>Marasmius oreades</i>	18078	256040		
с.Копачи (средний уровень поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} > 40$ $\text{Ки/км}^2 (>148 \cdot 10^{10} \text{ Бк/км}^2)$				
<i>Marasmius oreades</i>	837	9139		10,9
с. Парышев, средний уровень поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} -$ $15-40 \text{ Ки/км}^2 (55,5 \cdot 10^{10} - 148 \cdot 10^{10} \text{ Бк/км}^2)$				
<i>Lentinus lepideus</i>	19416	279928		14,4
с. Янов, (средний уровень поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} > 40$ $\text{Ки/км}^2 (>148 \cdot 10^{10} \text{ Бк/км}^2)$				
<i>Amanita muscaria</i>	27030	341410	13,07	12,6
<i>Amanita pantherina</i>	4740	48654	1,86	10,3
<i>Paxillus involutus</i>	8860	115947	4,44	13,1
почва	1672	26130		15,6
<i>Amanita muscaria</i>	6780	36470		5,4
<i>Macrolepiota rhacodes</i>	3581	39954		11,2
<i>Suillus luteus</i>	816	10718		13,1

***-Кн – коэффициент накопления равен соотношению активности радионуклида в плодовом теле гриба к активности его в почве (субстрате) в месте произрастания;**

****данные отсутствуют**

Таблица 3. Активность радионуклидов (Бк/кг с.в.) в макромицетах 30-километровой зоны ЧАЭС в 1993 г. при средних уровнях поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} > 40 \text{ Ки/км}^2$ ($>148 \cdot 10^{10} \text{ Бк/км}^2$) (Grodzinskaya et al., 1995)

Вид, почва	^{134}Cs	^{137}Cs	$\frac{^{137}\text{Cs}}{^{134}\text{Cs}}$	^{144}Ce	^{154}Eu
г. Припять («Рыжий» лес), средний уровень поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} - 15-40 \text{ Ки/км}^2$ ($55,5 \cdot 10^{10} - 148 \cdot 10^{10} \text{ Бк/км}^2$)					
<i>Amanita muscaria</i>	156763	3365440	21,5		
<i>Amanita rubescens</i>	9154	198415	21,7		
<i>Boletus chrysenteron</i>	26862	577621	21,5		
<i>Gomphidius glutinosus</i>	829119	17117000	20,6		
<i>Scleroderma citrinum</i>	33312	771150	23,1		
с. Новошепеличи					
<i>Boletus edulis</i>	69282	1560098	22,5		
<i>Lactarius turpis</i>	648789	13203906	20,4	310090	31339
<i>Leccinum testaceoscabrum</i>	30628	647242	21,1		
с. Старая Красница					
<i>Amanita muscaria</i>	1001	39533	39,5		
<i>Leccinum scabrum</i>	1069	27412	25,6	1071	
<i>Lycoperdon perlatum</i>	1679	41074	24,5		

Определение активности ^{137}Cs и ^{90}Sr в грибных образцах из зоны отчуждения в 1996 г. показало существенное преобладание процесса аккумуляции ^{137}Cs (на 2-3 порядка выше) над аккумуляцией ^{90}Sr . Соотношение $^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$ в грибах находилось в пределах от 446,85 у *Cantharellus cibarius* до 7408,96 у *Paxillus involutus*. Средняя величина данного соотношения в грибах составляла 2322,76, в то время как для

почвы из данного местообитания соотношение $^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$ было всего 26,39. Кроме *P. involutus*, наиболее интенсивно (по сравнению с радиостронцием) радиоцезий накапливали *L. scabrum* (Новошепеличи), *L. rufus* и *B. badius* (Припять). Как и в предыдущие годы, уровни загрязнения радиоцезием микосимбиотрофных грибов достигали миллионов Бк/кг сухого веса. Максимальные уровни зафиксированы у *P. cervinus* – 34,59 МБк/кг с.в. (коэффициент переноса - Tf - 1300) (Новошепеличи), и в макромицетах из «Рыжего» леса – *P. involutus* – 15,71, *L. rufus* – 12,58, *C. cibarius* – 12,13, *B. badius* – 11,83 МБк/кг с.в. Следует отметить, что среди исследованных образцов в плодовых телах *C. cibarius* отмечено максимальное содержание радиостронция. Из достаточно слабо загрязненного местообитания зоны отчуждения (окр. г. Чернобыля) у представителя микосимбиотрофного семейства *Cortinariaceae* *Hebeloma crustuliniforme* отмечен самый высокий коэффициент накопления (Кн) – 513,66. Обращает на себя внимание тот факт, что виды одного рода, но различной экологической приуроченности – лигнотроф *P. atrotomentosus* и микосимбиотроф *P. involutus* существенно отличались по уровню накопления радиоцезия.

Таблица 4. Активность ^{137}Cs и ^{90}Sr (Бк/кг с.в.) в макромицетах 30-километровой зоны ЧАЭС в 1996 г. при средних уровнях поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} > 40 \text{ Ки/км}^2$ ($>148 \cdot 10^{10} \text{ Бк/км}^2$)

Вид, почва	^{137}Cs	Tf*	^{90}Sr	Tf	$^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$
г. Припять («Рыжий» лес)					
<i>Boletus badius</i>	11828000		2820		4194,33
<i>Boletus badius</i>	1964900		2120		926,84
<i>Boletus edulis</i>	1632200		2485		656,82
<i>Boletus edulis</i>	5111600		9530		536,37
<i>Cantharellus cibarius</i>	4575800		10240		446,85
<i>Cantharellus cibarius</i>	12132000		17350		699,25

<i>Lactarius rufus</i>	12577000		2110		5960,66
<i>Paxillus involutus</i>	15707000		2120		7408,96
с. Новошепеличи (смешанный лес, 6 км на запад от ЧАЭС) Средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 26600 кБк/м²					
<i>Leccinum scabrum</i>	5463300	205,4	900		6070,33
<i>Paxillus involutus</i>	3174300	119,3	4310		736,5
<i>Pluteus cervinus</i>	34591009	1300,4	н.д.		-
Окр. г. Чернобыль Средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 5-10 Ки/км² - 185-370 кБк/м²					
Вид, почва	^{134}Cs	^{137}Cs	Кн ^{137}Cs		$^{137}\text{Cs}/^{134}\text{Cs}$
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	107	112492	513,66		1051,32
<i>Lactarius vellereus</i>	НПИ**	321	1,47		-
<i>Paxillus atrotomentosus</i>	2,5	1629	7,44		651,6
<i>Paxillus involutus</i>	3,7	3063	13,99		827,84
почва	8,3	219			26,39

* - Tf – коэффициент переноса равен соотношению активности радионуклида в грибе и плотности загрязнения почвы (кБк/м²) в месте произрастания

** - ниже предела измерения

В 1998 г. в образцах из местообитаний в окрестностях с. Янов максимальный уровень ^{137}Cs обнаружен у *Suillus luteus* – 13,87 МБк/кг с.в. (при среднем значении для этого вида из данного местообитания – 11,95 МБк/кг с.в.), у *B. edulis* активность ^{137}Cs составляла 10,83 МБк/кг с.в. В образцах макромицетов из с. Полесское (при средних уровнях поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 10-15 Ки/км²), максимальные уровни радиоцезия обнаружены у микосимбиотрофов *L. rufus* – до 3,65, *B. badius* – 1,93 и *P. involutus* – 1,63 МБк/кг с.в. «Средние» уровни накопления также наблюдались у микосимбиотрофных видов – *L. scabrum* – 461234, *Tricholoma flavovirens* – 403695, *Amanita citrina* –

362547, *A. rubescens* – 298697 и *S. luteus* – 285748 Бк/кг с.в., слабую аккумулялирующую активность фиксировали у лигнотрофов *Piptoporus betulinus* – 18674 и *Gymnopilus spectabilis* – 8133, и подстилочного сапротрофа *Macrolepiota procera* – 3370 Бк/кг с.в. Активность аккумулялированного радиоцезия *L. scabrum* была на порядок выше, чем у *L. aurantiacum* из этого же местообитания. Данное явление, повторяющееся и при других уровнях поверхностного загрязнения, может свидетельствовать о специфичности накопления радиоцезия на уровне вида.

В 1999 г. активность ^{137}Cs в образцах *Suillus luteus* из окрестностей с. Янов достигала 12,92 МБк/кг с.в., при среднем значении 11,74 МБк/кг с.в. Соотношение $^{137}\text{Cs}/^{134}\text{Cs}$ по сравнению с предыдущими годами выросло (в связи с продолжающимся процессом распада изотопов) и составляло в этом местообитании в среднем – 57,19.

В отличие от радиоморфозов, описанных для растений и животных, наблюдаемое у грибов явление полиморфизма затрудняет визуальную оценку каких-либо морфологических отклонений в результате воздействия радиации. Поэтому мы обратили внимание на микроморфологические признаки высших базидиальных грибов (спор, базидий, цистид), которые являются диагностическими и, в силу этого, должны быть достаточно стабильными. Исследование морфологии микроструктур плодовых тел *B. badius* методами световой и электронно-сканирующей микроскопии (JSM-40 С), показало, что длина спор в образцах, взятых из местообитаний с уровнем поверхностного загрязнения 15-40 Ки/км² (активность радиоцезия в исследованных образцах находилась в пределах 274572 - 1928485 Бк/кг с.в.), статистически достоверно была выше в 1,2-1,3 раза, чем в контроле (образцов из местообитаний с низким уровнем загрязнения радиоцезием) (Рис. 2). Кроме того, гименофоры некоторых образцов содержали участки с аномально малыми спорами (не более 9 μm). Наблюдаемую вариабельность, по-видимому, можно объяснить высокими дозовыми нагрузками, вызванными радионуклидами,

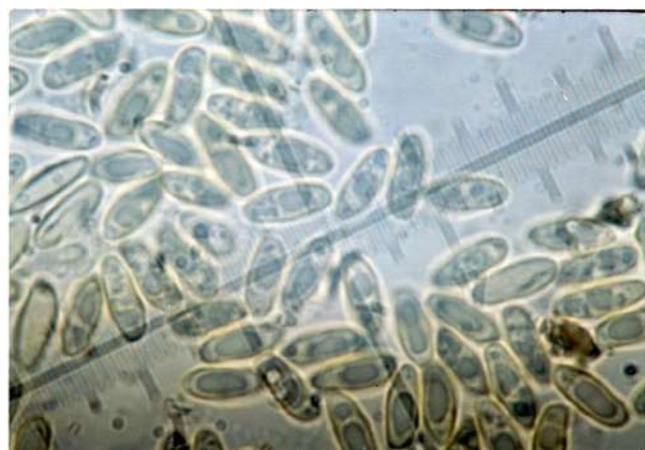
инкорпорированными мицелием и плодовыми телами грибов, произрастающими на сильнозагрязненных территориях.



а



б



в

Рис. 2. Базидиоспоры *Boletus badius*: anomalно большие (а) и малые (в) из образцов плодовых тел, собранных в Чернобыльской зоне, (б) - споры из плодовых тел из местообитания с низким уровнем поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs (окр. с. Квитневое Коростышевского р-на Житомирской обл. $0,5 \text{ Ки/км}^2 - 18,5 \text{ кБк/м}^2$).

По сравнению с 1998 г. уровни радиоцезия в образцах из с. Полесское были несколько ниже. Максимальная активность ^{137}Cs обнаружена у *Cortinarius praestans* – 432080 (Кн – 62,26), *Lactarius piperatus* – 103300 (Кн – 14,88), *L. turpis* – 78980 (Кн – 11,38) и *P. involutus* – 44340 Бк/кг с.в. (Кн – 6,39). Соотношение $^{137}\text{Cs}/^{134}\text{Cs}$ в почвенной пробе составляло 86,75, в грибах – от 17,27 до 220,56 (в среднем – 90,21). Для каждой последовательности видов, собранных из одного местообитания, строили гистограммы радионуклидной активности. В 2000 г. максимальные уровни радиоцезия в макромицетах из с. Полесского выявлены у *Cortinarius sp.* – 1323122, *Boletus erythropus* – 325000, *P. involutus* – до 285000 и *S. luteus* – до 222000 Бк/кг с.в. (Рис. 3).

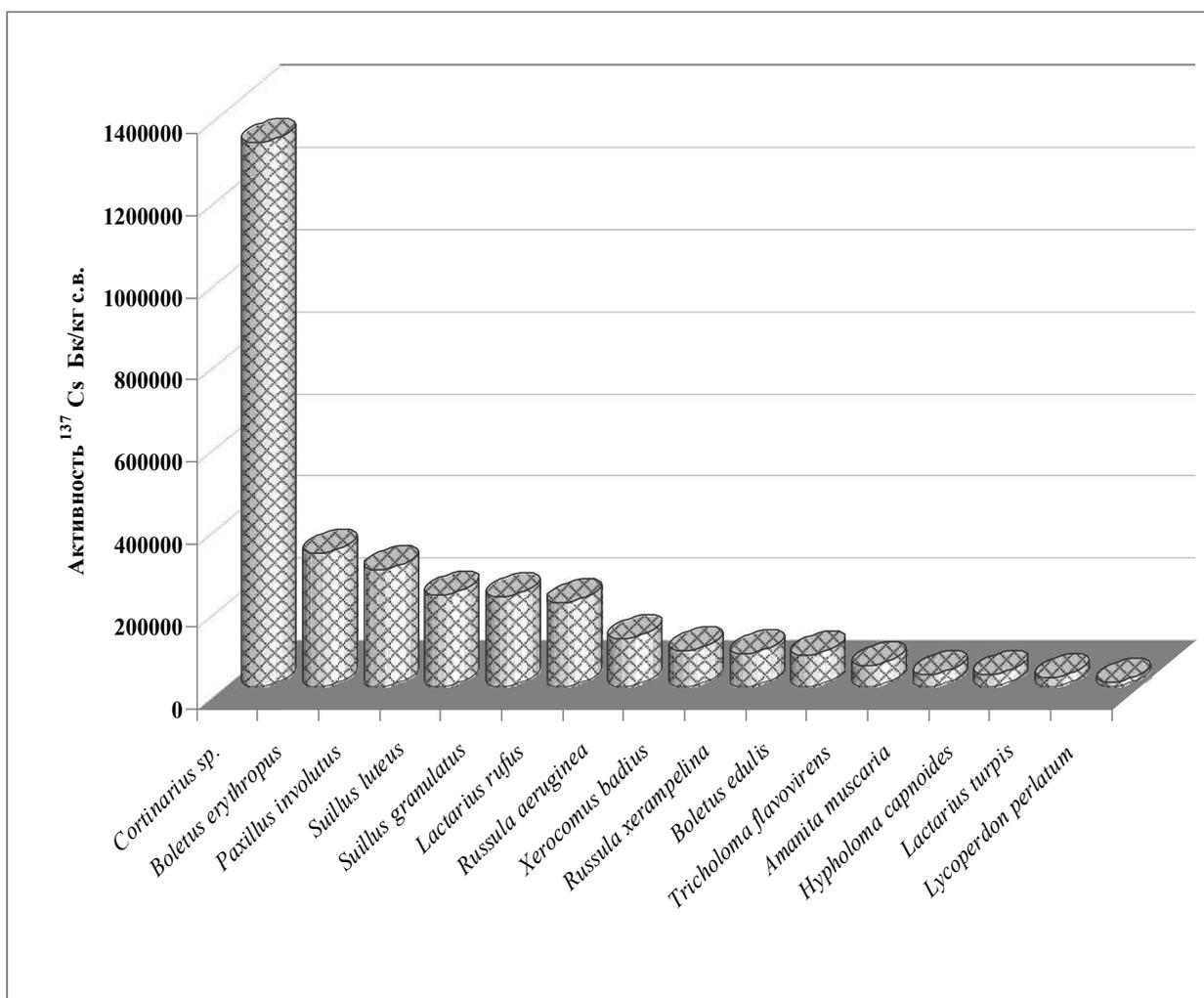


Рис.3. Активность ^{137}Cs (Бк/кг с.в.) в дикорастущих макромицетах при уровне поверхностного загрязнения почв – 10-15 Ки/км² (370-555 кБк/м²), с. Полесское, 2000 г.

В 2003 г. определяли активность ^{137}Cs и ^{90}Sr в плодовых телах и субстратах 7 дикорастущих и культивируемых видов лигнотрофных макромицетов: *Trametes versicolor*, *Fomes fomentarius*, *Heterobasidion annosum*, *Hypholoma fasciculare*, *Piptoporus betulinus*, *Lentinus edodes* и *Pleurotus ostreatus* (Кучма, Гродзинская, 2004). Субстраты для выращивания двух последних из вышеуказанных видов отбирали на полигоне «Рыжий лес-2» (Парышевское лесничество), который находится в 4 км на север от ЧАЭС. Пробы дикорастущих видов отбирали на полигоне «Дитятки» (20 км на юг от ЧАЭС). К используемой в качестве субстратов древесине модельных объектов добавляли 10% (от веса) ржаной сбоины. Полученные в культуральном эксперименте плодовые тела *P. ostreatus* и *L. edodes* показали достаточно близкие уровни накопления ^{137}Cs (Табл.5). У обоих видов максимальный Кн радиоцезия наблюдали на сосновом субстрате, несколько ниже он был на субстратах лиственных пород. Кн радиостронция ниже аналогичного показателя для радиоцезия. Обращает на себя внимание тот факт, что Tf радиостронция в большинстве случаев превышает Tf радиоцезия, что соответствует общей тенденции возрастания Tf во всех компонентах фитомассы лесных экосистем (Щеглов, 1999). Следует отметить, что использование Tf для анализа накопления радионуклидов лигнотрофными видами представляется не совсем корректным, поскольку древесина является промежуточным звеном в переходе радионуклидов из почвы в плодовое тело гриба. В то же время использование только коэффициентов накопления не дает полной картины зависимости загрязнения грибов от уровней загрязнения территории.

В случае ^{90}Sr Кн возрастал в последовательности: береза→сосна→дуб. Было показано, что в экспериментальных условиях, на увлажненных и измельченных субстратах, находящихся в культуральных емкостях, наблюдались повышенные уровни накопления радиостронция, что свидетельствует о потенциально высокой накопительной способности лигнотрофов в отношении этого

радионуклида. Максимальный уровень ^{90}Sr был выявлен у *P. ostreatus* на сосновом субстрате – 32251 Бк /кг с.в., что в 129 раз превышало предельно допустимый уровень данного радионуклида в сухих грибах (ДР-2006, НРБУ-97).

Таблица 5. Активность ^{137}Cs и ^{90}Sr в плодовых телах культивируемых видов *Pleurotus ostreatus* и *Lentinus edodes* (Бк/кг с.в.)

Древесина	Гриб, субстрат	^{137}Cs	Кн ^{137}Cs	Tf ^{137}Cs	^{90}Sr	Кн ^{90}Sr	Tf ^{90}Sr	$^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$
<i>Pleurotus ostreatus</i>								
Береза	ПТ*	4212	1,31	0,19	26320	0,40	1,48	0,160
	Субстрат	3209			6505			0,049
Сосна	ПТ	2441	1,70	0,11	32250	0,41	1,181	0,076
	Субстрат	1432			7945			0,018
Дуб	ПТ	2901	1,15	0,11	24110	0,52	1,36	0,120
	Субстрат	2519			46410			0,054
<i>Lentinus edodes</i>								
Береза	ПТ	3912	1,21	0,18	23120	0,35	1,30	0,169
	Субстрат	3220			6531			0,049
Сосна	ПТ	2634	1,87	0,12	31050	0,39	1,75	0,085
	Субстрат	1408			7912			0,018
Дуб	ПТ	3141	1,39	0,16	28400	0,62	1,60	0,111
	Субстрат	2255			46090			0,049

* - здесь и далее плодовые тела

Ввиду того, что существует вероятность использования загрязненного радиостронцием субстрата в промышленном культивировании ценных съедобных видов грибов, рекомендован тщательный контроль содержания ^{90}Sr в исходном сырье, поскольку уровень загрязнения грибов в этом случае существенно выше, чем у дикорастущих видов (табл.6). Этот факт, очевидно, связан с большей биологической доступностью радиоцезия для грибов, растущих на измельченных и более увлажненных, чем в природных условиях, субстратах.

Сравнение полученных данных с результатами активности радионуклидов в дикорастущих лигнотрофных макромицетах из Чернобыльской зоны показало, что коэффициенты накопления ^{137}Cs в природных условиях были выше (от 1,2 до 10,9) (Табл. 6). В то же время коэффициенты переноса (Tf) отличались незначительно – от 0,35 до 0,62 (в культуре) и 0,1-2,3 (в природе). Следует отметить, что соотношение $^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$ в дикорастущих грибах составляло 0,5 – 37 (в среднем – 13,7) и было на три порядка выше, чем в культуральном эксперименте – 0,085-0,169 (в среднем – 0,120). Этот факт подтверждает селективную способность к накоплению радиоцезия, в общем, присущую и другим экологическим группам грибов. В основном Tf радиоцезия был на уровне или выше Tf радиостронция. Исключением являлись *F. fomentarius* и *H. annosum*. Этот факт может быть связан как с высокой вариабельностью содержания радионуклидов в грибах, так и с метеорологическими особенностями года наблюдения.

Полученные данные свидетельствуют о том, что более высокие уровни загрязнения радиостронцием свойственны именно лигнотрофным видам. В первую очередь, это связано с большим загрязнением древесины (как питательного субстрата) радиостронцием, чем радиоцезием.

Таблица 6. Активность ^{137}Cs и ^{90}Sr в плодовых телах (ПТ) дикорастущих лигнотрофных макромицетов (Бк/кг с.в.) в 2003 г. (Дитятковское лесничество, зона отчуждения ЧАЭС)

Древесина	Гриб, субстрат	^{137}Cs	Кн ^{137}Cs	Tf ^{137}Cs	^{90}Sr	Кн ^{90}Sr	Tf ^{90}Sr	$^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$
<i>Trametes versicolor</i>								
Береза	ПТ	3170	10,9	20,9	288	0,5	5,2	11,0
	Субстрат	290		1,9	538		97,8	0,5
<i>Piptoporus betulinus</i>								
Береза	ПТ	1146	5,3	7,6	36	0,1	0,7	31,8
	Субстрат	216		1,4	353		6,4	0,6
<i>Fomes fomentarius</i>								
Береза	ПТ	1680	7,8	11,1	815	2,3	14,7	2,1
	Субстрат	216		1,4	353		6,4	0,6
<i>Pleurotus ostreatus</i>								
Осина	ПТ	3079	7,3	20,3	133	0,5	2,4	23,2
	Субстрат	419		2,8	250		4,5	1,7
<i>Fomes fomentarius</i>								
Осина	ПТ	564	1,3	3,7	317	1,3	5,7	1,8
	Субстрат	419		2,8	250		4,5	1,7
<i>Hypholoma fasciculare</i>								
Осина	ПТ	5698	21,8	37,6	153	0,1	2,8	37,2
	Субстрат	261		1,7	2357		42,5	0,1
<i>Heterobasidion annosum</i>								
Осина	ПТ	312	1,2	2,1	684	0,3	12,3	0,5
	Субстрат	261		1,7	2357		42,5	0,1
<i>Fomes fomentarius</i>								
Осина	ПТ	810	3,4	5,3	403	0,6	7,3	2,0
	Субстрат	236		1,6	706		12,7	0,3

Следует учитывать то, что возрастание содержания радиостронция в компонентах фитомассы (в частности, древесине), наблюдаемое в последние годы на территориях, загрязненных этим радионуклидом, неизбежно приведет к повышению его содержания в лигнотрофных макромицетах. С целью усиления экологической безопасности населения был рекомендован избирательного контроля содержания ^{90}Sr в плодовых телах культивируемых лигнотрофных видов даже на территориях с низким уровнем поверхностного загрязнения.

В 2004 г. при определении активности ^{137}Cs и ^{90}Sr в макромицетах зоны отчуждения максимальное загрязнение радиоцезием было установлено в плодовых телах: *B. subtomentosus* - 20,0, *P. involutus* - 17,0 МБк/кг с.в. на полигоне в Старошепеличском лесничестве, у *L. turpis* - 18,71 (для которого зафиксирован также максимальный Tf - 9366) и у *S. luteus* - 14,88 МБк/кг с.в. на полигоне вблизи с. Копачи. Соотношение $^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$ составляло $10\text{-}10^2$ (в отдельных случаях 10^3), при среднем значении 1255,33. *Stropharia aeuruginosa* и *L. turpis* имели самые высокие уровни аккумулированного радиостронция - 13 и 11 кБк/кг с.в. соответственно.

Таблица 7. Активность ^{137}Cs и ^{90}Sr (Бк/кг с.в.) в макромицетах 30-километровой зоны ЧАЭС в 2004 г.

Вид гриба	^{137}Cs	Tf	^{90}Sr	Tf	$^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$
с. Старые Шепеличи - средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 837 Ки/км² (30979 кБк/м²), ^{90}Sr - 492 Ки/км² (18204 кБк/м²)					
<i>Amanita citrina</i>	600000	19,37	3900	0,21	153,9
<i>Armillariella mellea</i>	340000	10,98	6700	0,37	50,8
<i>Boletus badius</i>	1800000	58,1	3900	0,21	461,5
<i>Boletus subtomentosus</i>	20000000	645,8	2000	0,11	10000
<i>Cantharellus cibarius</i>	3400000	109,8	4900	0,27	693,9
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	330000	10,66	4900	0,27	67,4
<i>Lepista gilva</i>	580000	18,73	3800	0,21	152,6
<i>Lactarius deliciosus</i>	6900000	222,8	3200	0,18	2156,3
<i>Lactarius turpis</i>	8700000	280,9	11000	0,6	790,9
<i>Lactarius vellereus</i>	3900000	125,9	2600	0,14	1500
<i>Paxillus involutus</i>	17000000	548,9	5100	0,28	3333,3
<i>Russula fragilis</i>	6400000	206,7	5200	0,29	1230,8
<i>Russula xerampelina</i>	2600000	83,95	3200	0,18	812,5

<i>Stropharia aeruginosa</i>	5300000	171,1	13000	0,71	407,7
<i>Tricholoma atrosquamosus</i>	7400000	238,95	7500	0,41	986,7
с. Копачи – средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 54 Ки/км ² (1998 кБк/м ²), ⁹⁰ Sr – 23 Ки/км ² (851 кБк/м ²)					
<i>Amanita citrina</i>	289000	144,6	2440	2,87	118,4
<i>Boletus badius</i>	5530000	2767,8	630	0,74	8777,8
<i>Cantharellus cibarius</i>	567000	283,8	2500	2,94	226,8
<i>Clitocybe infundibuliformis</i>	26700	13,4	1600	1,88	16,7
<i>Clitocybe odora</i>	364000	182,2	1000	1,18	364
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	62300	31,2	1640	1,93	38
<i>Lactarius deliciosus</i>	42600	21,3	249	0,29	171,1
<i>Lactarius turpis</i>	18712799	9365,8	-	-	-
<i>Macrolepiota procera</i>	6810	3,4	912	1,07	7,5
<i>Paxillus involutus</i>	653000	326,8	1200	1,41	544,2
<i>Pleurotus ostreatus</i>	313000	156,7	950	1,12	329,47
<i>Russula decolorans</i>	197000	98,6	660	0,78	298,5
<i>Russula xerampelina</i>	127000	63,6	625	0,73	203,2
<i>Suillus luteus</i>	14880218	7447,6		-	-

II. Активность радиоцезия в макромицетах при средних уровнях поверхностного загрязнения почв - ^{137}Cs – 1-5 Ки/км² (37-185 кБк/м²) (зона усиленного радиационного контроля)

Вторая, наиболее многочисленная группа образцов, в основном была собрана из местообитаний Украинского Полесья со средним уровнем поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 1-5 Ки/км² (37 - 185 кБк/м²).

В 1990 г. содержание ^{137}Cs в грибах было на порядок-два выше, чем в почвах из мест сбора образцов. Максимальные уровни накопления наблюдались у *P. atrotomentosus* – 44012 (Кн – 243) и *S. luteus* – 27888 (Кн – 154) (окр. г. Костополя Ровенской обл.), у *A. solitaria* (окр. г. Красноармейска Житомирской обл.) – 35263 Бк/кг с.в. (Кн – 526). Минимальные коэффициенты накопления установлены у *Hypholoma sublateritium* – 0,09, *Ramaria aurea* – 0,55 и *P. betulinus* – 0,18.

В 1991 г. гамма-спектрометрический анализ 39 дикорастущих видов и одного культивируемого (*Stropharia rugosoannulata*) из 20 местообитаний показал значительную вариабельность содержания радиоцезия. При уровнях поверхностного загрязнения почв 1-5 Ки/км² – минимальная активность ^{137}Cs установлена у *Agaricus silvaticus* – 10, *Pholiota squarrosa* – 78, *Marasmius oreades* – 100, *Tricholomopsis rutilans* – 415 (окр. г. Борисполь), *H. fasciculare* – 167 (с. Гуровщина Киево-Святошинского р-на), *Laetiporus sulphureus* – 443 Бк/кг с.в. (с. Рожны Броварского р-на Киевской обл.). Максимальная активность ^{137}Cs зафиксирована у *L. rufus* – 44904, *A. citrina* – 35080 Бк/кг с.в. (окр.с. Пороскотень Бородянского р-на Киевской обл.) и *V. chrysenteron* – 20054 (с. Лютеж Вышгородского р-на Киевской обл.). Уровень радиоцезия в плодовых телах кольцевика *S. rugosoannulata*, выращенного в подвале при 1 Ки/км² на пшеничной соломе, привезенной из Гадячского р-на Полтавской обл., был ниже предела измерения (Гродзинская, 1993). У четырех из исследованных образцов, кроме радиоцезия и ^{40}K были зафиксированы небольшие

активности других изотопов: ^{228}Ra у *P. betulinus* – 31, ^{226}Ra у *Ph. destruens* – 22, ^{226}Ra у *M. oreades* – 48, и ^{144}Ce у *A. vaporarius* – 38 Бк/кг с.в. Содержание ^{40}K в исследованных образцах почв составляло 66,17 – 7870 Бк/кг с.в., в грибах уровень этого природного изотопа находился в пределах от 7000 (*Boletus chrysenteron*, с. Лютеж) до 585 Бк/кг с.в. (*Collybia maculata*, с. Кобыжча Черниговской обл.) (Рис. 4).

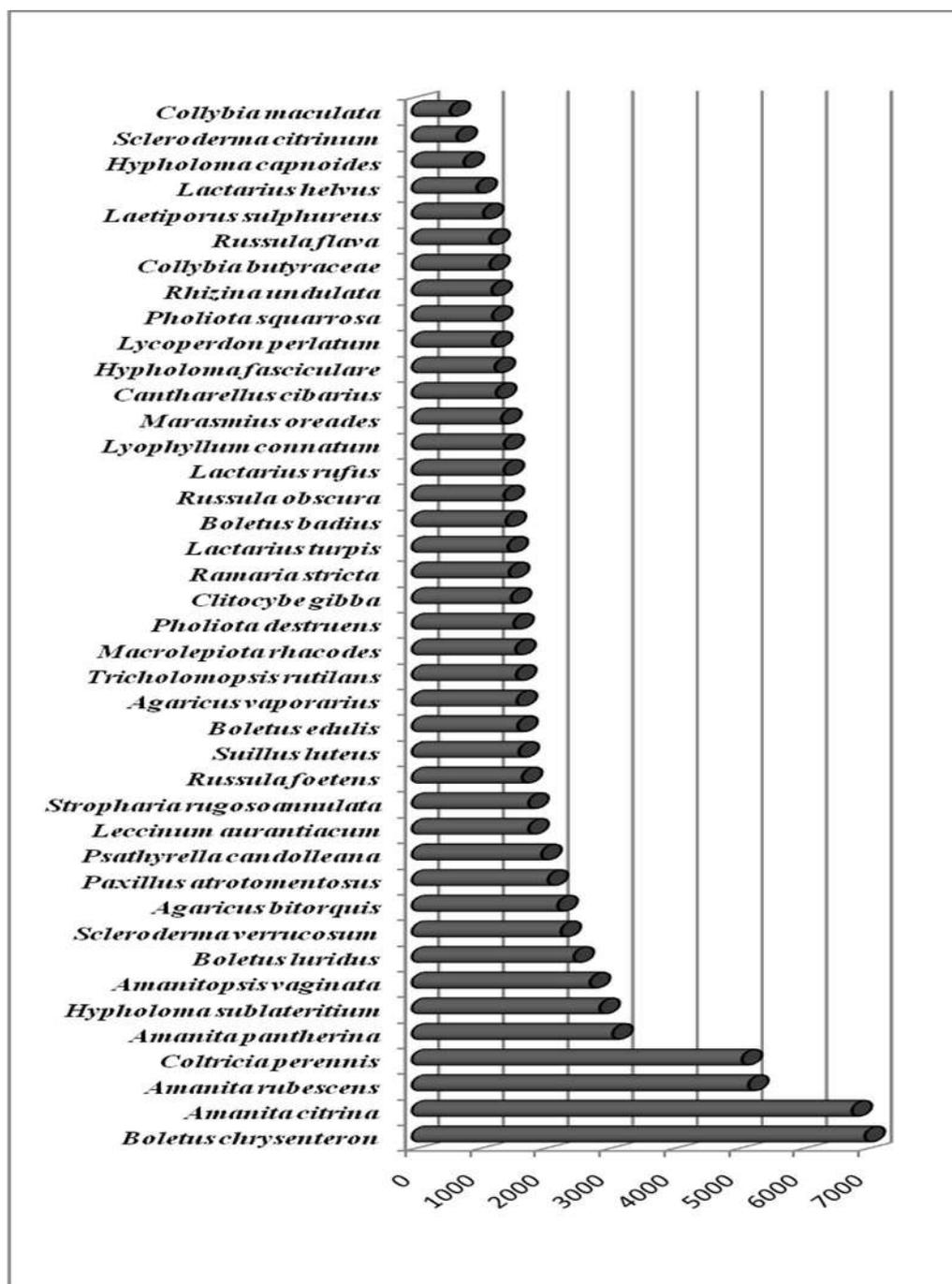


Рис. 4. Активность ^{40}K (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 1991 г.

Как известно, по химической природе цезий подобен калию, поэтому главный элемент калий на определенном этапе может замещаться цезием. Однако это не объясняет сверхвысоких уровней накопления радиоцезия грибами. В то же время у некоторых из проанализированных видов, в частности, *B. chrysenteron*, *A. citrina*, *Amanitopsis vaginata* и *S. verrucosum*, отмечены повышенные концентрации и $^{134+137}\text{Cs}$, и ^{40}K . Учитывая то, что в минеральном составе грибов калий является макроэлементом, можно предположить, что поглощение ^{40}K из субстратов является неизбежным.

Максимальные коэффициенты накопления ^{137}Cs в 1991 г. наблюдались у *L. rufus* - 184, *A. citrina* - 144, *B. badius* - 80, Кн ^{40}K у *B. chrysenteron* составлял 99, *A. citrina* - 63, *A. rubescens* - 48 и *Coltricia perennis* - 47.

Анализ данных 1990-91 гг. свидетельствует о том, что самые высокие уровни накопления радионуклидов наблюдались у микосимбиотрофных представителей семейств *Boletaceae*, *Amanitaceae*, *Paxillaceae*, *Russulaceae* и *Tricholomataceae*.

В большинстве образцов 1992 г. ^{134}Cs не был обнаружен. Летне-осенний период с незначительным количеством осадков отразился на уровнях активности радиоцезия в грибах. В целом активность радиоцезия была существенно ниже, чем в предыдущие годы, а различия в накопительной способности различных экологических групп (микосимбиотрофов, сапротрофов и лигнотрофов) были не столь выражены. Соотношение $^{134+137}\text{Cs}/^{40}\text{K}$ в грибах в среднем было ниже, чем в почвах из мест их произрастания. Максимальные Кн ^{137}Cs отмечены у *S. luteus* - 65, *B. edulis* - 11, минимальные - у лигнотрофных видов - *P. atrotomentosus* - 0,04 и *Fistulina hepatica* - 0,03.

В 1993 г. максимальная активность ^{137}Cs зарегистрирована у *Amanita phalloides* - 328093 и *P. involutus* - 147274 (с. Шпыли), *Lactarius* sp. - 158675 и *L. helvus* - 65649 (с. Хмельна), минимальная - у *Calvatia gigantea* - 120 (с. Глеваха) и *R. obscura* - 88 Бк/кг с.в. (с. Малютянка).

Кроме радиоцезия в плодовых телах грибов были обнаружены ^{106}Ru у *A. arvensis* – 295 (с. Дударков, Бориспольского р-на), ^{144}Ce у *Lactarius* sp. – 561 (с. Козин Обуховского р-на), у *H.fasciculare* – ^{144}Ce – 226, ^{154}Eu – 29 и ^{106}Ru – 669 Бк/кг с.в. (окр. г. Вышгорода Киевской обл.). Максимальный Кн зафиксирован у *L. scabrum* – 47, минимальный – 0,1 у *R. obscura* (с. Малютянка).

В 1996 г. максимальный уровень радиоцезия обнаружен у микосимбиотрофов *L. helvus* – до 152726 (с. Лютеж) и *B. badius* – до 113742 Бк/кг с.в. (пгт Клавдиево-Тарасово) (Grodzinskaya et al., 2001). Минимальная активность радиоцезия обнаружена у *M. procera* – 20 (с. Летки), *L. perlatum* – 100 и *C. infundibuliformis* – 72 (с. Капитановка), *H. fasciculare* – 343, *C. nebularis* – 531 и *A. mellea* – 702 Бк/кг с.в. (с. Лютеж). Самые высокие Кн зафиксированы у *P. atrotomentosus* – до 1180, *L. helvus* – до 855, *H. crustuliniforme* – 514, *B. badius* – до 256, *B. edulis* – до 174, *S. luteus* – до 46. В грибах одного вида из одних и тех же местообитаний наблюдалась существенная вариабельность в уровнях накопления радиоцезия, иногда достигающая десятков раз. В то же время различия в уровнях активности радиоцезия у разных видов могли составлять два порядка (как например, у *Hypholoma capnoides* – 124 и *L. turpis* – 25515 Бк/кг с.в. (с. Пороскотень Бородянского р-на), или у *C. infundibuliformis* – 233 и *P. atrotomentosus* – 64654 Бк/кг с.в., с. Зазимье Броварского р-на Киевской обл.). Видоспецифичность накопления сочеталась с зависимостью от экологической приуроченности исследованных видов. Активность радиоцезия в лигнотрофах и сапротрофах была существенно ниже, чем у микоризообразователей (Рис. 5).

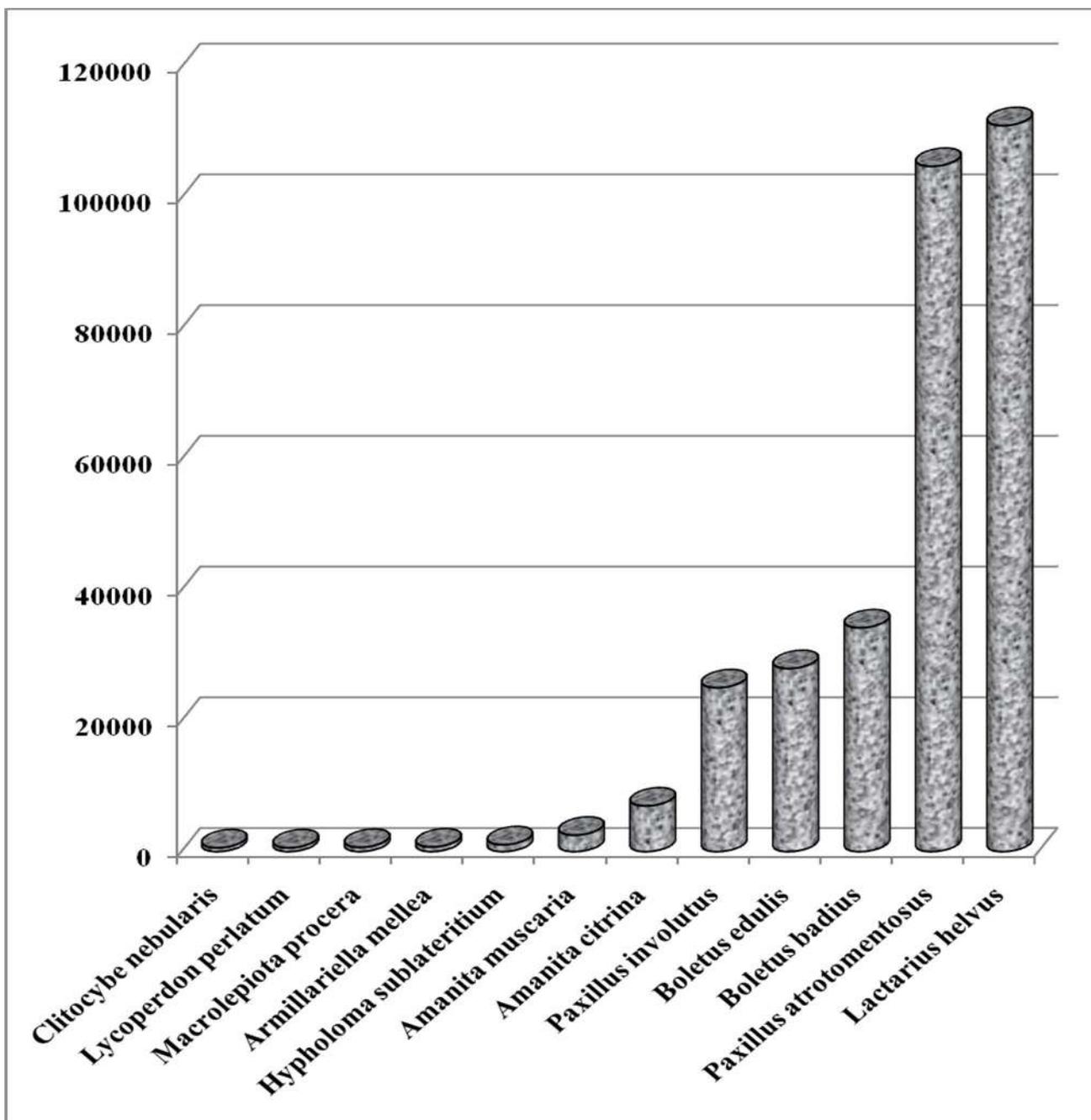


Рис. 5. Средняя активность ^{137}Cs (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 1996 г. (с. Лютезж).

Самые высокие Кн в 1998 г. также выявлены у микосимбиотрофных видов: *B. badius* – 153, *L. rufus* – 111, *A. phalloides* – 71, *L. helvus* – 42, *P. involutus* – 35 и *L. deliciosus* – 21, самые низкие – у лигнотрофных видов: *T. rutilans* – 0,24, *A. mellea* – 0,39; *Ph. squarrosa* – 0,43, и

сапротрофных: *C. inversa* – 0,1, *M. procera* – 0,51, *L. perlatum* – 0,57. В некоторых образцах радиоцезий не был обнаружен (*L. sulphureus*, *P. squamosus*, *L. pyriforme*). Максимальные уровни радиоцезия в макромицетах для территорий со средним уровнем поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs 1-5 Ки/км² были установлены у микосимбиотрофов *P. involutus* – 340476 (с. Шпыли), *Rozites caperata* – 210210, *L. rufus* – 117200, *B. luridus* – 108757 (с. Новоселки) и *L. helvus* – 91195 Бк/кг с.в. (окр. г. Иванкова).

В 1999 г. максимальные Кн зафиксированы у микосимбиотрофных видов – *P. involutus* – 928, *S. luteus* – 766, *Sarcodon imbricatus* – 238, *C. praestans* – 187 и *A. muscaria* – 174. Максимальная активность ^{137}Cs выявлена у *P. involutus* – 469200 (с. Качалы Бородянского р-на), *S. imbricatus* – (с. Варовск, Иванковского р-на), *A. muscaria* – 127770 (с. Катюжанка) и *B. badius* – 77120 Бк/кг с.в. (с. Лебедевка Вышгородского р-на). Следует отметить, что у 93,75% исследованных дикорастущих ценных съедобных видов (родов *Boletus*, *Suillus*, *Leccinum* и вида *C. cibarius*), традиционно входящих в рацион жителей Полесья, активность радиоцезия превышала предельно допустимые уровни, принятые в Украине (2500 Бк/кг с.в.) (НРБУ-97).

Обобщение данных 10-летних исследований (1990-1999 гг.) свидетельствует о том, что некоторые микосимбиотрофные виды, среди которых есть представители семейств *Russulaceae* (*Lactarius* spp.), *Boletaceae* (*B. badius*, *Suillus* spp., *L. scabrum*), *Gomphidiaceae* (*Gomphidius* spp.), *Cortinariaceae* (*Cortinarius* spp., *H. crustuliniforme*, *R. caperata*), *Amanitaceae* (*Amanita* spp.) проявляют гипераккумуляционные свойства в отношении радиоцезия, что позволяет использовать их для дальнейшего радиоэкологического мониторинга. Уровни накопления радиоцезия грибами прямо пропорционально зависят от количественного состава загрязнения и влажности в местах произрастания. Однако существующая мозаичность загрязнения, разнообразие ландшафтных и почвенных особенностей, ряд контролируемых и трудно контролируемых факторов усложняют

прогнозную оценку уровней радиоцезиевого загрязнения макромицетов. При этом наблюдаемое явление увеличения уровней накопления $^{134+137}\text{Cs}$ в ряду от лигнотрофов → гумусовых сапротрофов → подстилочных сапротрофов → к микосимбиотрофам, не является жестко детерминированным, а проявляется, скорее, в виде тенденции. Таким образом, можно сказать, что уровни накопления радиоцезия зависят от конкретной радиоэкологической ситуации в месте сбора, экологической приуроченности и видовой принадлежности грибов.

В 2000 г. максимальная активность радиоцезия была обнаружена в плодовых телах микосимбиотрофных видов: до 218000 Бк/кг с.в. у *P. involutus*, 113000 - у *R. caperata*, 94000 - *A. pantherina* (пгт Клавдиево-Тарасово), 147000 - *L. rufus* (с. Марьяновка), 146000 - *L. rufus*, 97700 - *B. badius*, 93800 - *P. involutus* и 64700 - *Cortinarius subferrugineus* (с. Лютеж), 87100 - *B. badius* (окр. г. Иванкова) и 84600 Бк/кг с.в. - *B. chrysenteron* (с. Порокотень). Минимальная активность была обнаружена у сапротрофов *L. perlatum*, *C. utrifomis*, *C. perennis*, *C. infundibuliformis* и лигнотрофа *P. betulinus*. Максимальные коэффициенты накопления наблюдались у *P. involutus* - до 109, *B. badius* - до 62, *L. rufus* - до 61. Кроме *B. badius* у других ценных съедобных видов также наблюдались значительные Кн, свидетельствующие о высоких уровнях аккумуляции радиоцезия: *B. chrysenteron* - 47, *S. luteus* - до 40, *Russula aeruginea* - до 40, *L. scabrum* - до 35, *B. edulis* - до 26, *S. bovinus* - 25.

В 2001 г. максимальная активность радиоцезия была зафиксирована у микосимбиотрофов: *P. involutus* - 282764 (с. Феневичи), *L. rufus* - до 274408, *Cortinarius* sp. - 176807, *P. cervinus* - 161643, *H. aurantiaca* - 150845, *B. badius* - 120711, *S. luteus* - 117771 (окр.г. Иванкова, Рис. 6) и у *A. fulva* - 169802 (с. Коленцы). Содержание радиоцезия в ценных съедобных и лекарственных видах при среднем уровне поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 1-5 Ки/км² варьировало в значительном диапазоне, у *B. edulis* - от 7076 до 35661 (превышая ПДУ соответственно в 2,8 и 14 раз), у *B. badius* - от 544 до 120711 (превышение предельно допустимых уровней составляло до 48 раз), у

S. luteus – превышение ПДУ достигало 47 раз, у *L. scabrum* – до 15294 (6 раз). В 2000-2001 гг. У 86% собранных образцов вышеуказанных видов наблюдалось существенное превышение ПДУ, принятых в Украине. Естественно, что столь высокие уровни радиоактивности в данных видах, отрицают само понятие их пищевой и лекарственной ценности.

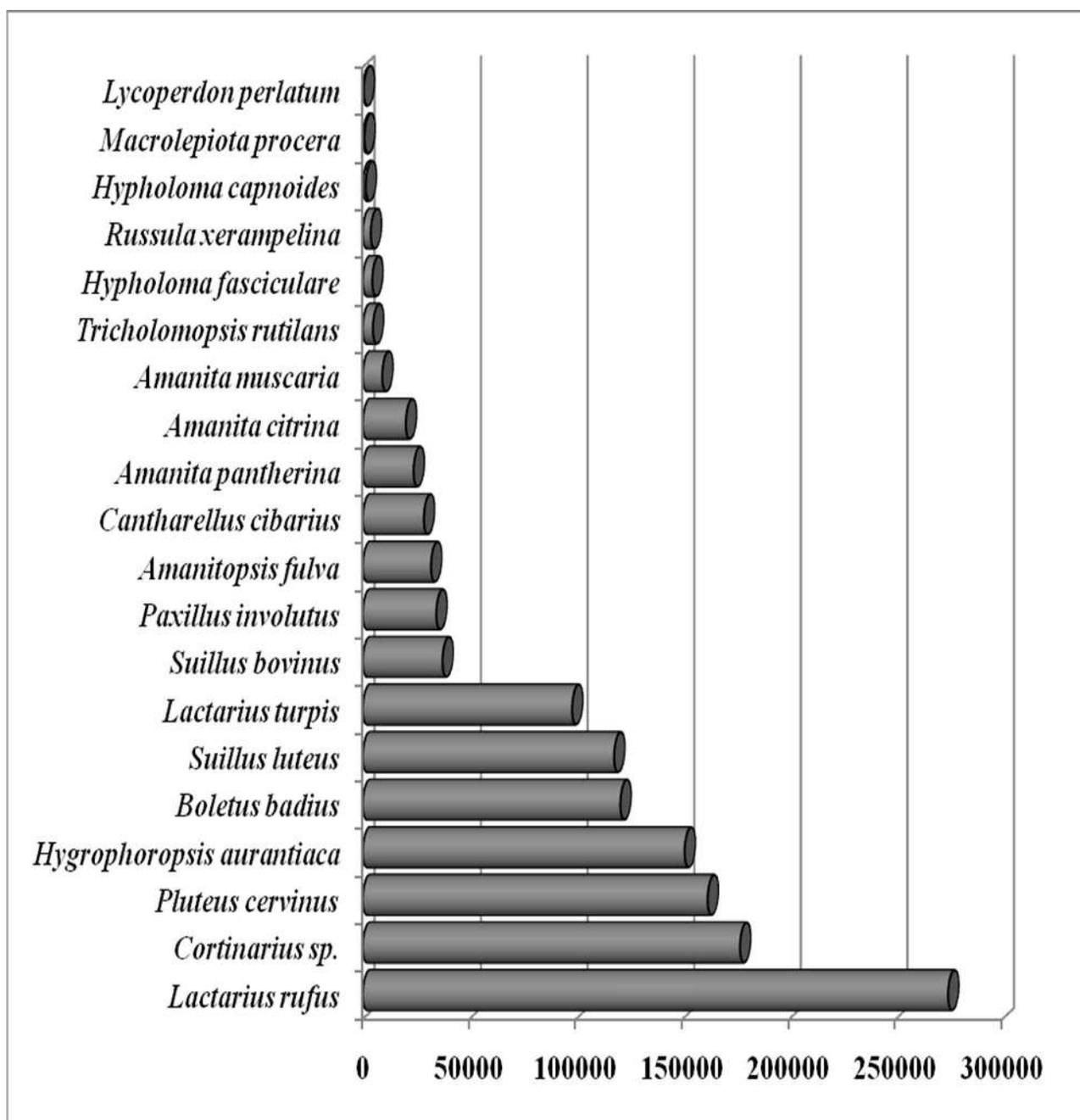


Рис. 6. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2001 г. (окр. г. Иванкова Киевской обл.).

Среди проанализированных в 2002 г. 112 образцов грибов и почв из 8 местообитаний (с уровнем загрязнения 37-185 кБк/м²) максимальные уровни радиоцезия были обнаружены у представителей микосимбиотрофного семейства *Cortinariaceae*: *Cortinarius armillatus* - 172279 (Кн - 144, с. Феневичи) и *H. crustuliniforme* - до 100519 Бк/кг с.в. (Кн - 38, пгт Клавдиево-Тарасово) (Табл. 8). Высокие Кн были выявлены также у некоторых микосимбиотрофных представителей семейств *Tricholomataceae* (*Tricholoma flavovirens* - до 59), *Boletaceae* (*B. badius* - до 31), *Paxillaceae* (*P. involutus* - 25), *Hydnaceae* - *S. imbricatum* - 18, *Gomphidiaceae* (*G. rutilus* - 14). Активность радиоцезия от очень высоких до средних уровней была у большинства видов микосимбиотрофного семейства *Russulaceae* (*Lactarius* spp., *Russula* spp.), *Cantharellaceae* (у *C. cibarius* средний Кн был 3,28). По сравнению с 1990-2000 гг. у видов рода *Amanita* (семейство *Amanitaceae*) наблюдалось снижение аккумулирующей активности по отношению к радиоцезию (средняя величина Кн составляла 1,38). Как и в предыдущие годы, активность радиоцезия у видов семейства *Agaricaceae* (*Agaricus* spp., *Macrolepiota* spp.) была достаточно низкой. Минимальные Кн выявлены у *Sparassis crispa* - 0,37, *Lentinus cyathiformis* - 0,26, *A. arvensis* - 0,22, *H. capnoides* - 0,2, *L. nuda*, *A. xanthodermus* и *C. odora* - 0,18. В некоторых образцах *M. procera* и *L. nuda* радиоцезий не был обнаружен. Гистограмма средней активности радиоцезия в плодовых телах макромицетов из местообитаний Броварского р-на Киевской обл. представлена на рис. 7.

Таблица 8. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах и почвах в 2002 г. (при средних уровнях поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs -1-5 Ки/км²)

Вид, почва	^{137}Cs	Кн*	Tf**
Киевская область Бородянский район, пгт Клавдиево-Тарасово средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 2,6 Ки/км² (96,2 кБк/м²)			
<i>Agaricus arvensis</i>	579	0,22	6,02
<i>Agaricus sp.</i>	15446	5,82	160,6
<i>Amanita citrina</i>	2892	1,09	30,1
<i>Amanita muscaria</i>	2526	0,95	26,3
<i>Boletus badius</i>	26761	10,09	278,2
<i>Cantharellus cibarius</i>	11924	4,5	124,0
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	44694	16,85	464,6
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	100519	37,9	1044,9
<i>Hypholoma fasciculare</i>	8998	3,39	93,5
<i>Lentinus cyatiformis</i>	689	0,26	7,2
<i>Lentinus panuoides</i>	1277	0,48	13,3
<i>Lepista nuda</i>	485	0,18	5,04
<i>Piptoporus betulinus</i>	1320	0,5	13,7
<i>Pluteus cervinus</i>	3558	1,34	37,0
<i>Pluteus cervinus</i>	5629	2,12	58,5
<i>Sparassis crispa</i>	968	0,37	10,1
почва	2652		
с. Микуличи средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 2,11 Ки/км² (78,07 кБк/м²)			
<i>Amanita muscaria</i>	1807	3	23,15
<i>Clitocybe dealbata</i>	903	1,5	11,6
<i>Clitocybe nebularis</i>	1120	1,86	14,3
<i>Clitocybe odora</i>	106	0,18	1,36
<i>Hypholoma capnoides</i>	122	0,2	1,56

<i>Hypholoma fasciculare</i>	2001	3,32	25,6
<i>Leccinum aurantiacum</i>	2788	4,62	35,7
<i>Lepista nuda</i>	345	0,57	4,4
<i>Lepista nuda</i>	236	0,21	3,02
<i>Paxillus involutus</i>	3449	5,72	44,2
<i>Piptoporus betulinus</i>	1714	2,84	22,0
<i>Pluteus cervinus</i>	1437	2,38	18,4
<i>Russula vesca</i>	897	1,49	11,5
почва	603		
с. Пороскотень средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 1,95 Ки/км ² (72,15 кБк/м ²)			
<i>Agaricus xanthodermus</i>	43	0,18	0,6
<i>Collybia butyraceae</i>	1069	4,45	14,8
<i>Hypholoma capnoides</i>	721	3	10,0
<i>Hypholoma fasciculare</i>	408	1,7	5,7
<i>Lepista nuda</i>	НПИ		
<i>Lycoperdon perlatum</i>	480	2	6,7
<i>Macrolepiota procera</i>	НПИ		
почва	240		
Броварской район, с. Рожны средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 1,89 Ки/км ² (69,93 кБк/м ²)			
<i>Amanita muscaria</i>	1047	0,87	15,0
<i>Cantharellus cibarius</i>	640	0,53	9,2
<i>Gomphidius rutilus</i>	17202	14,35	246,0
<i>Lactarius helvus</i>	6789	5,66	97,1
<i>Lactarius rufus</i>	4873	4,06	69,7
<i>Paxillus involutus</i>	11045	9,2	157,9
<i>Sarcodon imbricatum</i>	22121	18,43	316,3
<i>Suillus luteus</i>	9387	7,82	134,2
почва	1200		

с. Зазимье средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 1,89 Ки/км ² (69,93 кБк/м ²)			
<i>Amanita muscaria</i>	2438	1,27	34,9
<i>Boletus chrysenteron</i>	3042	1,58	43,5
<i>Boletus edulis</i>	14572	7,59	208,4
<i>Clitocybe infundibuliformis</i>	369	0,19	5,3
<i>Hypholoma fasciculare</i>	1363	0,71	19,5
<i>Macrolepiota procera</i>	НПИ***		
<i>Paxillus involutus</i>	48966	25,49	700,2
<i>Pluteus cervinus</i>	209	0,11	3,0
почва	1921		
Иванковский район, южные окрестности г. Иванкова средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 3,85 Ки/км ² (142,45 кБк/м ²)			
<i>Amanita muscaria</i>	5692	2,61	40,0
<i>Amanita rubescens</i>	1558	0,71	10,9
<i>Collybia butyraceae</i>	3143	1,44	22,1
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	23065	10,58	161,9
<i>Hypholoma sublateritium</i>	10456	4,8	73,4
<i>Russula aeruginea</i>	58862	27	413,2
почва	2180		
<i>Amanita muscaria</i>	3749	1,98	26,3
<i>Armillariella mellea</i>	7285	3,85	51,1
<i>Boletus badius</i>	50752	26,85	356,3
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	23658	12,52	166,1
<i>Gymnopilus spectabilis</i>	1425	0,75	10,0
<i>Russula queletii</i>	14856	7,86	104,3
<i>Tricholoma flavovirens</i>	10658	5,64	74,8
почва	1890		

с. Феневичи средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 2,14 Ки/км² (79,18 кБк/м²)			
<i>Amanita citrina</i>	1065	0,89	13,5
<i>Amanita muscaria</i>	870	0,73	11,0
<i>Boletus badius</i>	37339	31,12	471,6
<i>Boletus edulis</i>	10144	8,45	128,1
<i>Cortinarius praestans</i>	4445	3,7	56,1
<i>Cortinarius sp.</i>	172279	143,57	2175,8
<i>Paxillus involutus</i>	9181	7,65	116,0
<i>Suillus luteus</i>	27179	22,65	343,3
<i>Tricholoma flavovirens</i>	70515	58,76	890,6
<i>Tricholoma pardinum</i>	14262	11,89	180,1
почва	1200		
с. Шпыли средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 3,85 Ки/км² (142,45 кБк/м²)			
<i>Amanita muscaria</i>	8044	1,17	56,5
<i>Clitocybe nebularis</i>	4249	0,62	29,8
<i>Collybia butyraceae</i>	3384	0,49	23,8
<i>Cortinarius trivialis</i>	44503	6,49	312,4
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	11121	1,62	78,1
<i>Macrolepiota procera</i>	528	0,08	3,7
почва	6860		

***Кн - коэффициент накопления равен соотношению активности радионуклида в плодовом теле гриба и активности его в почве (субстрате) в точке сбора;**

****Transfer factor (Tf) – коэффициент переноса равен соотношению активности радионуклида в плодовом теле гриба и плотности поверхностного загрязнения почвы в точке сбора;**

*****НПИ – ниже предела измерения**

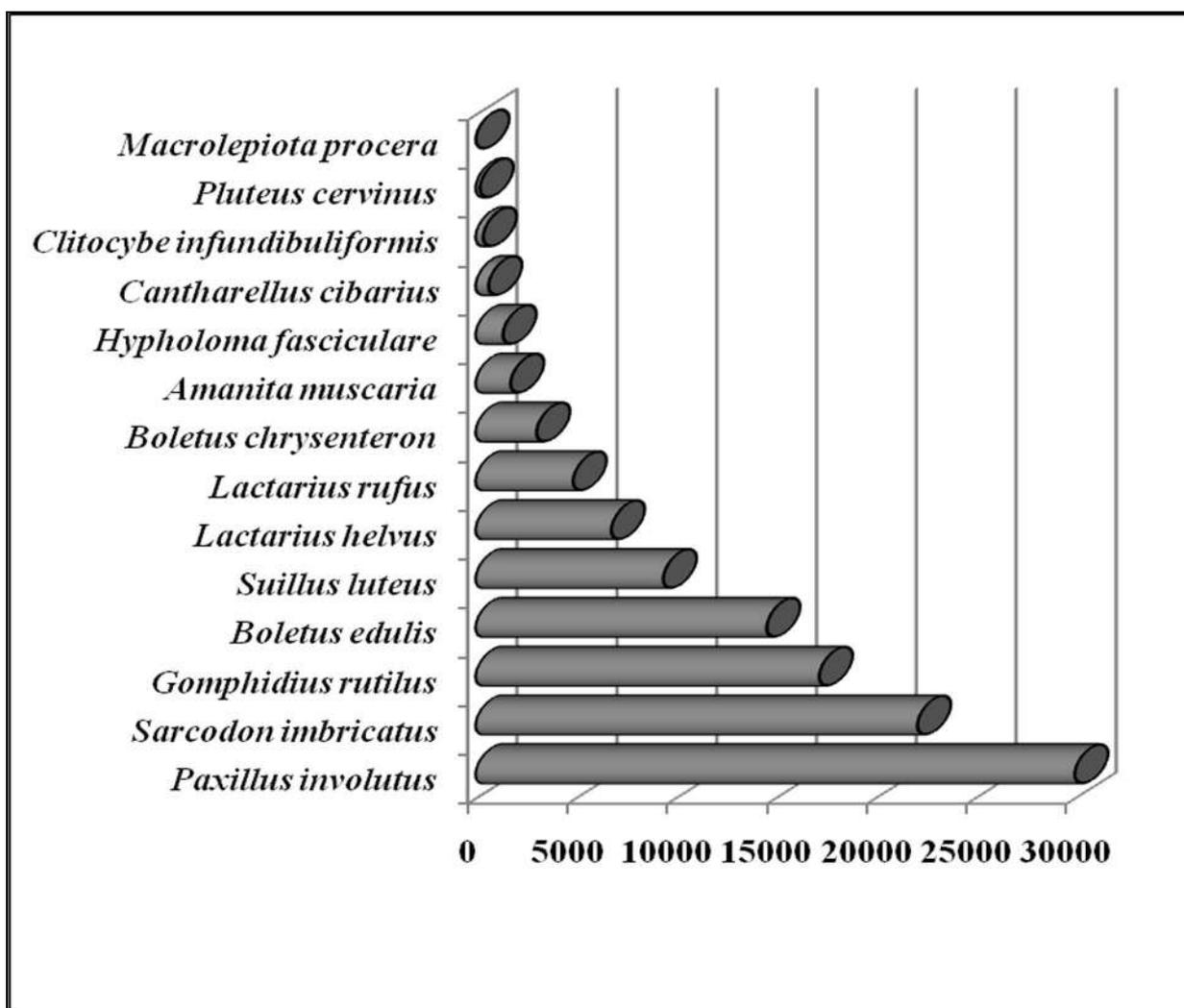


Рис. 7. Активность ^{137}Cs (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2002 г. (окр. сел Рожны и Зазимье Броварского р-на Киевской обл. при среднем уровне поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 69,93 кБк/м²)

В 2003 г. максимальная активность радиоцезия вновь зафиксирована у видов семейств *Cortinariaceae* – *Cortinarius caerulescens* -146670 (Кн – 81), *C. subferrugineus* – 109900 (Кн – 61) (с. Феневичи, рис. 8), *Russulaceae* – *L. rufus* – 107392 (Кн - 33) и *Paxillaceae* – *P. involutus* – 73552 (Кн - 18). В течение 2000-2003 гг. отмечено некоторое снижение уровней накопления радиоцезия видами р. *Amanita*. Следует отметить также, что в связи с отсутствием осадков в летне-осенний период 2003 г., в целом

наблюдалось снижение уровней накопления ^{137}Cs у большинства исследованных видов грибов.

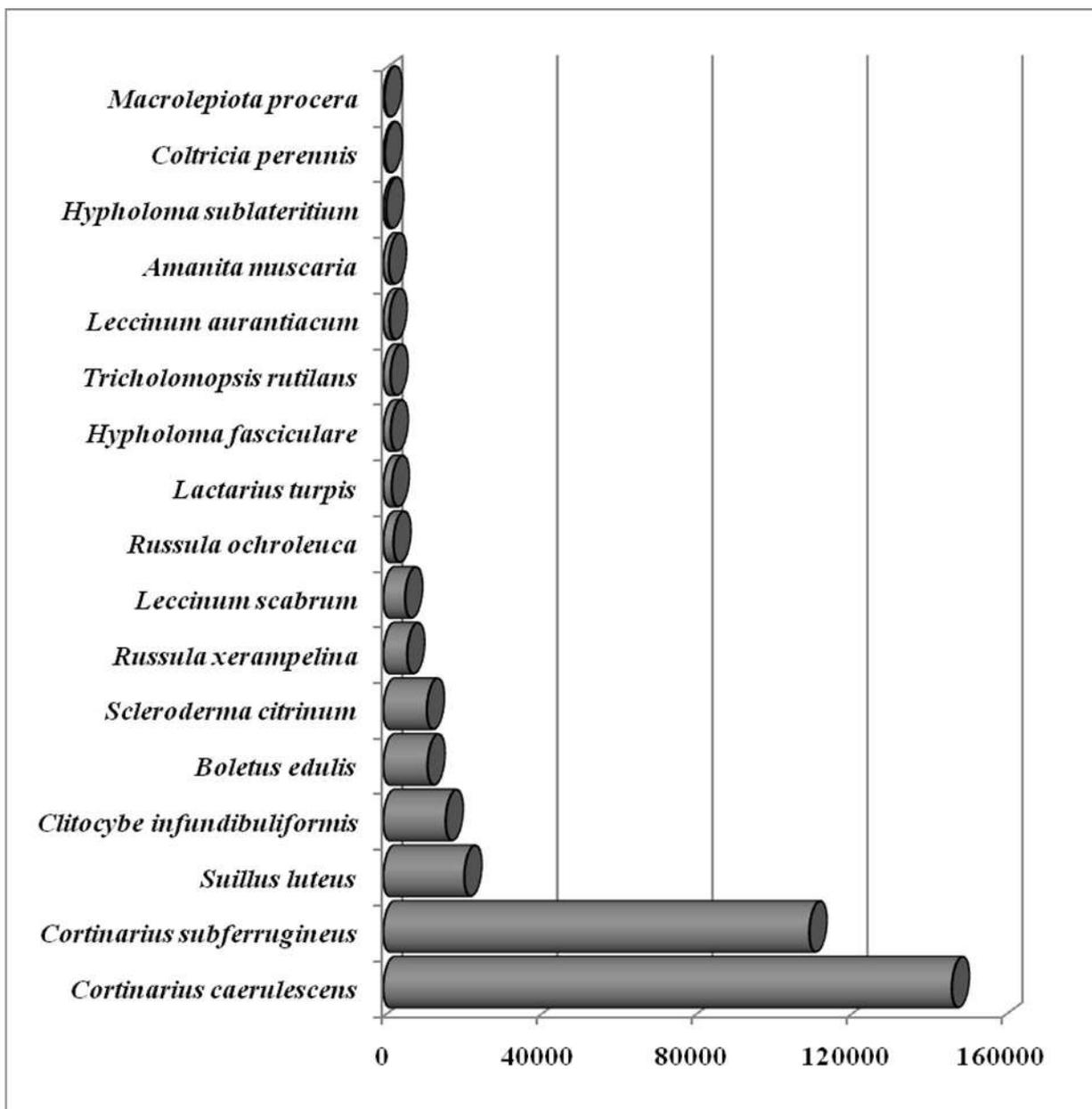


Рис. 8. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2003 г. (с. Феневичи Иванковского р-на Киевской обл., средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 2,14 Ки/км² - 79,18 кБк/м²).

Биоиндикаторные виды макромицетов. Отправной точкой отбора биоиндикаторных видов макромицетов для нас послужило наличие высокой аккумулирующей способности в отношении ^{137}Cs , достаточная численность и распространенность их на территории Украины с целью

проведения долгосрочных мониторинговых исследований. Среди многообразия исследованных грибов для биоиндикации наиболее подходят широко распространенные виды с гипераккумулирующими свойствами, не используемые населением ввиду их токсичности – ***P. involutus*** и несъедобности – ***L. rufus***. В то же время, применение ценного съедобного вида ***B. badius*** в качестве биоиндикатора представляет интерес с точки зрения сравнения полученных нами данных со сведениями об уровнях радиоцезиевого загрязнения этого вида в других странах. Кроме этой основной группы биоиндикаторов, безусловно, заслуживают внимания виды с высоким аккумулярующим потенциалом, среди которых представители семейств ***Cortinariaceae*** (***Cortinarius* spp.**, ***H. crustuliniforme***, ***R. caperata***), ***Russulaceae*** (***Lactarius* spp.**), ***Suillaceae*** (***Suillus* spp.**), ***Boletaceae*** (***Boletus* spp.**, ***L. scabrum***, ***G. castaneus***, ***T. felleus***), ***Gomphidiaceae*** (***G. glutinosus***, ***G. rutilus***), ***Hydnaceae*** (***H. repandum***, ***S. imbricatum***) и ***Tricholomataceae***. Виды этой, второй по значимости, дополнительной группы биоиндикаторов, встречаются реже как в силу своих биологических особенностей, так и в результате массовых сборов населением (представители семейств ***Boletaceae*** и ***Suillaceae***), что усложняет их использование для радиоэкологического мониторинга.

В то же время, следует заметить, что широкораспространенные виды микосимбиотрофного рода ***Russula*** в течение всего периода исследований показывали очень высокую степень вариабельности уровней загрязнения, как и представители семейства ***Amanitaceae*** (***Amanita* spp.**, ***Amanitopsis* spp.**), активность ^{137}Cs в которых в целом существенно снизилась к 2003 г., что свидетельствует о нецелесообразности использования их в качестве биоиндикаторов радиоцезиевого загрязнения.

Среди проанализированных в 2004 г. 219 образцов плодовых тел макромицетов из 14 местообитаний со средним уровнем поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 1-5 Ки/км² (37-185 кБк/м²) максимальная аккумулятивная активность была обнаружена у

индикаторных видов: *L. rufus* – до 375294 Бк/кг с.в. (Кн – 59, Tf – 2635, с. Коленцы, рис. 9), *P. involutus* – от 123984 до 209599 (Кн - до 63, Tf – до 1471, южн. окр. г. Иванкова, Рис. 10), *S. praestans* – 269692 Бк/кг с.в. (Кн – 226, Tf – 2430, с. Лютеж, Рис. 11) (Табл. 9).

Таблица 9. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах и почвах в 2004 г.

Вид, почва	¹³⁷Cs, Бк/кг с.в.	Кн*	Tf**
Киевская область Бородянский район пгт Клавдиево-Тарасово средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs – 2,6 Ки/км² (96,2 кБк/м²)			
<i>Collybia butyraceae</i>	2210	2,63	23,0
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	24102	28,69	250,5
<i>Mycena galeriata</i>	13347	15,88	138,7
почва	840		
с.Микуличи средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 2,11 Ки/км² (78,07 кБк/м²)			
<i>Amanita citrina</i>	3293	2,23	42,2
<i>Amanita muscaria</i>	3992	2,7	51,1
<i>Amanita rubescens</i>	608	0,41	7,8
<i>Boletus badius</i>	10623	7,19	136,1
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	1447	0,98	18,5
<i>Lactarius flexuosus</i>	2776	1,88	35,6
<i>Lactarius turpis</i>	3990	2,7	51,1
<i>Lycoperdon perlatum</i>	BDL		
<i>Suillus bovinus</i>	5561	3,77	71,2
почва	1477		

Бориспольский район с. Старое средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 2,5 Ки/км² (92,5 кБк/м²)			
<i>Piptoporus betulinus</i>	1210	1,09	13,08
почва	1106		
<i>Lactarius volemus</i>	16453	61,62	177,87
<i>Leccinum scabrum</i>	988	3,7	10,68
<i>Paxillus involutus</i>	2012	7,53	27,75
<i>Russula foetens</i>	18102	67,8	195,7
почва	267		
<i>Amanita citrina</i>	3478	11,21	37,6
<i>Hypholoma fasciculare</i>	955	3,08	10,32
<i>Lactarius turpis</i>	19556	63,08	214,42
<i>Russula xerampelina</i>	4046	13,05	43,74
почва	310		
<i>Leccinum scabrum</i>	1380	7,54	14,92
почва	183		
<i>Amanita rubescens</i>	2715	2,06	29,35
<i>Coltricia perennis</i>	725	0,55	7,84
<i>Coltricia perennis</i>	10487	7,97	113,37
<i>Clitocybe clavipes</i>	7530	5,73	81,41
<i>Clitocybe clavipes</i>	11704	8,9	126,53
<i>Cortinarius sp.</i>	114633	87,17	1239,28
почва	1315		
<i>Hypholoma fasciculare</i>	7235	76,16	78,22
<i>Lactarius flexuosus</i>	7870	82,84	85,08

<i>Lactarius rufus</i>	6774	71,31	73,23
<i>Lactarius torminosus</i>	12941	136,22	139,9
<i>Lactarius turpis</i>	3822	40,23	41,32
<i>Leccinum melaneum</i>	1519	15,99	16,42
<i>Leccinum scabrum</i>	15307	161,12	165,48
<i>Leccinum testaceoscabrum</i>	1766	18,59	19,09
<i>Lycoperdon perlatum</i>	344	3,62	3,72
<i>Macrolepiota procera</i>	153	1,61	1,65
<i>Paxillus involutus</i>	10964	115,41	118,53
<i>Russula decolorans</i>	7844	82,57	84,8
<i>Russula xerampelina</i>	1643	17,29	17,76
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	1429	15,04	15,45
почва	95		
Вышгородский район с. Хотяновка средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 1,11 Ки/км² (41,07 кБк/м²)			
<i>Suillus bovinus</i>	19322	27,71	470,47
почва	890		
с. Катюжанка средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 1,41 Ки/км² (52,2 кБк/м²)			
<i>Armillariella mellea</i>	538	0,96	10,31
<i>Boletus badius</i>	3475	6,2	66,57
<i>Hypholoma sublateritium</i>	532	0,95	10,19
почва	560		
Броварской район с. Рожны средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 1,89 Ки/км² (69,93 кБк/м²)			

<i>Amanita muscaria</i>	620	2,88	8,7
<i>Cortinarius sp.</i>	1814	8,44	25,9
<i>Lactarius rufus</i>	12095	56,26	173,0
<i>Paxillus involutus</i>	11690	54,37	167,2
почва	215		
<i>Amanita rubescens</i>	6639	1,02	1,0
<i>Boletus badius</i>	11430	1,76	163,5
<i>Coltricia perennis</i>	372	0,06	0,06
<i>Lactarius rufus</i>	46073	7,1	7,1
<i>Lentinus cyathiformis</i>	1045	0,16	0,2
<i>Paxillus involutus</i>	43964	6,77	6,8
<i>Suillus luteus</i>	12401	1,91	1,9
почва	6493		
с. Зазимье средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs - 1,89 Ки/км ² (29,97 кБк/м ²)			
<i>Macrolepiota rhacodes</i>	НПИ		
Иванковский район 1 км на север от г. Иванов средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs - 3,85 Ки/км ² (142,45 кБк/м ²)			
<i>Boletus badius</i>	8772	3,54	61,6
<i>Boletus edulis</i>	11028	4,45	77,4
<i>Hypholoma fasciculare</i>	7010	2,83	49,2
<i>Lactarius rufus</i>	101201	40,81	710,4
<i>Lactarius deliciosus</i>	57530	23,2	403,9
<i>Lactarius trivialis</i>	86176	34,75	605,0
<i>Leccinum scabrum</i>	5636	2,27	39,6
<i>Paxillus involutus</i>	39639	15,98	257,2
<i>Russula xerampelina</i>	7812	3,15	54,8

<i>Suillus tridentinus</i>	64427	25,98	452,3
почва	2480		
1 км на юг от г. Иванков средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 3,85 Ки/км² (142,45 кБк/м²)			
<i>Amanita muscaria</i>	18378	5,52	129,0
<i>Boletus badius</i>	72666	21,84	510,1
<i>Collybia butyraceae</i>	4176	1,23	29,3
<i>Collybia peronata</i> <i>var. azemar</i>	2067	0,6	14,5
<i>Cortinarius</i> <i>hygroflegmium</i>	70852	21,3	497,4
<i>Hygrophoropsis</i> <i>aurantiaca</i>	24659	7,41	173,1
<i>Lactarius rufus</i>	112226	33,73	173,1
<i>Paxillus involutus</i>	209599	63,0	1471,4
<i>Russula cyanoxantha</i>	62424	18,76	438,2
<i>Russula vesca</i>	48251	14,5	338,7
<i>Suillus variegatus</i>	69530	20,9	488,1
почва	3327		
<i>Hypholoma fasciculare</i>	52313	81,23	367,2
субстрат	644		
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	10179	15,33	71,5
субстрат	664		
<i>Boletus badius</i>	8250	1,69	57,92
<i>Boletus badius</i>	57833	11,86	406,0
<i>Cortinarius sp.</i>	41729	8,55	292,9
<i>Lactarius rufus</i>	153679	31,5	1078,8
<i>Lactarius turpis</i>	8776	1,8	61,6
<i>Paxillus involutus</i>	123984	25,42	870,4
<i>Pluteus cervinus</i>	75874	15,55	532,6

<i>Russula ochroleuca</i>	60502	12,4	424,7
<i>Suillus variegatus</i>	70020	14,35	491,5
почва	4878		
с. Феневичи средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 2,14 Ки/км ² (79,18 кБк/м ²)			
<i>Amanita muscaria</i>	1082	1,17	13,7
<i>Amanita rubescens</i>	601	0,65	7,6
<i>Lactarius lignyotus</i>	1743	1,88	22,0
<i>Lactarius turpis</i>	11230	12,1	141,8
<i>Leccinum melaneum</i>	19416	20,92	245,2
<i>Leccinum scabrum</i>	4191	4,52	52,9
<i>Paxillus involutus</i>	4750	5,12	60,0
почва	928		
с. Коленцы средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 3,85 Ки/км ² (142,45 кБк/м ²)			
<i>Amanita citrina</i>	27111	4,29	190,3
<i>Amanita muscaria</i>	8569	1,35	60,2
<i>Armillariella mellea</i>	163	0,03	1,1
<i>Boletus badius</i>	57063	9,02	400,6
<i>Boletus badius</i>	102387	16,19	718,8
<i>Gomphidius roseus</i>	24401	3,86	171,3
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	10639	1,68	74,7
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	6987	1,1	49,0
<i>Laccaria laccata</i>	20890	3,3	146,6
<i>Lactarius piperatus</i>	48699	7,7	341,9
<i>Lactarius rufus</i>	375294	59,3	2634,6
<i>Lactarius turpis</i>	15643	2,47	109,8
<i>Paxillus involutus</i>	46210	7,31	324,4

<i>Pholiota spumosa</i>	2411	0,38	16,9
<i>Russula decolorans</i>	110631	17,49	776,6
<i>Russula vesca</i>	31502	4,98	221,1
<i>Russula xerampelina</i>	7788	1,23	54,7
<i>Suillus bovinus</i>	29414	4,65	206,5
<i>Suillus luteus</i>	43625	6,9	306,2
<i>Suillus variegatus</i>	34576	5,47	242,7
почва	6325		
с. Шпыли			
средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 3,85 Ки/км² (142,45 кБк/м²)			
<i>Amanita muscaria</i>	6015	1,5	42,2
<i>Boletus badius</i>	31212	7,78	219,1
<i>Cortinarius sp.</i>	12652	3,15	88,8
<i>Lactarius rufus</i>	199056	49,62	1397,4
<i>Lactarius turpis</i>	2468	0,62	17,3
<i>Paxillus involutus</i>	81925	20,42	575,1
<i>Suillus bovinus</i>	42963	10,71	301,6
почва	4012		
Вышгородский район			
с. Лютеж			
средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 3 Ки/км² (111 кБк/км²)			
<i>Amanita citrina</i>	6690	5,62	60,3
<i>Boletus badius</i>	5380	4,52	48,5
<i>Hypholoma fasciculare</i>	4424	3,71	39,9
<i>Cantharellus cibarius</i>	8251	6,93	74,3
<i>Clitocybe clavipes</i>	39904	33,5	359,5
<i>Clitocybe clavipes</i>	49581	41,63	446,7
<i>Collybia distorta</i>	2284	1,92	20,6
<i>Cortinarius praestans</i>	269692	226,44	2429,7

<i>Cystoderma amianthina</i>	706	0,59	6,4
<i>Lactarius rufus</i>	35694	29,97	321,6
<i>Lycoperdon perlatum</i>	НПИ		
<i>Lyophyllum connatum</i>	8211	6,89	74,0
<i>Paxillus atrotomentosus</i>	15269	12,82	137,6
<i>Paxillus involutus</i>	32851	27,58	296,0
<i>Psathyrella cotonea</i>	533	0,45	4,8
<i>Russula xerampelina</i>	6702	5,63	60,4
<i>Tricholoma flavovirens</i>	9053	7,6	81,6
почва	1191		
<i>Boletus badius</i>	10380	11,72	93,5
<i>Boletus chrysenteron</i>	2996	3,38	27,0
<i>Boletus chrysenteron</i>	10889	12,29	98,1
<i>Gymnopilus spectabilis</i>	1315	1,48	11,8
<i>Hypholoma fasciculare</i>	1099	1,24	9,9
<i>Laccaria laccata</i>	13831	15,61	124,6
<i>Laccaria proxima</i>	908	1,02	8,2
<i>Lycoperdon perlatum</i>	372	0,42	3,4
<i>Macrolepiota procera</i>	152	0,17	1,4
<i>Paxillus atrotomentosus</i>	21189	23,92	190,9
почва	886		
Волынская область, Маневичский район, с. Замостье, Черемский природный заповедник средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 1,01 Ки/км² (37,37 кБк/м²)			
<i>Amanita muscaria</i>	6018	136,8	161,0
почва	44		
<i>Armillariella mellea</i>	1533	12,26	41,0
почва	125		

<i>Boletus badius</i>	29292	271,2	783,8
почва	108		
<i>Boletus edulis</i>	4602	33,59	123,1
почва	137		
<i>Boletus edulis</i>	6639	69,9	177,7
почва	95		
<i>Boletus luridus</i>	21950	313,6	587,4
почва	70		
<i>Cantharellus cibarius</i>	900	2,87	24,1
почва	314		
<i>Gyroporus cyanescens</i>	409	16,36	10,9
почва	25		
<i>Lactarius flexuosus</i>	24294	485,9	650,1
почва	50		
<i>Leccinum aurantiacum</i>	3897	25,98	104,3
почва	150		
<i>Leccinum scabrum</i>	22251	285,3	595,4
почва	78		
<i>Paxillus involutus</i>	32129	353,1	859,8
почва	91		
<i>Russula fragilis</i>	16844	481,3	450,7
почва	35		
<i>Suillus bovinus</i>	15048	273,6	402,7
почва	55		
<i>Suillus luteus</i>	26212	429,7	701,4
почва	61		
<i>Tricholoma flavovirens</i>	31262	26,81	836,6
почва	1166		

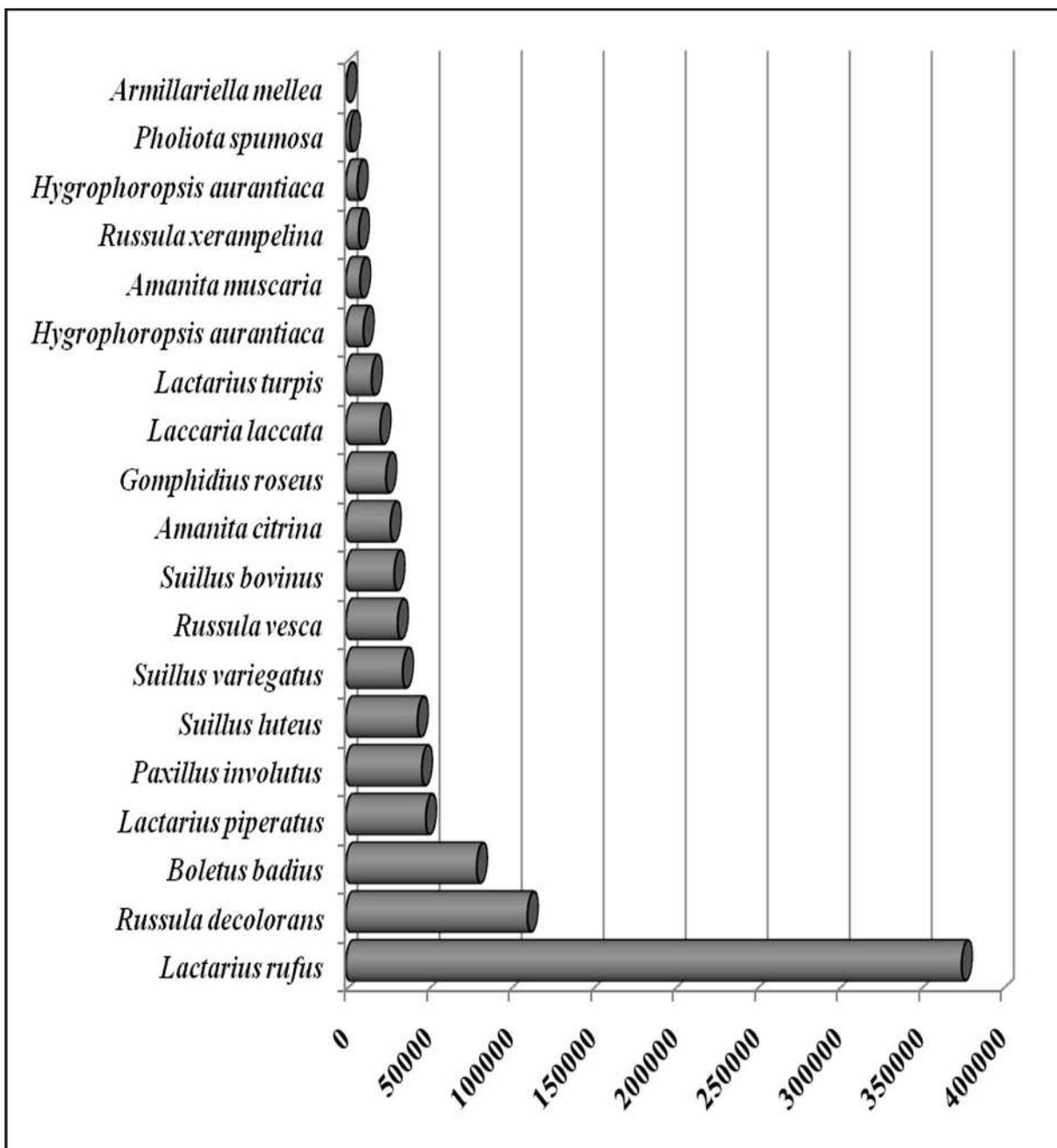


Рис. 9. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2004 г. (с. Коленцы Иванковского р-на Киевской области, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 142,45 кБк/м²).

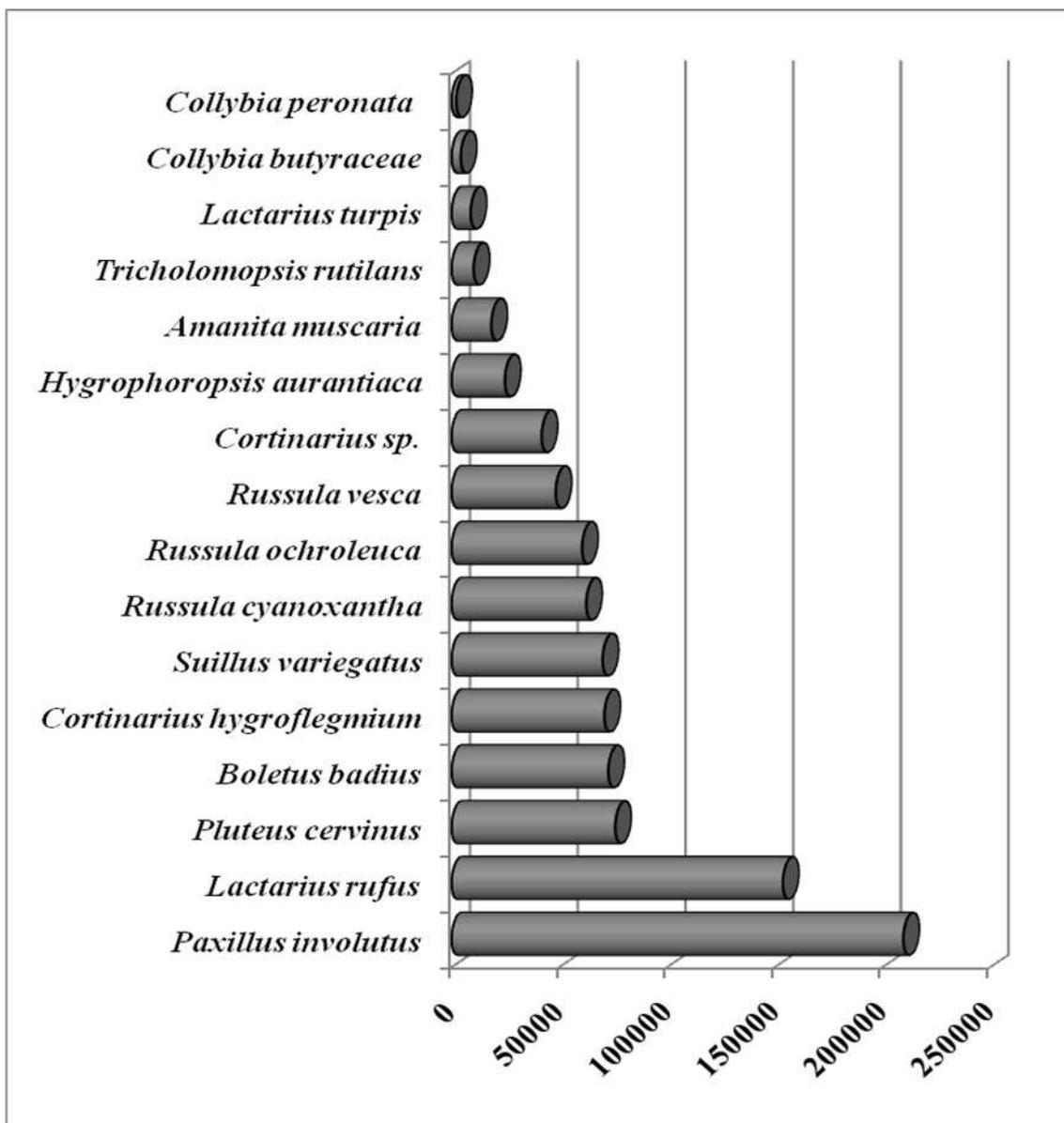


Рис. 10. Активность ^{137}Cs (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2004 г. (южн. окр. г. Иванкова Киевской обл., средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs –142,45 кБк/м²).

Отметим, что сохраняется значительная вариабельность уровней активности радиоцезия у одних и тех же видов, собранных в одном местонахождении (например, у *B. badius* – от 8250 до 72666 Бк/кг с.в., южн. окр. г. Иванкова). Межвидовые различия в накоплении ^{137}Cs достигали 10^2 .

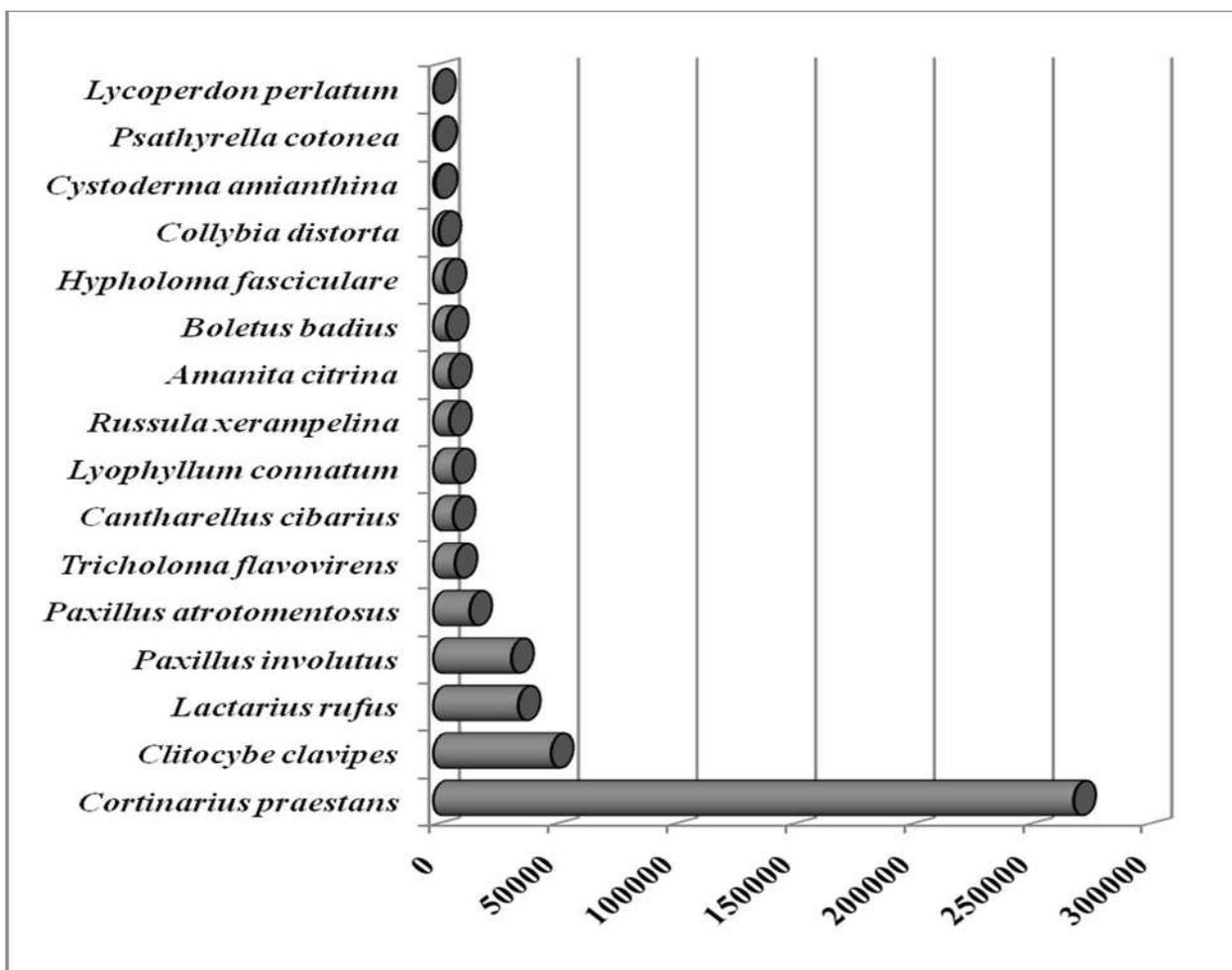


Рис. 11. Активность ^{137}Cs (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2004 г. (с. Лютеж Вышгородского р-на Киевской обл., средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 111 кБк/км²).

Наблюдается положительная корреляция уровней активности ^{137}Cs с уровнями поверхностного загрязнения почв (Рис. 12). Обращают на себя внимание высокие значения коэффициентов накопления, наблюдаемые у микосимбиотрофных видов из Черемского заповедника (Волинская обл.). При сравнительно низкой активности радиоцезия в образцах почв Кн были чрезвычайно высокими – у *L. flexuosus* – 486, *Russula fragilis* – 481, *S. luteus* – 430, *P. involutus* – 353, *B. luridus* – 314, *S. bovinus* – 274 и у *B. badius* – 271. Этот факт, по-видимому, связан с высокой влажностью в местообитаниях, наличием в заповеднике заболоченных участков, преобладанием торфянистых почв с низким содержанием гумуса, что, в общем, способствует высоким уровням накопления радиоцезия.

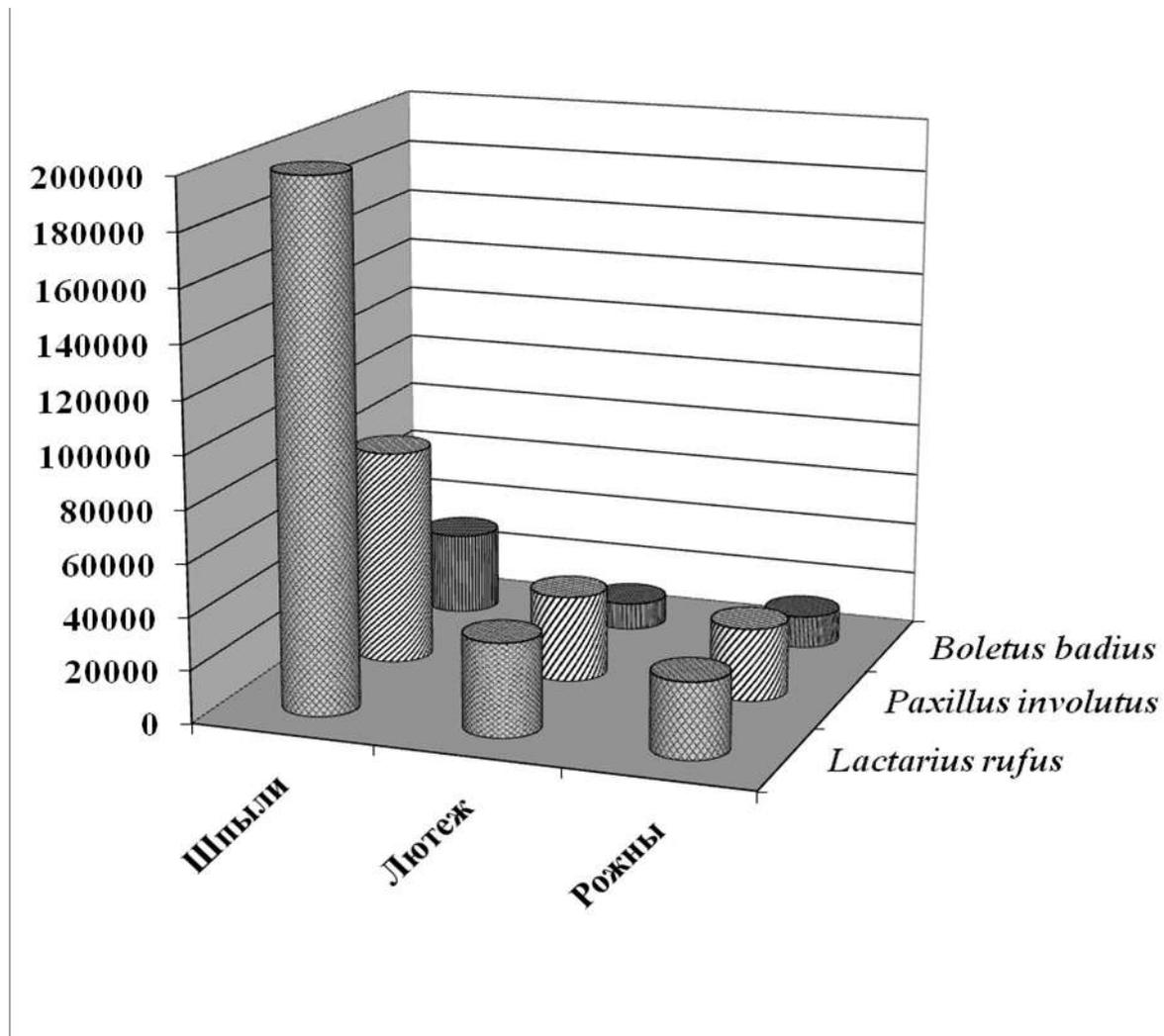
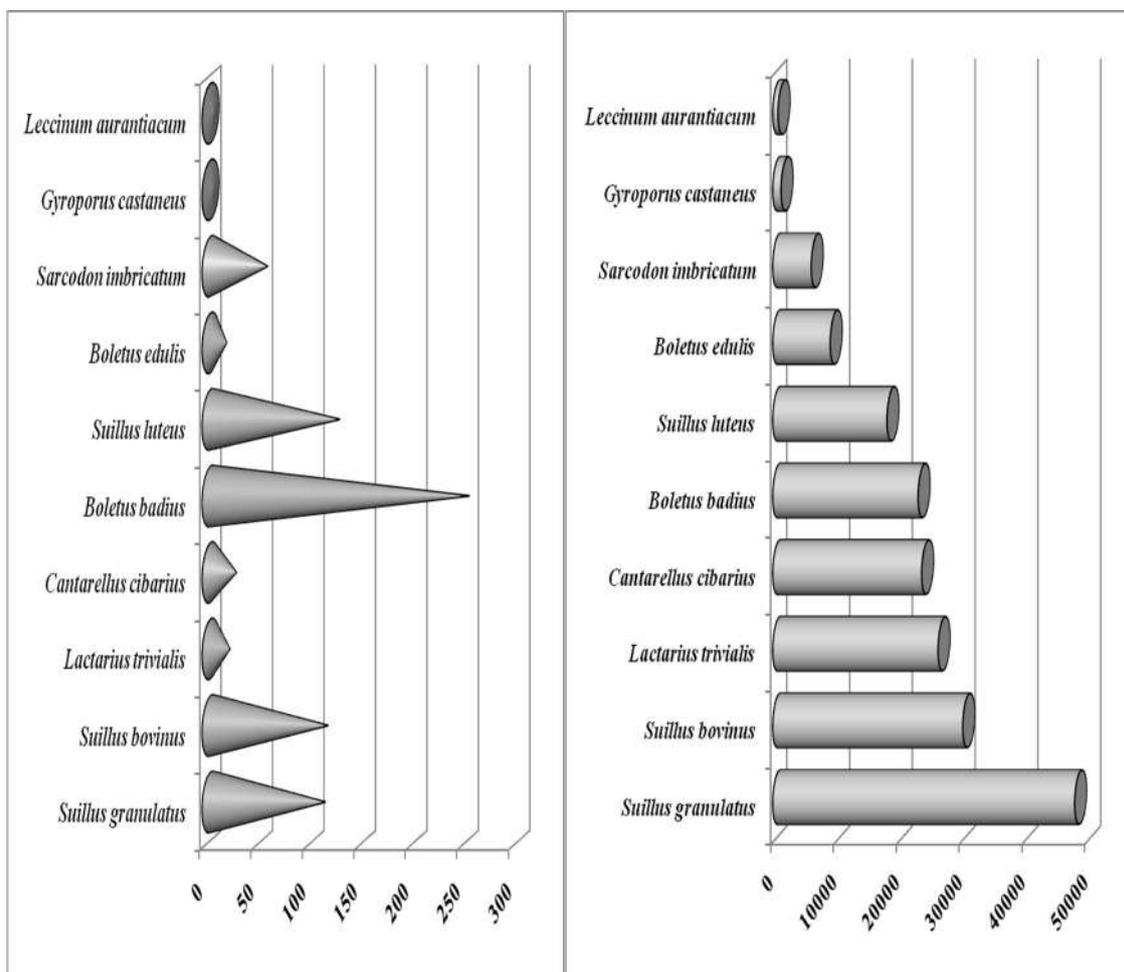


Рис. 12. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в основных индикаторных видах – *Lactarius rufus*, *Paxillus involutus* и *Boletus badius* в 2004 г. при разных уровнях поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs в селах Шпыли – 3, 85, Лютеж – 3, 0 и Рожны – 1,89 Ки/км² (соответственно 142,45, 111 и 69,93 кБк/км²)

Недостаточное количество осадков в летне-осенний период 2005 г. негативно отразилось на количестве и видовом разнообразии грибов, поэтому сбор образцов биоиндикаторных видов на полигонах был крайне затруднен. Максимальная активность ^{137}Cs в плодовых телах макромицетов была выявлена у *R. delica* – 78863 Бк/кг с.в. (Кн - 13, Tf – 554, с. Коленцы), *B. badius* – 60684 (Кн – 12,6, Tf – 426, южн. окр. г. Иванкова) и у *Cortinarius* sp. – 29579 (Кн – 318, Tf – 423). Падение уровней активности радиоцезия, наблюдаемое в 2005 г., было связано с малыми значениями влажности почв, и, вследствие этого, снижением перехода радиоцезия в плодовые тела.

В 2006 г. максимальная активность радиоцезия была выявлена у *L. trivialis* – 255074 Бк/кг с.в. (Кн – 33), *R. ochroleuca* – 115783 (Кн – 14,8), *R. aeruginea* – 99074 (Кн - 12,7), *B. badius* – 82957 Бк/кг с.в. – южн. окр. г. Иванкова, у *L. rufus* – 224854 (Кн – 21,9), *A. vaginata* – 136990 (Кн – 13,4), *P. involutus* – 91523 (Кн – 8,9) – с. Коленцы, у *L. helvus* – 152312 (Кн – 96,5) и *R. emetica* – 65993 (Кн – 41,8). В то же время самые высокие коэффициенты накопления отмечены для макромицетов Черемского природного заповедника (Волынская обл.): *B. badius* -252, *S. luteus* – 125, *S. bovinus* – 114, и *S. granulatus* – 112 (Рис. 13).

В ценных съедобных грибах сохранялось существенное превышение предельно допустимых уровней: у *S. variegatus* (в 32 раза), *B. badius* – в 21 раз, *B. edulis* в 4,4 раза (с. Коленцы), *B. badius* – в 33, *S. bovinus* – в 28 и *B. edulis* – в 6,2 раза (окр. г. Иванкова), *B. badius* – в 11, *S. luteus* – в 10,5 раз (с. Феневичи, Рис.14).



А

Б

Рис. 13. Коэффициенты накопления (А) и активность радиоцезия (Б) (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2006 г. (с. Маневичи, Черемский заповедник, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 1,01 Ки/км², или 37,37 кБк/км²)(Grodzinskaya et al., 2007)

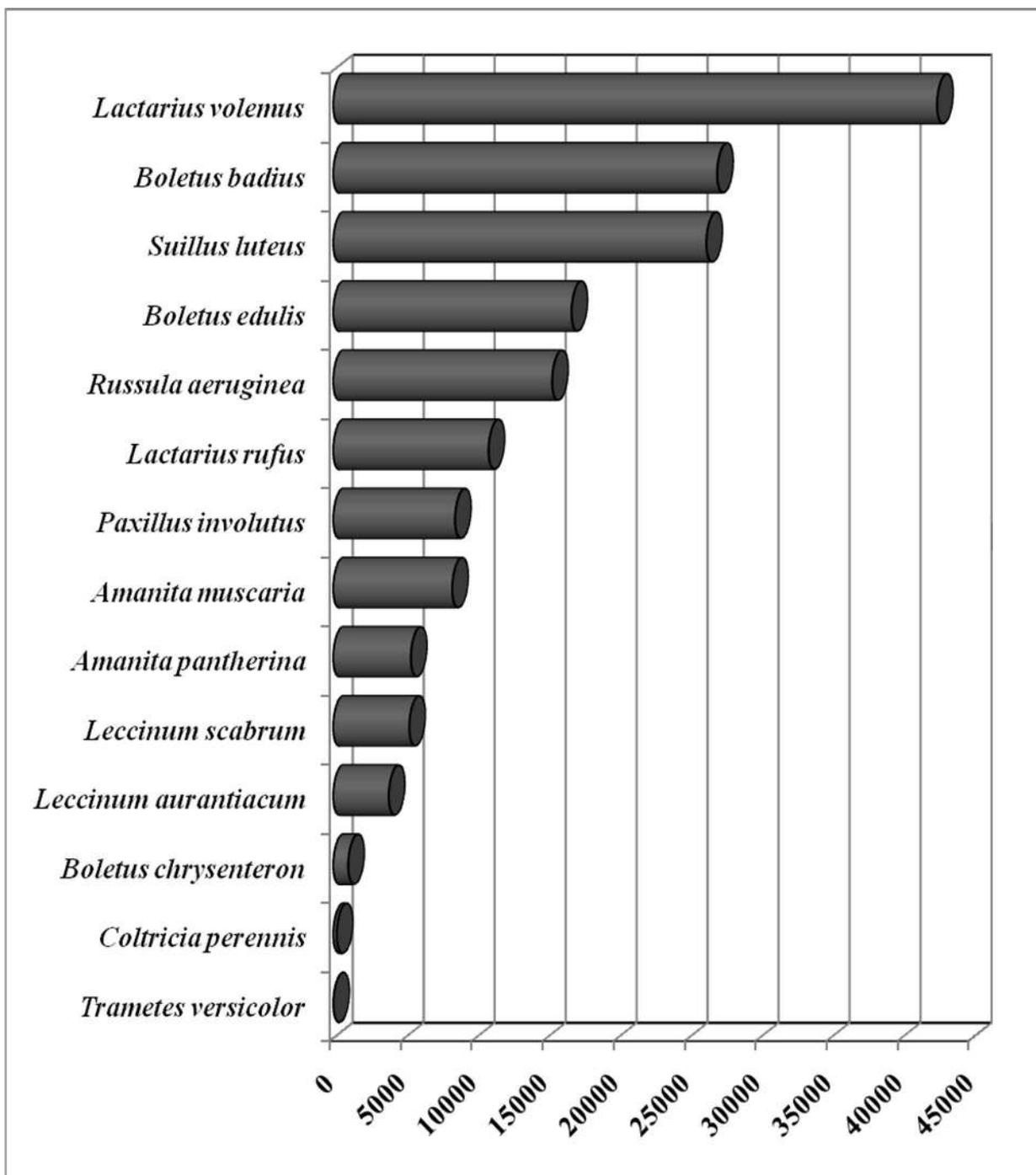


Рис. 14. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2006 г. (окр. с. Феневичи Иванковского р-на Киевской области, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 2,14 Ки/км² (79,18 кБк/м²))

В 2007 г. на полигонах максимальная активность ^{137}Cs наблюдалась у основных видов-индикаторов: *L. rufus* – 186607 Бк/кг с.в. (Кн – 30,3, Tf – 1310, с. Коленцы), *P. involutus* – 177170 (Кн – 42, Tf – 1244) и *L. rufus* – 121633 (Кн – 29, Tf – 854, южн. окр. г. Иванкова), *L. rufus* – до 152656 (Кн – 15, Tf – 1587) и *P. involutus* – 89169 (Кн – 9,0, Tf – 927, пгт Клавдиево-Тарасово), *P. involutus* – 174822 (Кн – 52,5, Tf – 1227), *L. rufus* – 93114 (Кн – 28, Tf – 654) и *B. badius* – 88573 Бк/кг с.в. (Кн – 27, Tf – 622, с. Шпыли) (Табл. 10). Типичное распределение активностей радиоцезия в плодовых телах макромицетов представлено на рис. 15.

Сохранение в течение последних лет высоких уровней накопления радиоцезия основными индикаторными видами говорит в пользу их биоиндикационного статуса. У образцов, не представленных в табл. 10, в частности из Черемского заповедника (средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 1,01 Ки/км², или 37,37 кБк/м²), максимальные уровни радиоцезия были обнаружены у микосимбиотрофов, представителей семейств *Russulaceae* – *L. volemus* – 107926 (Кн – 119,5, Tf – 2888) и *Boletaceae* – *T. felleus* – 33620 Бк/кг с.в. (Кн – 98, Tf – 900). Анализ образцов из Ровенской области (окр. г. Кузнецовска, вблизи РАЭС, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 1,05 Ки/км², или 39 кБк/м²) показал достаточно низкие уровни загрязнения микосимбиотрофных видов, представителей семейства *Boletaceae* – *B. edulis* – 296 (Кн – 2,19, Tf – 7,59) и *G. cyanescens* – 225 (Кн – 1,8, Tf – 5,77). По-прежнему сохраняется высокий уровень вариабельности активности радиоцезия в сборах макромицетов из одних и тех же местообитаний, межвидовые отличия и отличия между видами одного рода могли достигать 10^2 , активность радиоцезия в плодовых телах одного вида, собранных на одном участке ($\approx 25 \text{ м}^2$) могла отличаться в несколько раз.

Таблица 10. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах и почвах в 2007 г.

Вид, почва	^{137}Cs	Кн*	Tf**
Киевская область Бородянский район с. Блиставица, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 1,38 Ки/км² (51 кБк/м²)			
<i>Boletus chrysenteron</i>	6295	8,72	123,43
<i>Boletus luridus</i>	4785	6,63	93,82
<i>Macrolepiota procera</i>	194	0,27	3,8
почва	722		
пгт Клавдиево-Тарасово средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 2,6 Ки/км² (96,2 кБк/м²)			
<i>Boletus badius</i>	26967	76,83	280,32
<i>Clitocybe dealbata</i>	80864	230,38	840,58
<i>Lactarius rufus</i>	62470	177,98	649,38
<i>Scleroderma citrinum</i>	24428	69,6	253,93
почва	351		
<i>Boletus badius</i>	53002	15,71	550,96
<i>Clitocybe clavipes</i>	5450	1,62	56,65
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	22516	6,68	234,05
<i>Hypholoma capnoides</i>	13433	3,98	139,64
<i>Laccaria laccata</i>	4910	1,46	51,04
<i>Lactarius helvus</i>	25515	7,56	265,23
<i>Leccinum scabrum</i>	27042	8,02	281,1
<i>Paxillus involutus</i>	18345	5,44	190,7
почва	3373		
<i>Piptoporus betulinus</i>	589	0,11	6,12
<i>Tricholoma saponaceum</i>	6425	1,19	66,79

почва	5414		
<i>Amanita muscaria</i>	6348	0,64	65,99
<i>Boletus badius</i>	27497	2,77	285,83
<i>Boletus calopus</i>	5043	0,51	52,42
<i>Clitocybe infundibuliformis</i>	2761	0,28	28,7
<i>Clitocybe clavipes</i>	22606	2,27	234,99
<i>Hygrocybe conica</i>	43057	4,33	447,58
<i>Hypholoma fasciculare</i>	211	0,02	2,19
<i>Hypholoma sublateritium</i>	974	0,1	10,12
<i>Lactarius rufus</i>	55212	5,55	573,93
<i>Lactarius rufus</i>	152656	15,34	1586,86
<i>Lactarius turpis</i>	511	0,05	5,31
<i>Lactarius volemus</i>	1377	0,14	14,31
<i>Lycoperdon perlatum</i>	669	0,07	6,95
<i>Macrolepiota rhacodes</i>	293	0,03	3,05
<i>Paxillus involutus</i>	89163	8,96	926,85
<i>Russula ochroleuca</i>	12707	1,28	132,09
<i>Sparassis crispa</i>	6134	0,62	63,76
<i>Tricholoma pardalotum</i>	6717	0,67	69,82
почва	9952		
пгт Бабинцы средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs – 2,4 Ки/км² (88,8 кБк/м²)			
<i>Amanita rubescens</i>	8164	12,08	91,94
<i>Hypholoma fasciculare</i>	3739	5,53	42,11
<i>Hypholoma capnoides</i>	6437	9,52	72,49
<i>Hypholoma sublateritium</i>	6981	10,33	78,61
<i>Lactarius turpis</i>	2396	3,54	26,98
<i>Russula amethystina</i>	3402	5,03	38,31

<i>Russula paludosa</i>	1445	2,14	16,27
<i>Russula xerampelina</i>	4821	7,13	54,29
почва	676		
с. Здвижевка			
средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs –			
1,12 Ки/км² (44 кБк/м²)			
<i>Amanita citrina</i>	399	1,86	9,07
<i>Amanita muscaria</i>	466	2,17	10,59
<i>Boletus versicolor</i>	3920	18,23	89,09
<i>Clitocybe inversa</i>	328	1,53	7,45
<i>Clitocybe nebularis</i>	283	1,32	6,43
<i>Entoloma clypeatum</i>	784	3,65	17,82
<i>Lactarius torminosus</i>	4383	20,39	99,61
<i>Lactarius turpis</i>	969	4,51	22,02
<i>Paxillus involutus</i>	1713	7,97	38,93
<i>Russula amethystina</i>	9902	46,06	225,05
<i>Russula ochroleuca</i>	236	1,1	5,36
<i>Suillus luteus</i>	3558	16,55	80,86
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	2495	11,6	56,7
почва	215		
<i>Amanita muscaria</i>	668	0,38	15,18
<i>Cantarellus cibarius</i>	348	0,2	7,91
<i>Clitocybe nebularis</i>	379	0,21	8,61
<i>Coltricia perennis</i>	140	0,08	3,18
<i>Cortinarius praestans</i>	811	0,46	18,43
<i>Entoloma clypeatum</i>	616	0,35	14,0
<i>Hypholoma sublateritium</i>	3731	2,11	84,8
<i>Kuehneromyces mutabilis</i>	235	0,13	5,34

<i>Laccaria laccata</i>	357	0,2	8,11
<i>Paxillus involutus</i>	1107	0,63	25,16
<i>Pluteus cervinus</i>	8330	4,71	189,32
<i>Russula cyanoxantha</i>	766	0,43	17,41
почва	1768		
с. Лубянка средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 1,38 Ки/км ² (51 кБк/м ²)			
<i>Amanita citrina</i>	615	1,15	12,06
<i>Amanita rubescens</i>	6692	12,56	131,22
<i>Hypholoma fasciculare</i>	9823	18,43	192,61
<i>Hypholoma sublateritium</i>	3194	5,99	62,63
почва	533		
с. Пилиповичи средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 1,43 Ки/км ² (53 кБк/м ²)			
<i>Agaricus sp.</i>	565	9,74	10,66
<i>Coprinus micaceus</i>	80	1,38	1,51
<i>Lactarius helvus</i>	2134	36,79	40,26
<i>Leccinum scabrum</i>	1174	20,24	20,24
<i>Piptoporus betulinus</i>	148	2,55	2,79
<i>Russula ochroleuca</i>	562	9,69	10,6
<i>Scleroderma citrinum</i>	281	4,84	5,3
<i>Suillus grevillei</i>	1677	28,91	31,64
<i>Trametes versicolor</i>	60	1,03	1,13
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	124	4,96	2,34
почва	58		
Иванковский район, окр. г. Иванкова средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 3,85 Ки/км ² (142,45 кБк/м ²)			
<i>Hypholoma fasciculare</i>	11301	2,70	79,33
<i>Lactarius rufus</i>	121633	29,1	853,86

<i>Paxillus involutus</i>	177170	42,39	1243,73
<i>Russula decolorans</i>	52457	12,55	368,25
<i>Russula ochroleuca</i>	24748	5,92	173,73
<i>Russula xerampelina</i>	11932	2,85	83,76
почва	4180		
с. Феневици средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 2,14 Ки/км ² (79,18 кБк/м ²)			
<i>Amanita muscaria</i>	853	0,83	10,77
<i>Lactarius turpis</i>	13381	13,08	168,99
<i>Russula foetens</i>	950	0,93	12,0
почва	1023		
с. Коленцы средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 3,85 Ки/км ² (142,45 кБк/м ²)			
<i>Amanita citrina</i>	31191	5,06	218,96
<i>Amanita muscaria</i>	6523	1,06	45,79
<i>Lactarius rufus</i>	186607	30,27	1309,98
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	6146	1,0	43,14
почва	6165		
с. Шпыли средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 3,85 Ки/км ² (142,45 кБк/м ²)			
<i>Amanita citrina</i>	23502	7,06	164,98
<i>Boletus badius</i>	88573	26,61	621,78
<i>Lactarius rufus</i>	93114	27,98	653,66
<i>Paxillus involutus</i>	174822	52,53	1227,25
<i>Russula decolorans</i>	48992	14,72	343,92
почва	3328		
Вышгородский район, с. Абрамовка средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 1,32 Ки/км ² (49 кБк/м ²)			
<i>Armillariella mellea</i>	377	0,40	7,69

<i>Boletus badius</i>	9060	9,7	184,9
<i>Paxillus involutus</i>	71086	76,11	1450,73
<i>Paxillus involutus</i>	16275	17,43	332,14
почва	934		
<i>Amanita muscaria</i>	9486	7,94	193,59
<i>Boletus badius</i>	19843	16,62	404,96
<i>Hypholoma fasciculare</i>	569	0,48	11,61
<i>Lactarius rufus</i>	38858	32,54	793,02
<i>Paxillus involutus</i>	41419	34,69	845,29
<i>Piptoporus betulinus</i>	521	0,44	10,63
<i>Russula ochroleuca</i>	8856	7,42	180,73
почва	1194		
пгт Дымер средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 1,24 Ки/км ² (46 кБк/м ²)			
<i>Clitocybe nebularis</i>	774	0,64	16,83
<i>Macrolepiota rhacodes</i>	41214	33,95	895,96
<i>Paxillus involutus</i>	55151	45,43	1198,93
почва	1214		
с. Катюжанка средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 1,32 Ки/км ² (49 кБк/м ²)			
<i>Boletus chrysenteron</i>	8819	5,19	179,98
<i>Leccinum scabrum</i>	6615	3,89	135,0
<i>Paxillus involutus</i>	9658	5,68	197,1
<i>Russula ochroleuca</i>	5082	2,99	103,71
почва	1699		
Житомирская область Лугинский район, окр. пгт Лугины средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 3,35 Ки/км ² (124 кБк/м ²)			
<i>Amanita rubescens</i>	2078	0,68	16,76

<i>Boletus edulis</i>	11974	3,93	96,56
<i>Lactarius turpis</i>	11282	3,71	90,98
<i>Leccinum aurantiacum</i>	2187	0,72	17,63
<i>Leccinum scabrum</i>	3070	1,01	24,76
<i>Russula fragilis</i>	99674	32,73	803,82
<i>Suillus bovinus</i>	23270	7,64	187,66
<i>Suillus granulatus</i>	35985	11,82	290,2
почва	3045		

В 2008 г. наблюдалось некоторое снижение средней активности ^{137}Cs в макромицетах (табл. 11, рис. 16-18). Максимальная активность радиоцезия наблюдалась у видов, собранных на полигонах в окрестностях г. Иванкова Киевской области: *P. cervinus* -631756 (Кн - 110, Tf - 4435), основных индикаторных видах - *P. involutus* - 210188, *L. rufus* - до 122301 и *B. badius* - 91189 Бк/кг с.в., а также у *Cortinarius albobolaceus* - 145127 (Кн - 239, Tf - 1833, с. Феневичи). Максимальные коэффициенты накопления и перехода отмечены, кроме вышеуказанных видов, также у *B. badius* - Кн - 113 и Tf - 266, *L. rufus* - соответственно - 107 и 251, *P. involutus* - 108 и 253 (с. Коленцы), у *B. badius* - Кн - 45 и Tf - 197, *H. aurantiaca* - соответственно - 60 и 405, *Cortinarius trivialis* - 35 и 155 (с. Феневичи), *C. trivialis* - 91 и 525 (с. Лошакова Гута Черниговской обл.).

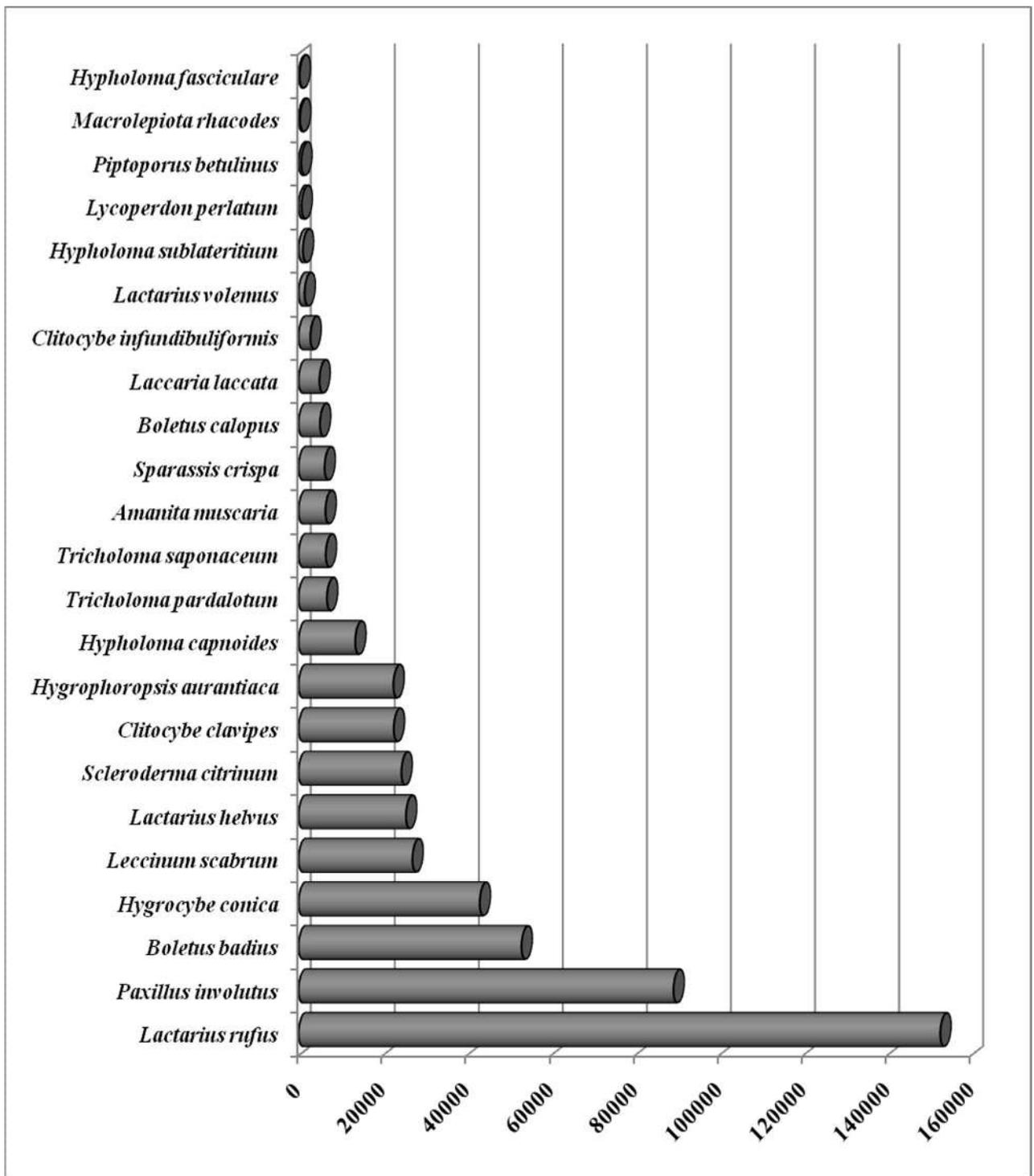


Рис. 15. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2007 г. (окр. пгт Клавдиево-Тарасово Бородянского р-на Киевской обл., средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 96,2 кБк/м²)

Таблица 11. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах и почвах в 2008 г.

Вид, почва	^{137}Cs	K_H	Tf
Киевская область Бородянский район с. Микуличи средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 2,11 Ки/км²(78 кБк/м²)			
<i>Amanita muscaria</i>	859	2,34	11,01
почва	367		
<i>Hypholoma capnoides</i>	138	0,65	1,77
почва	213		
<i>Hypholoma fasciculare</i>	525	8,19	6,73
почва	641		
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	287	0,22	3,68
почва	1328		
Иванковский район Окр. г. Иванкова, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 3,85 Ки/км² (142,45 кБк/м²)			
<i>Armillariella mellea</i>	13421	2,34	94,22
<i>Amanita citrina</i>	49297	8,6	346,07
<i>Boletus badius</i>	91189	15,91	640,15
<i>Boletus edulis</i>	5630	0,98	39,52
<i>Lactarius rufus</i>	47404	8,27	332,78
<i>Lactarius rufus</i>	122301	21,33	858,55
<i>Paxillus involutus</i>	77839	13,58	546,43
<i>Paxillus involutus</i>	210188	36,66	1475,5

<i>Pluteus cervinus</i>	631756	110,2	4434,93
<i>Russula xerampelina</i>	64397	11,23	452,07
<i>Suillus luteus</i>	38559	6,73	270,68
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	5017	0,88	35,22
почва	5733		
<i>Lactarius rufus</i>	6880	1,73	46,89
почва	3984		
<p>с. Феневичи средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 2,14 Ки/км² (79,18 кБк/м²)</p>			
<i>Boletus badius</i>	15612	44,73	197,17
<i>Cortinarius trivialis</i>	12301	35,25	155,35
<i>Lactarius rufus</i>	7210	20,66	91,06
<i>Lactarius turpis</i>	1059	3,03	13,37
<i>Paxillus involutus</i>	1826	5,23	23,06
почва	349		
<i>Amanita citrina</i>	3793	3,63	47,9
<i>Amanita muscaria</i>	3200	3,06	40,41
<i>Boletus badius</i>	2896	2,77	36,57
<i>Clitocybe dealbata</i>	986	0,94	12,45
<i>Lactarius rufus</i>	11146	10,66	140,77
<i>Lactarius turpis</i>	1606	1,54	20,28
<i>Lactarius volemus</i>	8143	7,78	102,84
<i>Paxillus involutus</i>	2339	2,24	25,54
<i>Piptoporus betulinus</i>	173	0,17	2,18
<i>Russula cyanoxantha</i>	1923	1,84	24,29
<i>Russula queletii</i>	2838	2,71	35,84
<i>Tricholoma vaccinum</i>	9089	8,69	114,79

почва	1046		
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	1415	5,66	17,87
субстрат	250		
<i>Amanita muscaria</i>	1677	3,13	21,18
<i>Cortinarius collinitus</i>	25742	48,12	325,12
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	32064	59,93	404,95
<i>Piptoporus betulinus</i>	834	1,56	10,53
<i>Tricholoma portenosum</i>	13537	25,3	170,96
почва	535		
<i>Amanita citrina</i>	16704	27,52	210,96
<i>Clitocybe clavipes</i>	27050	44,56	341,63
<i>Cortinarius alboviolaceus</i>	145127	239,09	1832,87
<i>Russula vesca</i>	24796	40,85	313,16
почва	607		
с. Шпыли средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 3,85 Ки/км² (142,45 кБк/м²)			
<i>Amanita muscaria</i>	6780	2,27	47,6
<i>Boletus badius</i>	17500	5,85	122,85
<i>Lactarius rufus</i>	12140	4,06	85,22
почва	2989		
с. Коленцы средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 3,85 Ки/км² (142,45 кБк/м²)			
<i>Amanita rubescens</i>	2835	8,5	19,90
<i>Boletus badius</i>	37873	113,4	265,87
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	3693	11,1	25,92

<i>Hypholoma sublateritium</i>	4500	13,5	31,59
<i>Kuehneromyces mutabilis</i>	3949	11,82	27,72
<i>Lactarius rufus</i>	35762	107,1	251,05
<i>Paxillus involutus</i>	36005	107,8	252,76
<i>Russula xerampelina</i>	30221	90,5	212,15
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	1541	4,6	10,82
почва	334		
<i>Boletus badius</i>	6175	6,2	43,35
почва	996		
Вышгородский район Окр. г. Дымера средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 1,24 Ки/км²(46 кБк/м²)			
<i>Armillariella mellea</i>	391	0,45	8,5
<i>Boletus edulis</i>	2291	2,66	49,8
<i>Boletus chrysenteron</i>	1061	1,23	23,07
почва	860		
<i>Amanita citrina</i>	222	0,21	4,83
<i>Amanita muscaria</i>	2269	2,19	49,33
<i>Armillariella mellea</i>	665	0,64	14,46
<i>Clitocybe nebularis</i>	174	0,17	3,78
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	1676	1,62	36,43
<i>Lentinus lepideus</i>	1182	1,14	25,7
<i>Paxillus involutus</i>	13730	13,25	298,48
<i>Piptoporus betulinus</i>	1206	1,16	26,22
<i>Suillus granulatus</i>	1748	1,7	38,0
почва	1036		
<i>Amanitopsis fulva</i>	153	0,09	3,33

<i>Boletus badius</i>	2242	1,37	48,74
<i>Boletus badius</i>	1540	0,94	33,48
<i>Clitocybe dealbata</i>	239	0,15	5,2
<i>Clitocybe nebularis</i>	4588	2,8	99,74
<i>Hypholoma fasciculare</i>	764	0,47	16,61
<i>Stropharia aeruginosa</i>	420	0,26	9,13
почва	1638		
с. Лютеж средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 3,0 Ки/км ² (111 Ки/км ²)			
<i>Boletus badius</i>	6890	7,14	62,07
<i>Macrolepiota procera</i>	НПИ		
почва	965		
с. Сухолучье средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷ Cs – 2,62 Ки/км ² (97 кБк/м ²)			
<i>Amanita muscaria</i>	1758	1,66	18,12
<i>Boletus badius</i>	25774	24,3	265,71
<i>Boletus edulis</i>	2584	2,4	26,64
<i>Cortinarius trivialis</i>	10102	9,5	104,14
<i>Laccaria laccata</i>	789	0,7	8,13
<i>Lactarius rufus</i>	59193	55,8	610,24
<i>Paxillus involutus</i>	44154	41,7	455,2
<i>Russula aeruginea</i>	746	0,7	7,69
<i>Russula xerampelina</i>	15264	14,4	157,36
<i>Tricholoma flavovirens</i>	46309	43,7	477,41
<i>Tricholoma portentosum</i>	3007	2,8	31,0
<i>Sarcodon imbricatum</i>	36865	34,8	380,05
почва	1060		

<p align="center">Черкасская область Каневский район с. Прохоровка, средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 2,73 Ки/км² (101 кБк/м²)</p>			
<i>Boletus edulis</i>	6386	2,77	63,23
почва	2307		
<i>Paxillus involutus</i>	20744	10,2	205,39
почва	2033		
<i>Suillus luteus</i>	17268	11,61	170,97
почва	1487		
<i>Boletus badius</i>	5299	1,96	52,47
почва	2697		
<p align="center">Черниговская область с. Лошакова Гута средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 1,3 Ки/км² (48 кБк/м²)</p>			
<i>Cortinarius trivialis</i>	25221	91,05	525,44
<i>Leccinum scabrum</i>	6523	23,55	135,9
почва	277		
<i>Boletus badius</i>	9973	74,98	207,77
<i>Marasmius oreades</i>	2883	21,68	60,06
<i>Russula vesca</i>	3347	25,17	69,73
<i>Russula violeipes</i>	1257	9,45	26,19
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	276	2,08	5,75
почва	133		

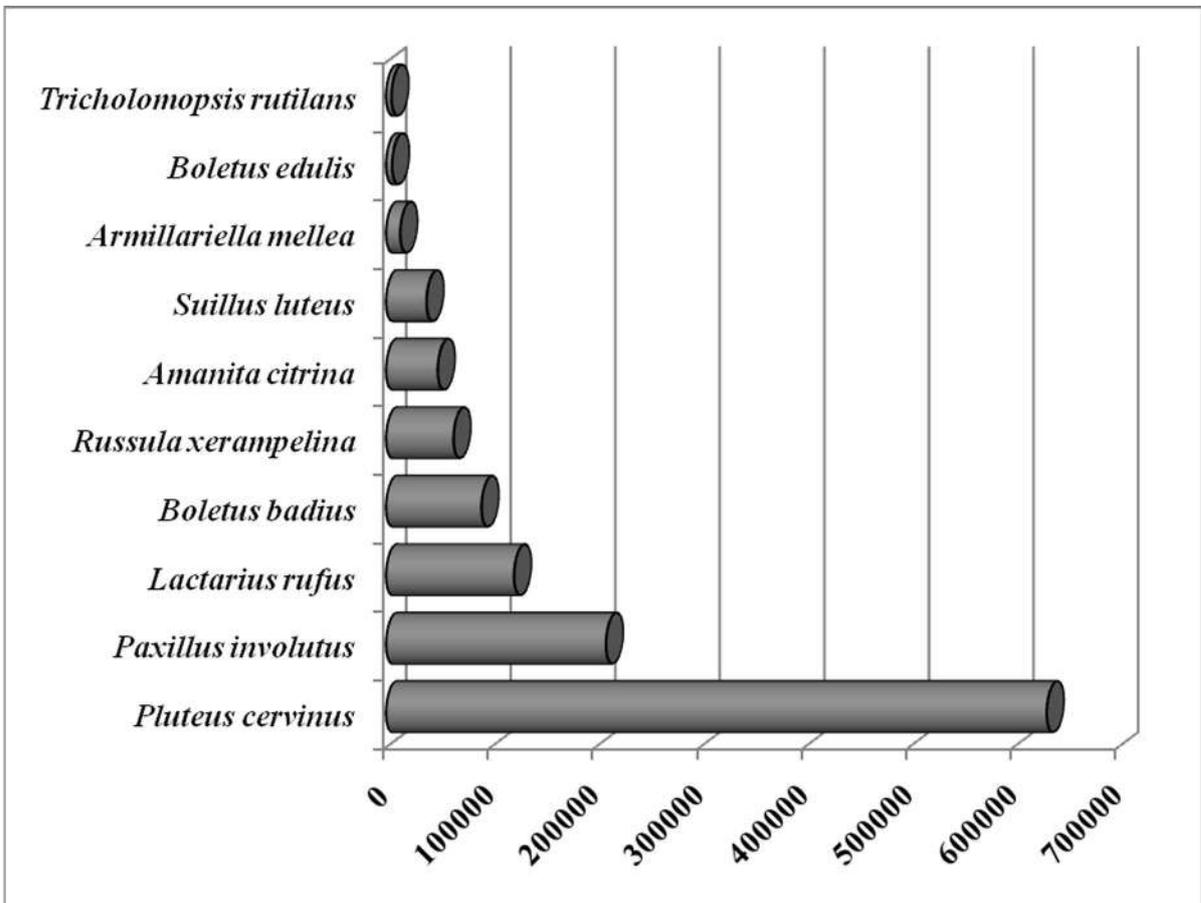


Рис. 16. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2008 г. (южн. окр. г. Иванкова Киевской обл., средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 142,457 кБк/м²)

Следует отметить, что в некоторых случаях у лигнотрофных видов, в частности представителей рода *Hypholoma* и *T. rutilans*, чаще (по сравнению с предыдущим периодом), стали фиксироваться повышенные уровни радиоцезия. Чтобы выяснить, связано ли это явление с увеличением уровней загрязнения древесных субстратов, или с какими-либо другими причинами, необходимы дальнейшие исследования. Межвидовые различия в уровнях накопления радиоцезия по-прежнему достигали 10^2 и до десяти раз - у видов одного рода. Образцы одного вида из одного местообитания отличались по активности радиоцезия в 2,6 и 2,7 раза.

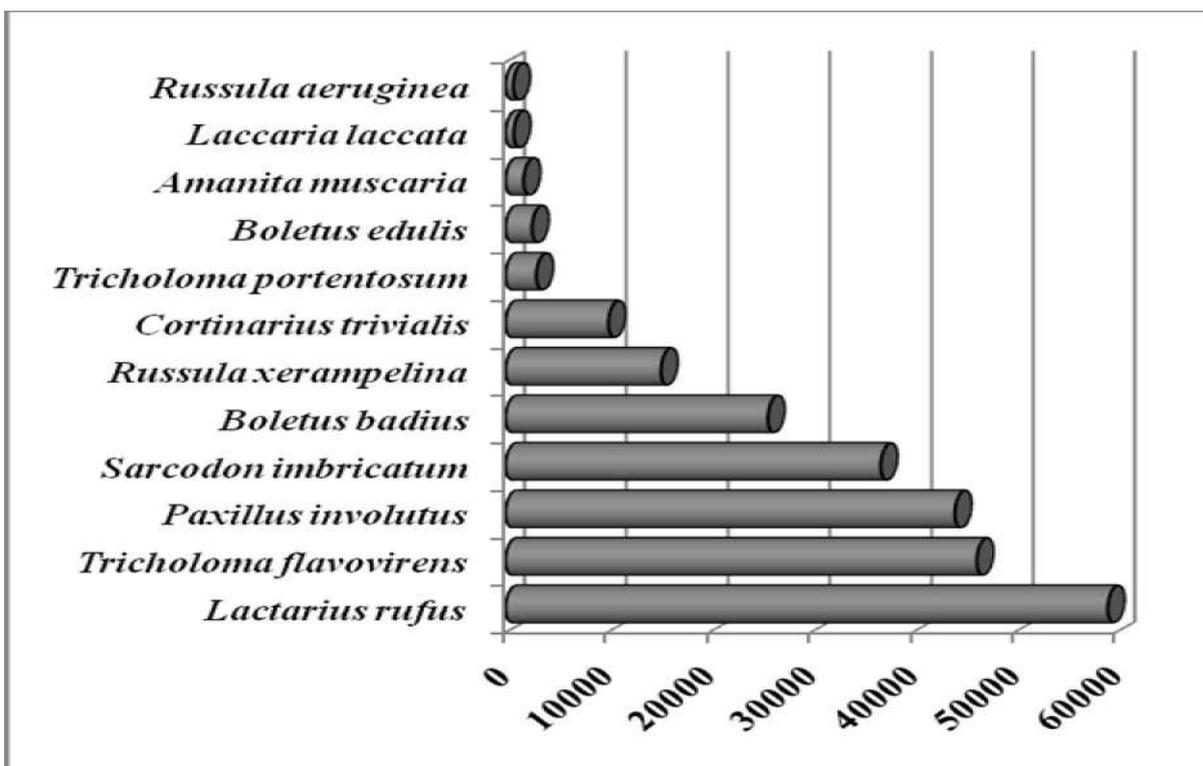


Рис. 17. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2008 г. (окр. с. Сухолучье Вышгородского р-на Киевской обл., средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 97 кБк/м²)

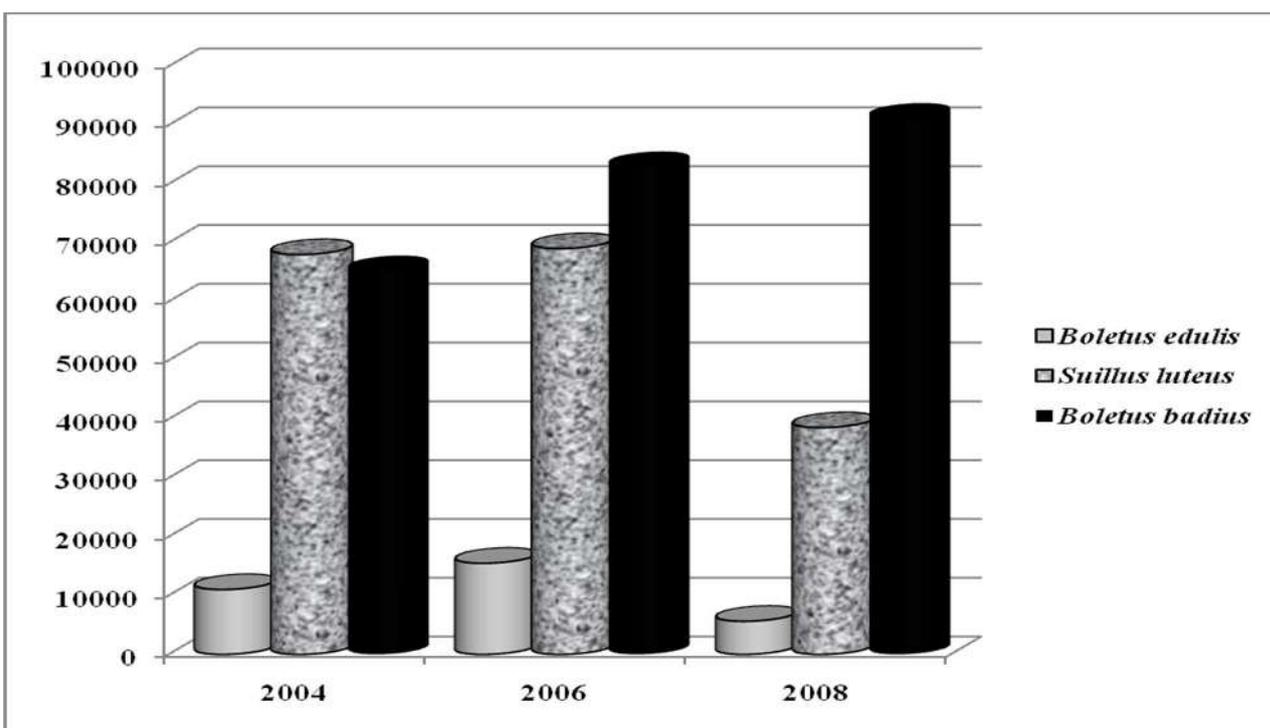


Рис. 18. Динамика активности ^{137}Cs в ценных съедобных видах макромицетов при среднем уровне поверхностного загрязнения почв радиоцезием - 3,85 Ки/км² (окр. г. Иванкова Киевской обл.)

Активность радиоцезия в образцах ценных съедобных видов болетальных грибов за пятилетний период (2004-2008 гг.) на полигоне в окр. г. Иванкова оставалась на высоком уровне, многократно превышая ПДУ, принятые в Украине (Рис.18).

Анализ динамики накопления радиоцезия основным индикаторным видом *L. rufus* в течение 2000-2008 гг. (Рис. 19), свидетельствует о значительной вариабельности значений активности и отсутствии четкого снижения уровней накопления в течение данного периода. Подобное заключение можно сделать и для другого основного биоиндикатора – *P. involutus*, в данном случае лишь для одного полигона (вблизи с. Феневичи) было отмечено явное снижение уровня накопления радиоцезия к 2007 г. (Рис. 20).

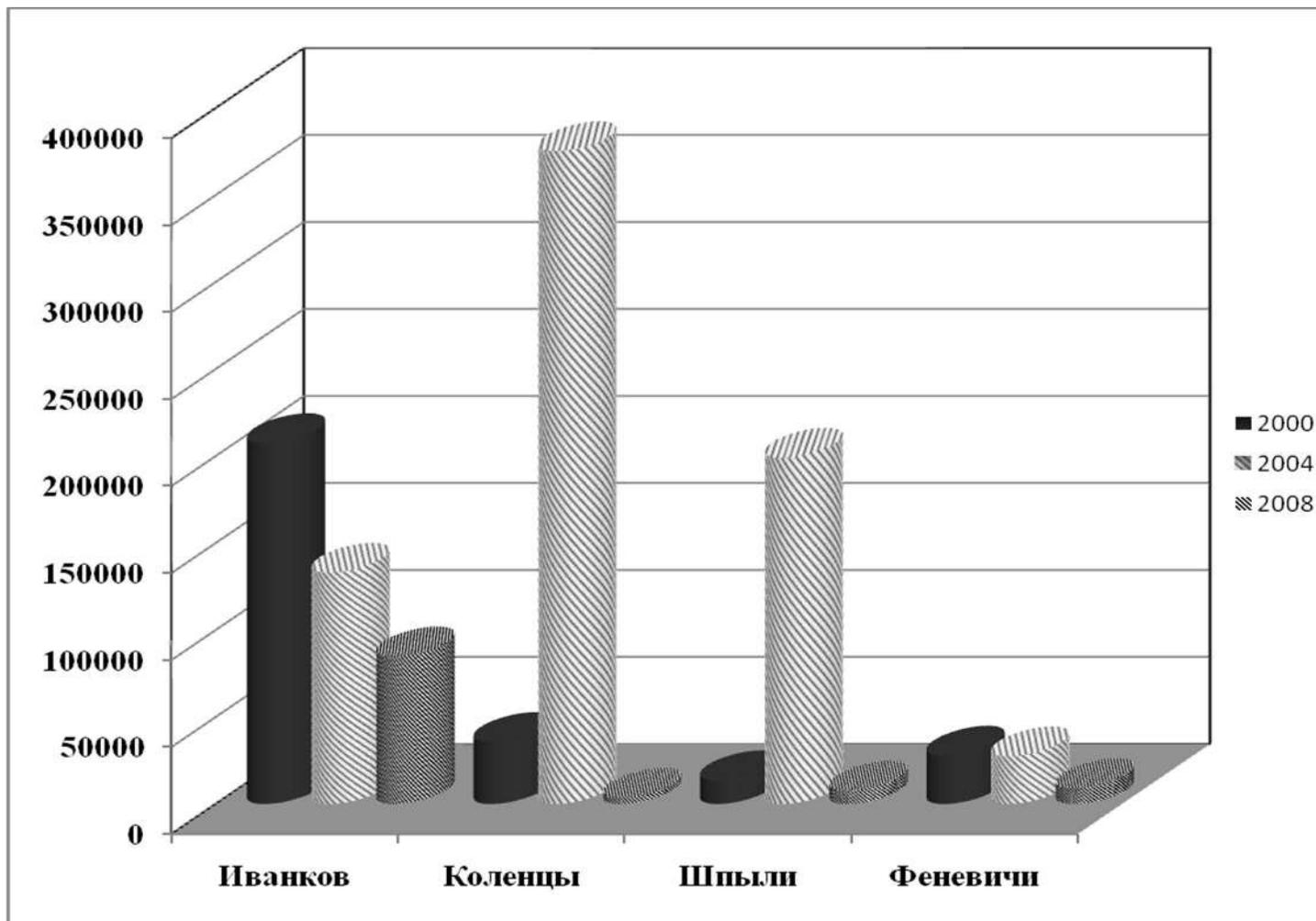


Рис. 19. Активность ^{137}Cs (Бк/кг с.в.) в плодовых телах биоиндикаторного вида *Lactarius rufus* в 2000-2008 гг. при средних уровнях поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs до 5 Ки/км² (окр. г. Иванкова, сел Коленцы, Шпыли – 3,85 Ки/км² (142,45 кБк/м²) и Феневици – 2,14 Ки/км² (79,18 кБк/м²))

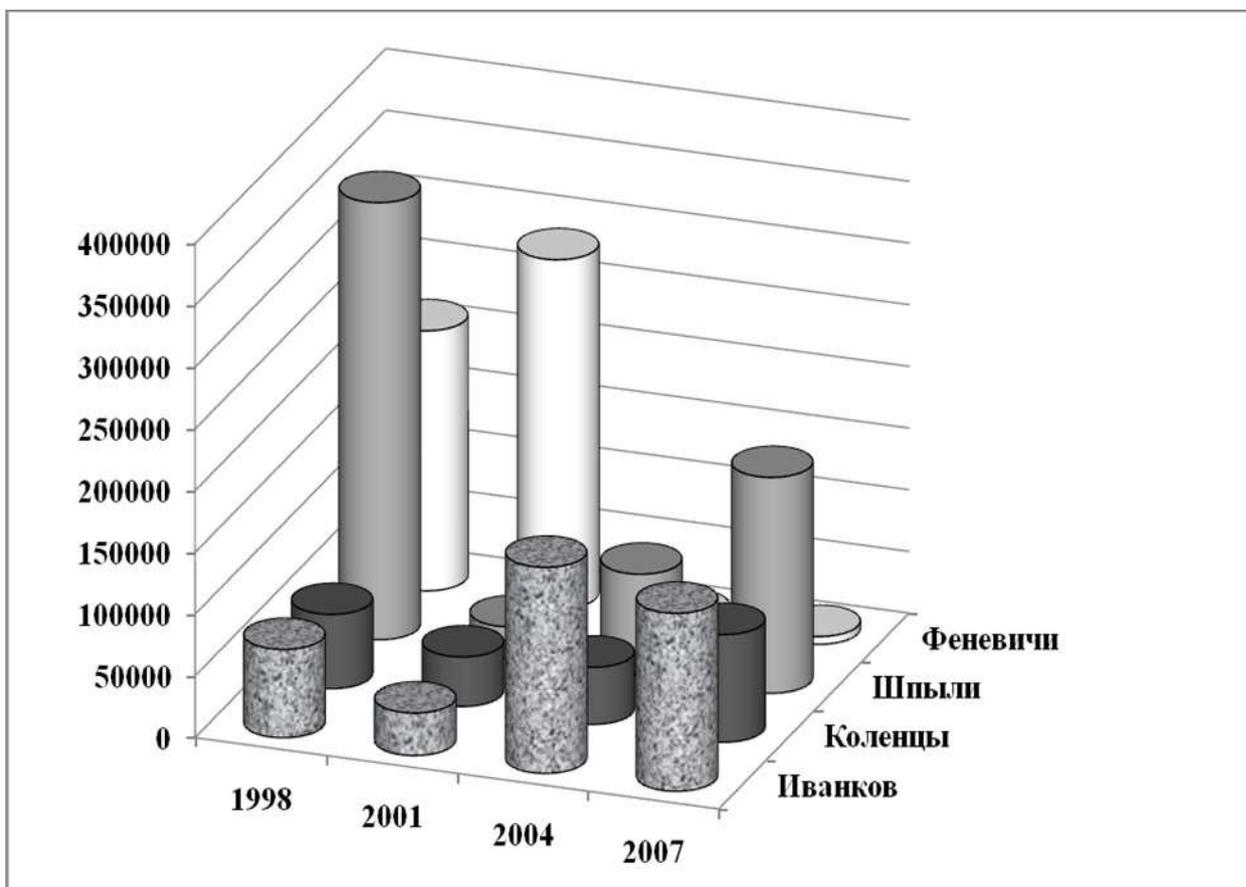


Рис. 20. Активность ^{137}Cs (Бк/кг с.в.) в плодовых телах индикаторного вида *Paxillus involutus* при средних уровнях поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs до 5 Ки/км^2 (окрестности г. Иванкова, сел Коленцы, Шпыли – $3,85 \text{ Ки/км}^2$ ($142,45 \text{ кБк/м}^2$) и Феневици – $2,14 \text{ Ки/км}^2$ ($79,18 \text{ кБк/м}^2$)).

Анализ динамики накопления радиоцезия некоторыми микосимбиотрофными видами на полигоне вблизи с. Коленцы в течение 2003-2008 гг. (Рис. 21) и основным биоиндикатором *B. badius* на трех полигонах в течение 1998-2008 гг. (окр. г. Иванкова, сел Шпыли и Лютеж, Рис. 22) позволяет сделать вывод о том, что аккумуляция радиоцезия происходит по типу затухающего колебательного процесса с пиками во влажные годы и минимальными значениями в засушливые годы.

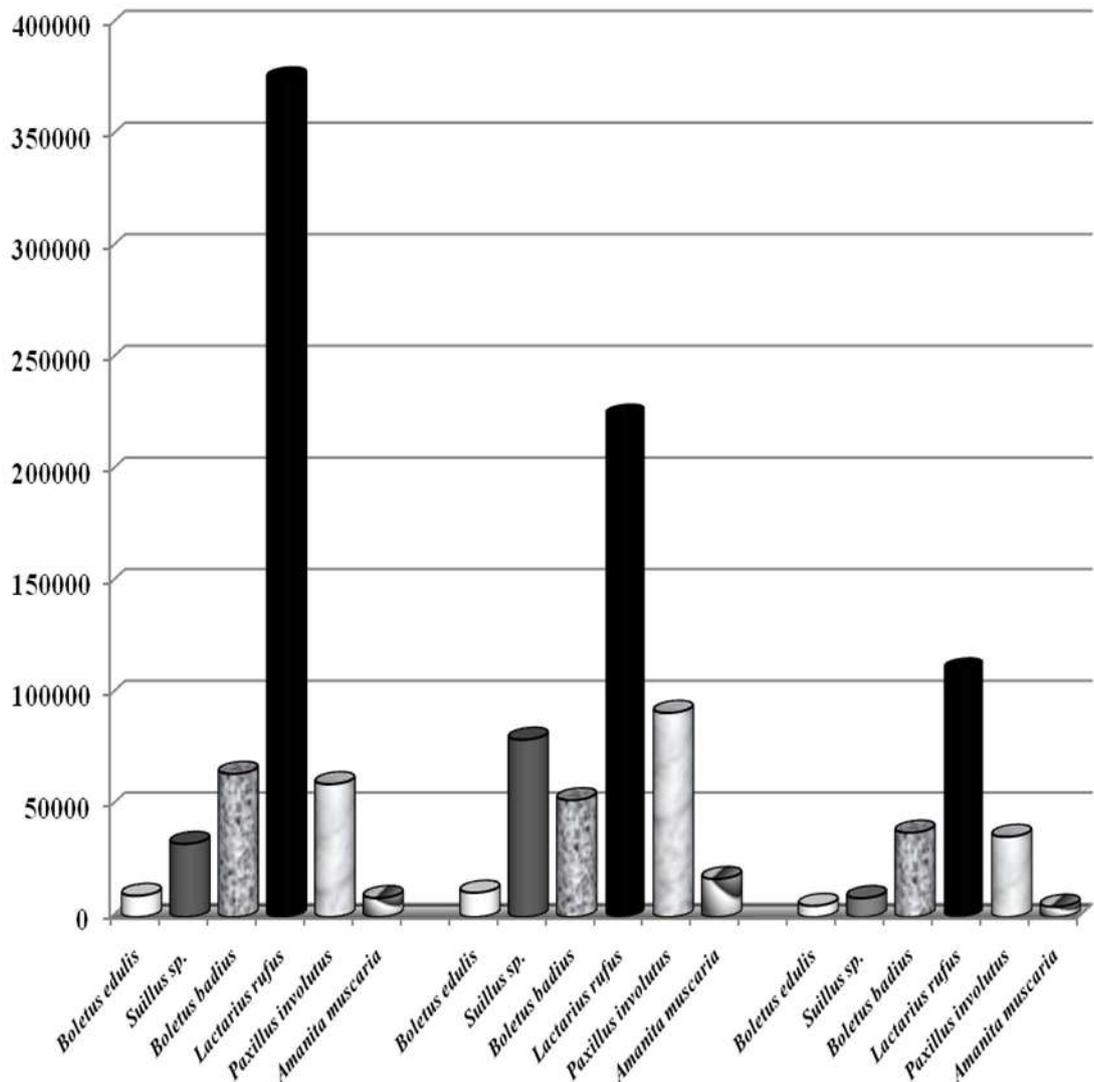


Рис. 21. Динамика активности радиоцезия в микосимбиотрофных макромицетах при среднем уровне поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 142,45 кБк/м² (с. Коленцы, А- 2003-2004, Б – 2005-2006, В- 2007-2008 г.)

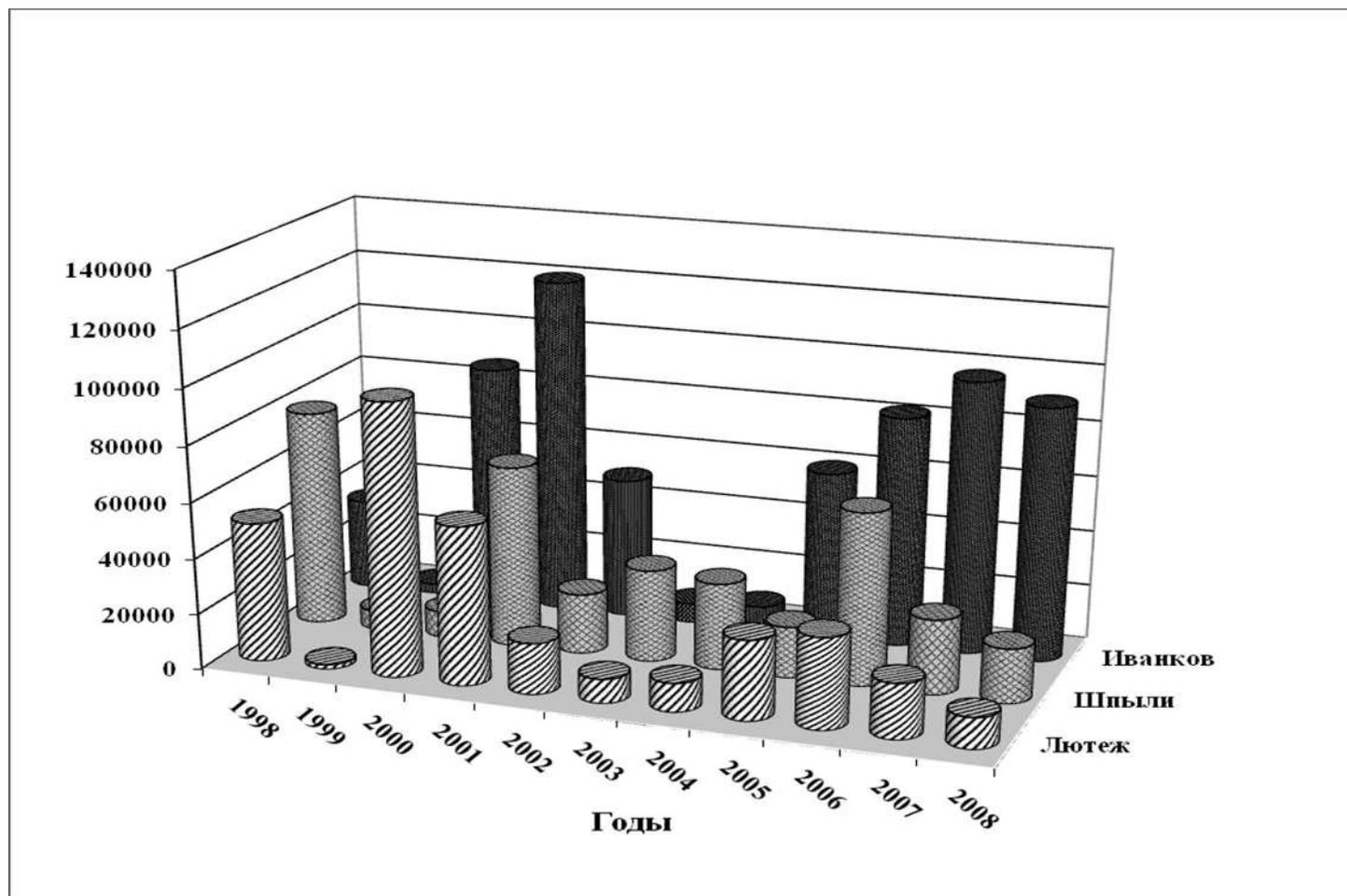


Рис. 22. Динамика активности ^{137}Cs в плодовых телах *Boletus badius* из местообитаний со средним уровнем поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs до 5 Ки/км^2 [(окр. г. Иванкова и сел Шпыли – $3,85 \text{ Ки/км}^2$ ($142,45 \text{ кБк/м}^2$), Лютеж – 3 Ки/км^2 (111 кБк/м^2)].

Таким образом, для самой многочисленной группы образцов, собранной в пунктах с уровнем поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs 1–5 Ки/км² (зона усиленного радиационного контроля) характерно сохранение достаточно высоких активностей радиоцезия в течение всего периода исследований. В настоящее время более 1,5 млн жителей Украины проживают при таком уровне загрязнения (Двадцять п'ять років ..., 2011), а сбор и употребление дикорастущих грибов на данной территории осуществляется практически бесконтрольно. В настоящее время главную опасность для здоровья населения представляет внутреннее облучение, обусловленное употреблением загрязненных продуктов питания, а именно дикорастущих грибов и ягод, традиционно составляющих весомую часть рациона жителей Полесья. Именно в результате их употребления доза внутреннего облучения может достигать 80% (Ипатьев и др., 1999). Единственной разумной альтернативой создавшейся ситуации является расширение ассортимента и увеличение объемов культивирования ценных съедобных и лекарственных видов грибов на предварительно проверенных субстратах.

III. Активность радиоцезия в макромицетах при средних уровнях поверхностного загрязнения почв - $^{137}\text{Cs} < 1$ Ки/км² (< 37 кБк/м²).

Радиологический анализ образцов макромицетов и почв из мест их произрастания, собранных в течение 1990-2008 гг. в сравнительно «чистых» регионах, также показал повышенные уровни накопления радиоцезия плодовыми телами микосимбиотрофных видов (Табл. 12).

Таблица 12. Активность радиоцезия в макромицетах и почвах (Бк/кг с.в.) в 1991 г.

Вид, почва	^{134}Cs	^{137}Cs	Кн	$^{137}\text{Cs}/^{134}\text{Cs}$	^{40}K	Кн	$^{134+137}\text{Cs}/^{40}\text{K}$
Полтавская область Шишацкий район с. Яреньки средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 0,05 Ки/км² (1,85 кБк/м²)							
<i>Macrolepiota procera</i>	НПИ	21	0,21	-	1580	8,4	0,013
<i>Suillus luteus</i>	122	881	8,99	7,22	1226	6,52	0,818
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	27	146	1,49	5,41	1093	5,81	0,158
почва	16	98		6,13	188		0,606
с. Кованьковка средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 0,05 Ки/км² (1,85 кБк/м²)							
<i>Boletus badius</i>	34	311	3,79	9,15	1448	4,6	0,238
<i>Macrolepiota procera</i>	НПИ	16	0,2	-	1226	3,89	0,013
<i>Marasmius oreades</i>	НПИ	12	0,15	-	2122	6,74	0,006
<i>Suillus luteus</i>	61	764	9,32	12,54	1302	4,13	0,634

<i>Tricholomopsis rutilans</i>	27	203	2,48	7,52	1105	3,51	0,208
почва	НПИ	82		-	315		0,26
Кременчугский район окр. г. Кременчуг средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 0,1 Ки/км²(3,7 кБк/м²)							
<i>Macrolepiota rhacodes</i>	5	20	0,74	4,0	1262	3,23	0,02
<i>Suillus luteus</i>	355	1450	53,7	4,08	1167	2,98	1,547
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	6	29	1,07	4,83	1416	3,62	0,025
почва	НПИ	27		-	391		0,069
Черкасская область Золотоношский район с. Коробовка средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 0,1 Ки/км²(3,7 кБк/м²)							
<i>Boletus badius</i>	105	797	199,25	7,59	1393	4,1	0,648
<i>Macrolepiota procera</i>	25	61	15,25	2,44	692	2,04	0,124
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	НПИ	122	30,5	-	1402	4,12	0,087
почва		4		-	340		0,012

Активность радиоцезия ($^{134}\text{Cs} + ^{137}\text{Cs}$) в макромицетах, собранных в местообитаниях Полтавской и Черкасской областей, достаточно удаленных от Чернобыльской АЭС, в 1991 г., не превышала ПДУ. Представители порядка *Boletales* – микосимбиотрофы *S. luteus* и *B. badius* содержали повышенные уровни радиоцезия по сравнению с лигнотрофом *T. rutilans* и сапротрофами *M. procera*, *M. rhacodes* и *M. oreades*. Соотношение $^{134}\text{Cs} + ^{137}\text{Cs} / ^{40}\text{K}$ находилось в пределах от 0,013 у *M. procera* и до 1,547 у *S. luteus*. По-видимому, при низких уровнях загрязнения преобладание накопления радиоцезия над накоплением ^{40}K также проявляется, в первую очередь, у видов – гипераккумуляторов.

Многолетнее изучение образцов из стационаров Коростышевского и Радомышльского районов Житомирской обл., Бориспольского, Макаровского, Обуховского, Киево-Святошинского р-нов Киевской обл., г. Киева и его окрестностей, Козелецкого и Нежинского р-нов Черниговской обл. и отдельных сборов из Львовской, Ивано-Франковской, Закарпатской, Черкасской и Полтавской обл. показывает, что при уровнях загрязнения $\leq 1 \text{ Ки/км}^2$ ($\leq 37 \text{ кБк/м}^2$) также отмечается видоспецифичность накопления и, в зависимости от принадлежности к эколого-трофическим группам, наблюдается тенденция к увеличению уровней активности в последовательности лигнотрофы → гумусовые сапротрофы → подстилочные сапротрофы → микосимбиотрофы (Вассерта ин., 1995; Grodzinskaya et al., 1995, 2002, 2003, 2006, 2007, 2011; Гродзинская, Сырчин, 2010). На фоне достаточно низких уровней загрязнения почв радиоцезием, иногда НПИ (ниже предела измерения), микосимбиотрофные виды накапливали радиоцезий в количествах, значительно превышающих его уровень в почвах, коэффициенты накопления достигали 10^2 . Индикаторные виды основной группы – *L. rufus*, *P. involutus* и *B. badius*, как и дополнительные биоиндикаторы также стабильно демонстрировали повышенную активность радиоцезия, что позволяет использовать их для оценки риска употребления дикорастущих макромицетов в регионах, официально признаваемых «чистыми» (Табл.12-14, Рис. 23, 24).

Таблица 13. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах и почвах в 2007 г. при уровнях поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} < 1 \text{ Ки/км}^2 (< 37 \text{ кБк/м}^2)$

Вид, почва	^{137}Cs , Бк/кг с.в.	Кн*	Tf**
Киевская область Макаровский район с. Николаевка средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 0,49 Ки/км ² (18 кБк/м ²)			
<i>Armillariella mellea</i>	73	0,18	4,06
почва	395		
<i>Armillariella mellea</i>	517	0,81	28,72
<i>Macrolepiota rhacodes</i>	260	0,41	14,44
почва	637		
Черниговская область Козелецкий район с. Смолин средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs - 0,3 Ки/км ² (11 кБк/м ²)			
<i>Amanita citrina</i>	2225	0,6	202,23
<i>Boletus badius</i>	25493	6,83	2317,55
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	5248	1,41	477,09
<i>Lactarius rufus</i>	124975	33,47	11361,36
<i>Macrolepiota procera</i>	116	0,03	10,55
<i>Paxillus involutus</i>	38454	10,3	3495,82
<i>Pseudoclitocybe cyathiformis</i>	6493	1,74	590,27
<i>Russula emetica</i>	11672	3,13	1061,09
<i>Russula fragilis</i>	3802	1,02	345,64
<i>Russula xerampelina</i>	6656	1,78	605,09
почва	3734		

<i>Amanita citrina</i>	3779	4,9	343,55
<i>Amanita muscaria</i>	1046	1,35	95,09
<i>Boletus badius</i>	20092	26,03	2,37
<i>Boletus edulis</i>	4038	5,23	367,09
<i>Cantharellus cibarius</i>	2364	3,06	214,91
<i>Cortinarius trivialis</i>	34377	44,53	3125,18
<i>Hypholoma fasciculare</i>	1817	2,35	165,18
почва	772		
<i>Lactarius rufus</i>	37575	49,18	3415,91
<i>Paxillus involutus</i>	38292	50,12	3481,09
<i>Sarcodon imbricatum</i>	59066	77,31	5369,64
<i>Suillus bovinus</i>	11080	14,5	1007,27
<i>Suillus luteus</i>	3622	4,74	329,27
<i>Tricholoma flavovirens</i>	3710	4,86	337,27
<i>Tricholoma portentosum</i>	9102	11,91	827,45
<i>Tylopillus felleus</i>	16484	21,58	1498,55
почва	764		
<i>Amanita muscaria</i>	1221	6,04	111,0
<i>Amanita rubescens</i>	7492	37,09	681,09
<i>Boletus badius</i>	15944	78,93	1449,45
<i>Cortinarius rubellus</i>	23274	115,22	2115,82
<i>Cortinarius trivialis</i>	61493	304,42	5590,27
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	4208	20,83	382,55
<i>Hypholoma fasciculare</i>	3971	19,66	361,0
<i>Lactarius rufus</i>	3512	17,39	319,27

<i>Paxillus involutus</i>	29120	144,16	2647,27
<i>Russula xerampelina</i>	844	4,18	76,72
<i>Russula xerampelina</i>	9970	49,36	906,36
почва	202		
<i>Clitocybe nebularis</i>	101	1,51	9,18
<i>Lycoperdon perlatum</i>	231	3,45	21,0
почва	67		
Житомирская область Радомышльский район с. Кочеров средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs - 0,7 Ки/км² (25,9 кБк/м²)			
<i>Clitocybe clavipes</i>	7049	33,72	272,16
<i>Clitocybe inversa</i>	НПИ		
<i>Hypoloma fasciculare</i>	1085	5,19	41,89
<i>Macrolepiota procera</i>	НПИ		
почва	209		
<i>Amanita citrina</i>	349		13,47
<i>Amanita muscaria</i>	2023		78,11
<i>Boletus badius</i>	8308		320,77
<i>Boletus chrysenteron</i>	991		38,26
<i>Clitocybe infundibuliformis</i>	НПИ		
<i>Entoloma clypeatum</i>	466		17,99
<i>Lactarius rufus</i>	22263		859,58
<i>Lactarius turpis</i>	238		9,19
<i>Lycoperdon perlatum</i>	83		3,2
<i>Macrolepiota procera</i>	151		5,83
<i>Paxillus involutus</i>	4347		167,84
почва	НПИ		

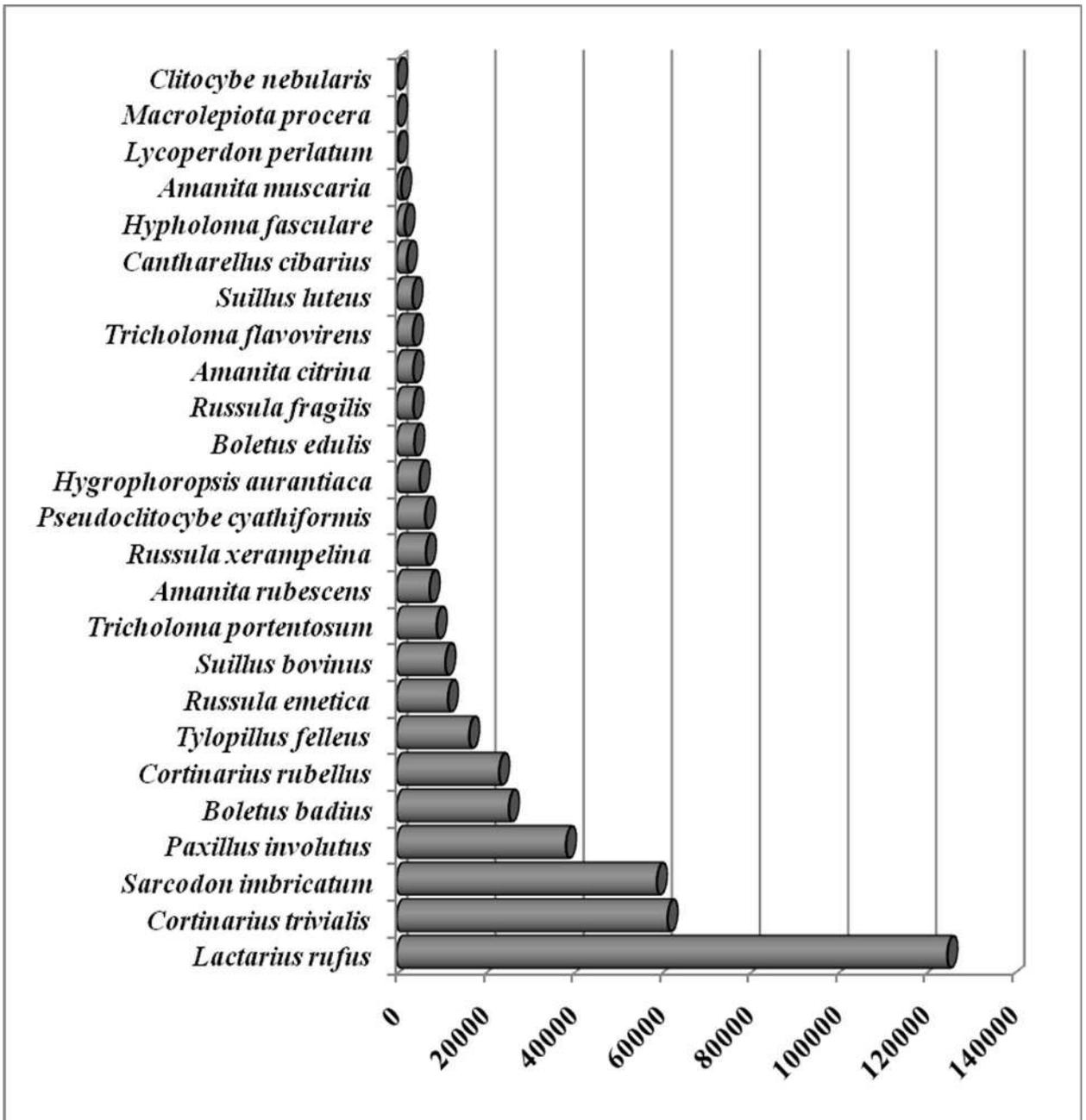


Рис. 23. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2007 г. (окр. с. Смолин Козелецкого р-на Черниговской обл., средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 11 кБк/м²).

Таблица 14. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах и почвах в 2008 г. при уровнях поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} < 1 \text{ Ки/км}^2 (< 37 \text{ кБк/м}^2)$

Вид, почва	^{137}Cs	K_H	Tf
Черниговская область Козелецкий район с. Смолин средний уровень поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} - 0,3 \text{ Ки/км}^2 (11 \text{ кБк/м}^2)$			
<i>Amanita muscaria</i>	5140	24,25	467,27
<i>Boletus badius</i>	3054	14,41	277,64
<i>Boletus edulis</i>	500	2,36	45,45
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	746	3,52	67,82
<i>Hypholoma fasciculare</i>	272	1,28	24,72
<i>Lactarius rufus</i>	1800	8,49	163,64
<i>Lactarius turpis</i>	1023	4,83	93,0
<i>Macrolepiota procera</i>	707	3,33	64,27
<i>Paxillus involutus</i>	7423	35,01	674,82
<i>Russula aeruginea</i>	142	0,67	12,91
<i>Russula delica</i>	1437	6,78	130,64
<i>Russula ametystina</i>	137	0,65	12,45
<i>Sarcodon imbricatus</i>	33466	157,86	3042,36
<i>Suillus luteus</i>	6533	30,82	593,91
<i>Tricholoma portentosum</i>	927	4,37	84,27
<i>Tricholomopsis rutilans</i>	893	4,21	81,18
почва	212		
Межреченское лесничество средний уровень поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} - 0,46 \text{ Ки/км}^2 (17 \text{ кБк/м}^2)$			
<i>Amanita muscaria</i>	257	0,70	15,12

<i>Amanita pantherina</i>	576	1,58	33,88
<i>Amanita rubescens</i>	772	2,12	45,41
<i>Boletus badius</i>	8238	22,57	484,59
<i>Boletus badius</i>	6390	17,51	375,88
<i>Clitocybe clavipes</i>	2179	5,97	128,18
<i>Cortinarius malicorus</i>	30325	83,08	1783,82
<i>Hypholoma fasciculare</i>	5670	15,53	333,53
<i>Lactarius helvus</i>	49025	134,32	2883,82
<i>Marasmius oreades</i>	1952	5,35	114,82
<i>Suillus luteus</i>	1398	3,83	82,24
<i>Tricholoma portenosum</i>	8207	22,48	482,76
<i>Tricholoma saponaceum</i>	1500	4,11	88,24
почва	365		
Житомирская область Радомышльський район с. Кочеров средний уровень поверхностного загрязнения почв ¹³⁷Cs – 0,7 Ки/км²(25,9 кБк/м²)			
<i>Agaricus arvensis</i>	15	0,88	0,58
<i>Boletus chrysenteron</i>	978	57,52	37,76
<i>Entholoma clypeatum</i>	563	33,12	21,74
<i>Gomphidius glutinosus</i>	340	20,0	13,13
<i>Hypholoma fasciculare</i>	79	4,65	3,05
<i>Macrolepiota mastoidea</i>	26	1,53	1,0
<i>Macrolepiota procera</i>	95	5,59	3,67
<i>Paxillus involutus</i>	2520	148,24	97,3
<i>Pholiota aurivella</i>	927	54,53	35,79
<i>Suillus granulatus</i>	1085	63,82	41,89
почва	17		

<i>Amanita muscaria</i>	2237	34,42	86,37
<i>Amanitopsis vaginata</i>	2044	31,45	78,92
<i>Calvatia excipuliformis</i>	47	0,72	1,81
<i>Gomphidius rutilus</i>	53	0,82	2,05
<i>Laccaria laccata</i>	49	0,75	1,89
<i>Leccinum scabrum</i>	678	10,43	26,18
<i>Paxillus involutus</i>	1042	16,03	40,23
<i>Suillus luteus</i>	995	15,31	38,42
почва	65		
<i>Amanita muscaria</i>	779	9,99	30,07
<i>Boletus chrysenteron</i>	144	1,85	5,56
<i>Macrolepiota procera</i>	55	0,71	2,12
<i>Hypholoma fasciculare</i>	103	1,32	3,98
почва	78		
<i>Agaricus arvensis</i>	13	0,08	0,5
<i>Boletus chrysenteron</i>	44	0,27	1,7
<i>Entoloma clypeatum</i>	186	1,12	7,18
<i>Lactarius rufus</i>	5052	30,43	195,06
<i>Paxillus involutus</i>	2717	16,37	104,9
<i>Piptoporus betulinus</i>	77	0,46	2,97
<i>Pleurotus ostreatus</i>	184	1,11	7,1
<i>Pluteus atricapillus</i>	406	2,45	15,68
<i>Suillus luteus</i>	2837	17,09	109,54
почва	166		

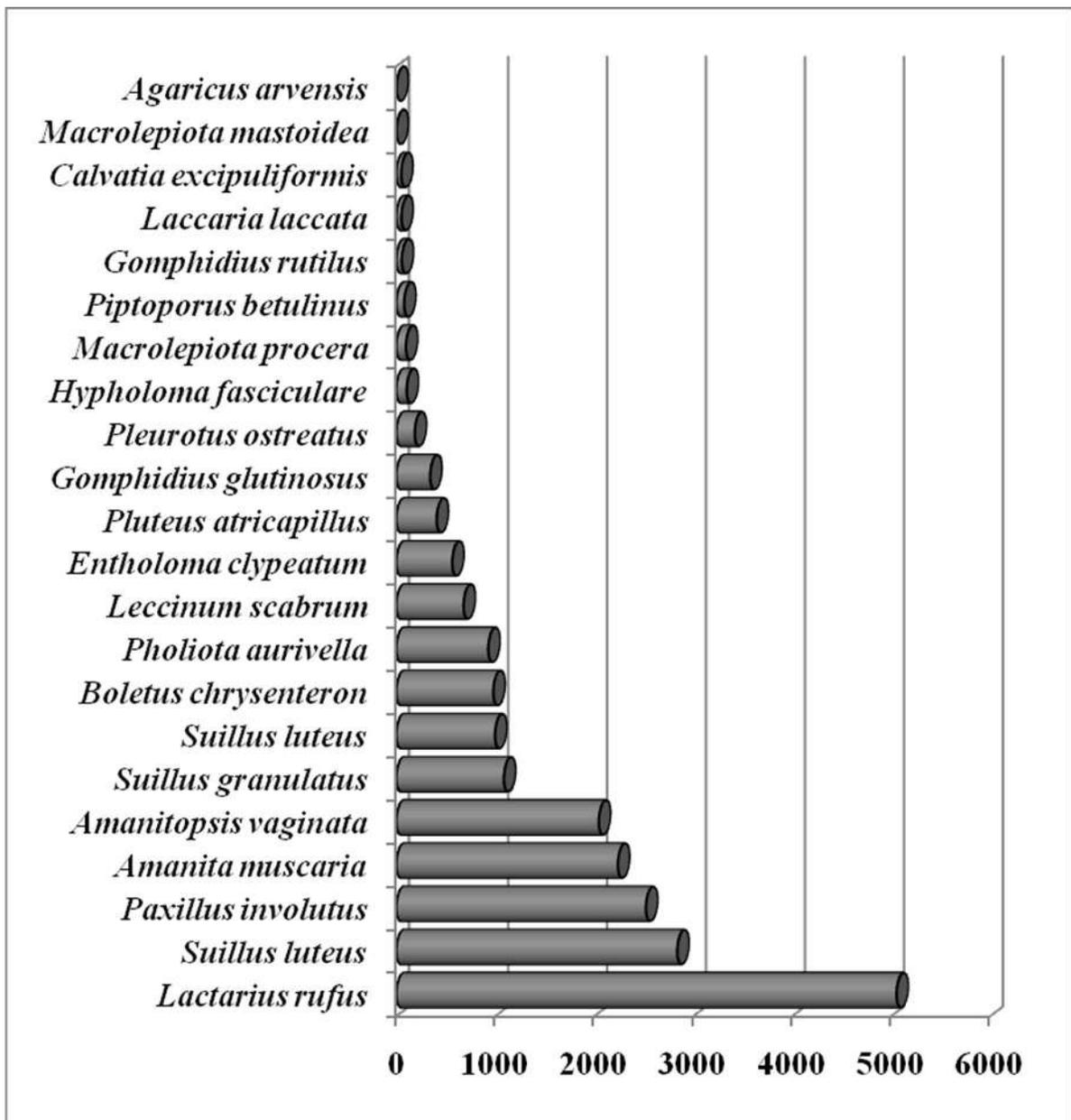


Рис. 24. Активность радиоцезия (Бк/кг с.в.) в макромицетах в 2008 г. (окр. с. Кочеров Радомышльского р-на Житомирской обл., средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs – 25,9 кБк/м²).

Заключение

Результаты 20-летних радиоэкологических исследований показывают, что в течение всего послеаварийного периода макромицеты аккумулируют значительные количества радиоцезия. **Уровни**

активности радиоцезия в микосимбиотрофных макромицетах из зоны отчуждения достигали миллионов Бк/кг сухого веса. Анализ полученных радиоэкологических данных свидетельствует о сохраняющейся опасности употребления грибов в пищевых и лекарственных целях при уровнях поверхностного загрязнения почв $^{137}\text{Cs} > 1 \text{ Ки/км}^2$. Уровень накопления радионуклидов в плодовых телах макромицетов зависит от конкретной радиоэкологической ситуации в точке сбора, видовой принадлежности и экологической приуроченности вида. Несмотря на то, что отмечена положительная корреляция между уровнем загрязнения почв, влажностью и уровнем загрязнения макромицетов в целом, наблюдаемая пятнистость загрязнения территории Украины, комплекс учитываемых и неконтролируемых факторов, а также чрезвычайно высокая вариабельность уровней загрязнения грибов (Табл. 15) усложняют прогнозную оценку дозовых нагрузок на организм человека при употреблении в пищу дикорастущих видов.

Таблица 15. Вариабельность уровней загрязнения грибов ^{137}Cs в 1990-2008 гг.

Средний уровень поверхностного загрязнения почв ^{137}Cs	Наблюдаемые уровни загрязнения макромицетов ^{137}Cs (Бк/кг с.в.)
0,1 – 0,5 Ки/км² (3,7-18,5 кБк/м²)	НПИ* – 150 000
0,5 – 1 Ки/км² (18,5-37 кБк/м²)	НПИ – 300 000
1 – 5 Ки/км² (37-185 кБк/м²)	НПИ – 350 000
5 – 10 Ки/км² (185-370 кБк/м²)	100 – 350 000
10 - 15 Ки/км² (370-555 кБк/м²)	600 – 1 300 000
15 - 40 Ки/км² (555 – 1480 кБк/м²)	4 000 – 17 000 000
> 40 Ки/км² (>1480 кБк/м²)	До 32 000 000

*** - Ниже предела измерения**

Нами был установлен ряд биоиндикаторов радиоцезиевого загрязнения лесных экосистем – представителей семейств ***Boletaceae***, ***Suillaceae***, ***Cortinariaceae***, ***Russulaceae***, ***Paxillaceae***, ***Gomphidiaceae***, ***Hydnaceae***. По иронии судьбы, среди них оказались самые ценные съедобные виды – *Boletus badius*, виды рода *Suillus*, *Leccinum scabrum*, а в последние годы и *Boletus edulis*. Эти виды, обладающие помимо питательной ценности широким спектром лекарственных свойств, продолжает массово собирать и заготавливать как сельское, так и городское население Украинского Полесья. И причины такого затянувшегося на четверть века «медленного самоубийства» не столько в незнании радиоэкологической ситуации, сколько в снижении жизненного уровня жителей Украины.

Для длительного радиоэкологического мониторинга были рекомендованы широкораспространенные *Lactarius rufus*, *Paxillus involutus* и *Boletus badius*.

Проведенное с помощью индикаторных видов картографирование показало наличие выраженного градиента снижения радиационно индуцированного загрязнения плодовых тел макромицетов с северной и северо-западной части в направлении южной и центральной части Киевской области (Рис. 25). В этом контексте важна оценка степени соответствия (адекватности) избранных индикаторов реальной ситуации. Наблюдаемая картина в целом совпадает с плотностью загрязнений, представленных на картах Национального доклада (Двадцять п'ять років ..., 2011).

Использование для экспресс-диагностики микоиндикаторов позволяет оценить риск употребления грибов, прогнозировать состояние загрязненности почв, других дикорастущих грибов и ягод на данной территории и избежать проведения масштабных дорогостоящих исследований. В то же время, следует учитывать, что микоиндикация в данном случае не может дать статистически достоверных данных относительно загрязненности территории из-за высокого уровня вариабельности содержания радиоцезия в грибах.

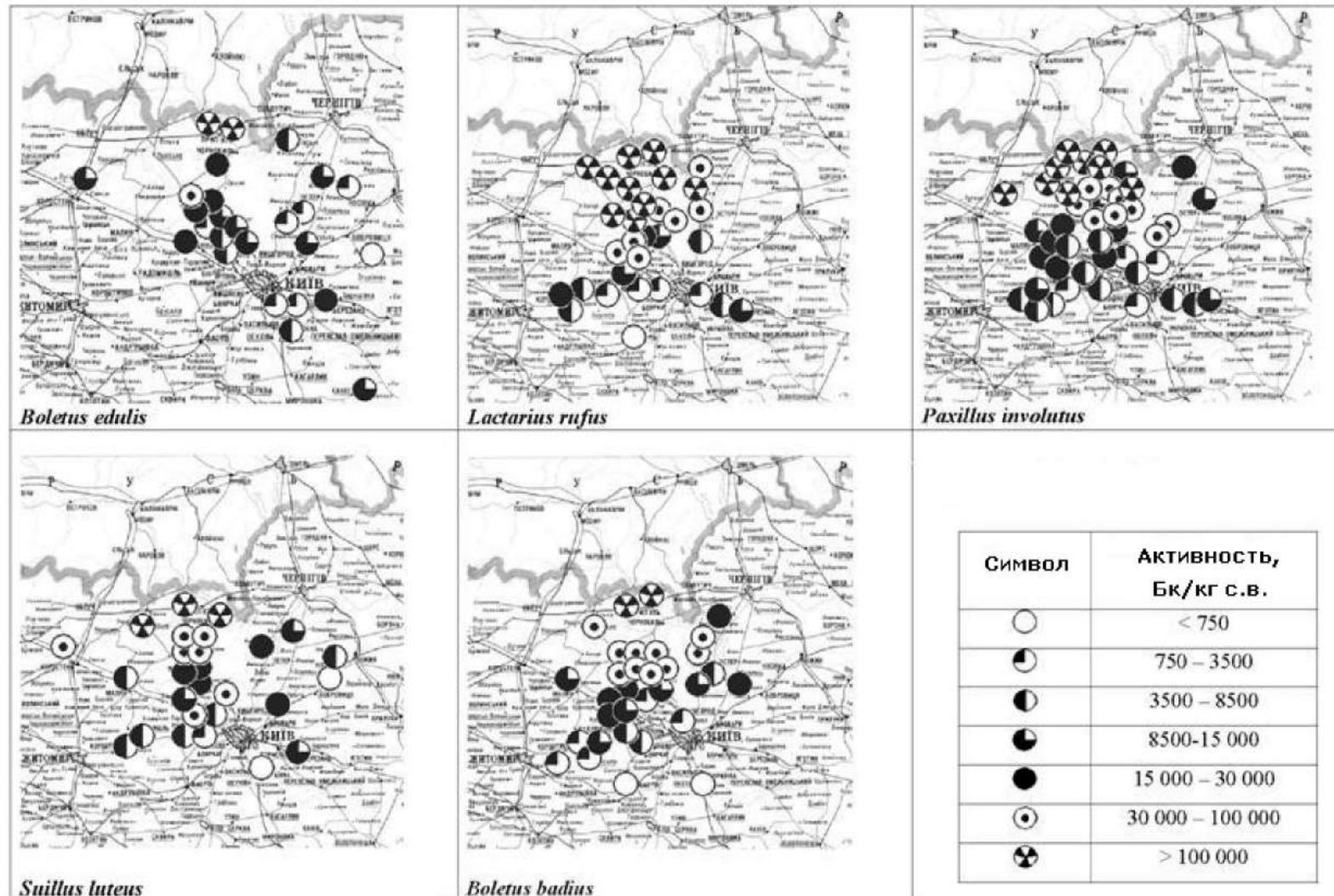


Рис. 19. Картографирования территории Киевской и частично Житомирской областей с помощью индикаторных видов: символы на рисунке соответствуют уровням активности радиоцезия в плодовых телах макромицетов (Бк/кг с.в.)

Авторы выражают глубокую признательность за некоторые образцы плодовых тел макромицетов, любезно предоставленные М.Г. Молдаваном, В.В. Конищуком, Б.В. Сорочинским, В.Н. Минарченко и В.П. Гелютой.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас. Україна. Радіоактивне забруднення.** Видання друге, доповнене. Міністерство України з питань надзвичайних ситуацій та у справах захисту населення від наслідків Чорнобильської катастрофи, 2002, 2008. ТОВ «Інтелектуальні системи ГЕО». Електронний документ.
- Бурова Л.Г.** Екологія грибів макромицетів. – М.: Наука, 1986. – 224 с.
- Вассер С.П., Болюх В.О., Брунь Г.О., Вірченко В.М., Гродзинська Г.А., Кондратюк С.Я., Навроцька І.Л., Ступіна В.В., Царенко П.М.** Накопичення радіонуклідів споровими рослинами і вищими грибами України / Під.заг.ред. С.П. Вассера. – К., 1995. – 131 с.
- Вассер С.П., Гродзинська Г.А., Люгін В.О.** Вміст Cs-134 і Cs-137 в вищих Basidiomycetes Українського Полісся// Укр. бот. журн. - 1991.- **48**, № 5. - С. 14-19.
- Вассер С.П., Гродзинська Г.А., Люгін В.О.** Накопичення радіоактивних елементів макромицетами Українського Полісся//Там же. – 1992. - **49**, № 5. - С. 79-86.
- Гродзинская А.А.** Радиологический анализ *Stropharia rugosoannulata* Farl. Ex Murr. In: Промышленное культивирование съедобных грибов. Сб.тез. IV Совещания, Донецк, 1993, с.27.
- Гродзинская А.А., Сырчин С.А.** Накопление ^{137}Cs макромицетами Украины // Сб.науч.тр. «Первые Международные Беккеровские чтения», Ч.1. /Под ред. проф. В.А.Сагалаева. - Волгоград, 2010. - С. 57-58.
- ДР-2006. Допустимі рівні вмісту радіонуклідів ^{137}Cs та ^{90}Sr у продуктах харчування та питній воді.** Державні гігієнічні нормативи. Затверджені наказом МОЗ України від 03.05.2006 №256. Зареєстр. Мінюст. України 17.07.2006 р. за № 845/12719.
- Двадцять п'ять років Чорнобильської катастрофи. Безпека майбутнього.** Національна доповідь України. – К.: КІМ, - 2011. - 356 с.
- Загальнодозиметрична паспортизація населених пунктів України, які зазнали радіоактивного забруднення після Чорнобильської аварії.** Узагальнені дані за 2001-2004 рр. (Збірка 10), Київ: МОЗ України, МНС України, УСЗН Рівненської обл. держадміністрації, НЦРМ України, ІРЗ АТН України. - 2005.
- Ипатьев В.А., Багинский В.Ф., Булавик І.М. и др.** Лес. Человек. Чернобыль: Лесные экосистемы после аварии на Чернобыльской АЭС:

состояние, прогноз, реакция населения и реабилитация / Под общ. ред. акад. В.А. Ипатьева. - Гомель, 1999. - 454 с.

Кучма М.Д., Гродзинська Г.А. Накопичення ^{137}Cs і ^{90}Sr лігнотрофними дикорослими макроміцетами Зони відчуження ЧАЕС // Укр. бот. журн. - 2004. - **61**, № 5. - С. 36-43.

Нифонтова М.Г., Алексашенко В.Н. Содержание Sr-90 и Cs-134,137 в грибах, лишайниках и мхах из ближней зоны Чернобыльской АЭС // Экология. - 1992. - № 3. - С. 26-30.

Норми радіаційної безпеки України (НРБУ-97) / Київ, Відділ поліграфії Українського центру держсанепіднагляду МОЗ України. - 1997. - 121 с.

Федоров В.Н., Елиашевич Н.В. Аккумуляция радионуклидов в плодовых телах макромицетов // Радиационная биология. Радиоэкология. - 2000. - **40**, № 6. - С. 702-709.

Щеглов А.И. Биогеохимия техногенных радионуклидов в лесных экосистемах. - М.: Наука, 1999. - 268 с.

Aumann D.C., Clooth G., Steffan B., Steiglich W. Complexation of Cesium 137 by the Cap Pigments of the Bay Boletus (*Xerocomus badius*) // Angewandte Chem. - 1989. - **28**, N 4. - P. 453-454.

Baeza A., Hernandez S., Guillen F., Moreno G., Manjon J.L., Pascual R. Radiocaesium and natural gamma emitters in mushrooms collected in Spain // Sci. Total Environ. - 2004. - 318. - P. 59-71.

Bakken L.R., Olsen R.A. Accumulation of radiocaesium in fungi // Can. J. Microbiol. - 1990. - **36**. - P. 704-710.

Ban-Nai T., Muramatsu Y., Yoshida S. Concentrations of ^{137}Cs and ^{40}K in mushrooms consumed in Japan and radiation dose as a result of their dietary intake // J. Radiat. Res. - 2004. - **45**, N 2. - P. 325-332.

Battiston G.A., Degetto S., Gerbasi R., Sbrignadello G. Radioactivity in mushrooms in Northeast Italy following the Chernobyl accident // J. Environ. Radioact. - 1989. - **9**. - P. 53-60.

Bem H., Lasota W., Kuśmierk E., Witusik M. Accumulation of ^{137}Cs by mushrooms from Rogozno area of Poland over the period 1984-1988 // J. Rad. Nucl. Chem. Lett. - 1990. - **145**, N 1. - P. 39-46.

Dementyev D.V., Bolsunovsky A.Ya. Accumulation of artificial radionuclides by edible wild mushrooms and berries in the forests of the central part of the Krasnoyarskii Krai // Radioprotection. - 2009. - **44**, N 5 - P. 115-120.

Dietl G., Breitig D. Radioaktives Caesium in Pilzen aus dem Raume Schwabisch Gmund // Z. Mykol. - 1988. - **54**, N 1. - S. 109-112.

Dighton J., Clint G.M., Poskitt J. Uptake and accumulation of ^{137}Cs by upland grassland soil fungi: a potential pool of Cs immobilization // Mycol. Res. - 1991. - **95**, N 9. - P. 1052-1056.

- Dighton J., Horrill A.D.** Radiocaesium accumulation in the mycorrhizal fungi *Lactarius rufus* and *Inocybe longicystis*, in upland Britain, following the Chernobyl accident // Trans. Br. Mycol. Soc. - 1988. - **91**, N 2. - P. 335-337.
- Dvořák P., Kunová V., Beňová K., Ohera M.** Radiocesium in mushrooms from selected locations in the Czech Republic and the Slovak Republic // Radiat. Environ.l Biophysics. - 2006. - **45**, N 2. - P. 145-151.
- Eckl P., Hofmann W., Türk R.** Uptake of natural and man-made radionuclides by lichens and mushrooms // Radiat. Environm. Biophysics. - 1986. - 25. - P. 43-45.
- Fraiture A., Guillite O. and J.Lambinon.** Interest of fungi as bioindicators of the contamination in forest ecosystems. P. 477-484 In: Transfer of radionuclides in natural and semi-natural environments/ Eds.G. Desmet, P. Nassimbeni and M. Belli. - London; New York: Elsevier Appl. Sci., 1990.
- Gadd G.M.** Influence of microorganisms on the environmental fate of radionuclides // Endeavour. - 1996. - 20. - P.150-156.
- Gans I.** Radionuklidkonzentrationen in Berliner Pilzen // Z. Mykol. - 1986. - **52**. - S. 446-453.
- Gans I.** Radionuklidkonzentrationen in Berliner Pilzen (Teil 4) // Z. Mykol. - 1987. - **53**. - S. 151-154.
- Garudée S., Elhabiri M., Kalny D., Robiolle C., Trendel J.M., Hueber R., Dorselaer A.V., Albrecht P., Albrecht-Gary A.M.** Allosteric effects in norbadione A. A clue for the accumulation process of ¹³⁷Cs in mushrooms? // Chem. Comm. - 2002. - P. 944-945.
- Grodzinskaya A.A., Berreck M., Wasser S.P., Haselwandter K.** Radiocesium in fungi: Accumulation pattern in the Kiev district of Ukraine including the Chernobyl zone // Sydowia. - 1995. - 10. - P. 88-96.
- Grodzinskaya A.A., Berreck M., Haselwandter K., Wasser S.P.** Wild Growing Mushrooms of Ukraine: Radiocaesium contamination.Part I // Ecol. Environ. Life Safety. - 2001. - N 4. - P. 31-41.
- Grodzinskaya A.A., Berreck M., Haselwandter K., Wasser S.P., Bugaenko T.A.** Wild Growing Mushrooms of Ukraine: Radiocaesium contamination. Part II // Ecol. Environ. Life Safety - 2002. - N 3. - P. 78-93.
- Grodzinskaya A.A., Berreck M., Haselwandter K., Wasser S.P.** Radiocaesium Contamination of Wild-Growing Medicinal Mushrooms in Ukraine // Int. J. Med. Mushr. - 2003. - **5**, N 1. - P. 61-86.
- Grodzinskaya A., Konischuk V., Kuchma N.** ¹³⁷Cs in macromycetes of Cheremsky national reserve (Volyn' region of Ukraine) / The 35th Annual Meeting of the European Radiation research Society. (The 4th Ann. Meet. of the Ukr. Soc. for Radiation Biology, Kyiv. - 2006. - P. 187.

- Grodzinskaya A.A., Syrchin S.A., Kuchma N.D.** Higher Basidiomycetes as bioindicators for radiocaesium contamination of territory of Ukraine. - P. 263-275 In: Botany and Mycology: modern horizons. To memory of Academician A.M. Grodzinsky (1926-1988)/ - Kyiv: Academperiodika, 2007.
- Grodzinskaya A.A., Syrchin S.A., Kuchma N.D.** Mushrooms as bioindicators of radiocesium contaminated territories //Abst. Proceed. Intern. Conf. Twenty-five Years after Chernobyl Accident. Safety for the Future, 2011. - P.36-37.
- Grodzinskaya A.A., Syrchin S.A., Kuchma N.D.** Wild growing mushrooms of Ukraine: ^{137}Cs and ^{90}Sr contamination //Abst. Proceed. Intern. Conf. Twenty-five Years after Chernobyl Accident. Safety for the Future, 2011. - P. 352-353.
- Grüter H.** Radioactive fission product ^{137}Cs in mushrooms in W.Germany during 1963-1970 // Health Physics. - 1971. - **20**. - P. 655-656.
- Guillite O., Melin J., Wallberg L.** Biological pathways of radionuclides originating from the Chernobyl fallout in a boreal forest ecosystem // Sci. Total Environ. - 1994. - **157**, N 1-3. - P. 207-215.
- Guillite O., Fraiture A., Lambinon J.** Soil-fungi radiocaesium transfers in forest ecosystems. In: Transfer of radionuclides in natural and semi-natural environments / Eds. G. Desmet, P. Nassimbeni and M. Belli.- London; New York: Elsevier Appl. Sci., 1990. - P. 468-476.
- Haselwandter K.** Radioactives Cäsium (Cs-137) in Fruchtkörpern verschiedener *Basidiomycetes* // Z Pilzkunde. - 1977. - **43**. - S. 323-326.
- Haselwandter K., Berreck M., Brunner P.** Fungi as bioindicators of radiocesium contamination: pre- and post-Chernobyl activities //Trans. Brit. Mycol. Soc. - 1988. - 90. - P. 171-174.
- Haselwandter K., Berreck M.** Radiocesium accumulation in fruitbodies of *Basidiomycetes* collected in the province of Parma Italy // Fungi atque loci Natura, Atti del IV Convegno Intern. Micol. del 27-30 IX 1987, Borgo Val di Taro, Italy, 1989. - P. 89-92.
- Haselwandter K., Berreck M.** Accumulation of radiocesium in fungi. In: Metal ions in fungi. p. 259-277/ Eds. G. Winkelmann and D.R. Winge. New York; Basel; Hong Kong: Marcel Dekker. - 1994.
- Haselwandter K., Leyval C., Sanders F.E.** Impact of arbuscular mycorrhizal fungi upon plant uptake of heavy metals and radionuclides from soil. p. 179-189. - in: Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems. /Eds. S. Gianianazzi and Schuepp/ - Basel: Birkhauser, 1994. -.
- Heinrich G.** Distribution of radiocaesium in the different parts of mushrooms// J. Environ. Radiact. - 1993. - **18**, N 3. - P. 229-245.

Horyna J., Randa Z. Uptake of radiocesium and alkali metals by mushrooms // J. Radioanal. Nucl. Chem. Letters. - 1988. - **127**, N 2. - P. 107-120.

Index Fungorum // <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp> (дата просмотра 9.10.2010).

International bioindicators. International Conference on Environmental Bioindicators, Vila Portheimka, Praha, Czech Republic, June 6-10, 2005.

Johanson K.J., Nikolova I. The role of fungi in the transfer ^{137}Cs in the forest ecosystem // Mitt. d. Österr. Bodenkundl. Ges. - 1996. - H. 53. - S. 259-265.

Kalač P. A review of edible mushroom radioactivity// Food Chemistry. - 2001. - **75**. - P. 29-35.

Kalač P. Radioactivity of European wild growing edible mushrooms. In: Andres, S. & Baumann, N. (Eds): Mushrooms: Types, Properties and Nutrition. New York, Nova Sci. Publ., 2012, P.215-230.

Kuwahara C., Sugiyama H., Kato F. Cesium uptake by edible mushrooms and microorganisms isolated from mushroom substrata // Radioprotection-Colloques. - 2002. - 37, C1. - P. 347-352.

Malinowska E., Szefer P., Bojanowski R. Radionuclide content in *Xerocomus badius* and the other commercial mushrooms from several regions of Poland // Food Chemistry. - 2006 - **97**, N 1. - P.19-24.

Mietelski J.W., La Rosa J.L., Ghods A. ^{90}Sr and $^{239+240}\text{Pu}$, ^{238}Pu , ^{241}Am in some samples of mushrooms and forest soils from Poland // J. Radioanalyt. Nucl. Chem. - 1993. - N 179. - P. 243-258.

Mietelski J.W., Macharski P., Jasinska M., Broda R. Radioactive contamination of forests in Poland // Biol. Trace Elem. Res. - 1994. - 43-45. - P. 715-723.

Mietelski J.W., Dubchak S., Błażej S., Anielska T., Turnau K. ^{137}Cs and ^{40}K in fruiting bodies of different fungal species collected in a single forest in southern Poland // J. Environ. Radioact. - 2010. - **101**, N 9. - P. 706-711.

Moser M. Die Röhrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). B.II b/2. Basidiomyceten. 2 Teil. - Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag, 1978. - 532 S.

Rückert G., Diehl J.F., Heilgeist M. Radioaktivitätsgehalte von 1987 und 1988 im Raum Karlsruhe gesammelten pilzen // Z. Lebensm. Untersforsch. - 1990. - 190. - S. 496-500.

Rühm W., Kammerer L., Hiersche L., Wirth E. Estimation of future radiocaesium contamination of fungi on the basis of behavior patterns derived from past instances of contamination // J. Environ. Radioact. - 1998. - **39**, N 2. - P. 129-147.

- Seeger R., Schweinshaut P.** Vorkommen von Caesium in höheren Pilzen // *Sci. Total Environ.* - 1981. - **19**. - S. 253-276.
- Skwarzec B., Jakusik A.** ^{210}Po bioaccumulation by mushrooms from Poland // *J. Environ. Monit.* - 2003. - **5**. - P. 791-794.
- Smith M.L., Taylor H.W., Sharma H.D.** Comparison of the Post-Chernobyl ^{137}Cs contamination of mushrooms from Eastern Europe, Sweden, and North America // *Appl. Environ. Microbiol.* - 1993. - **59**, N 1. - P. 134-139.
- Steiner M., Linkov I., Yoshida S.** The role of fungi in the transfer and cycling of radionuclides in forest ecosystems // *J. Environ. Radioact.* - 2002. - **58**. - P. 217-241.
- Teherani D.K.** Determination of ^{134}Cs and ^{137}Cs radioisotopes in various mushrooms from Austria one year after the Chernobyl incident // *J. Radioanal. Nucl. Chem. Lett.* - 1988. - **6**, N 6. - P. 401-406.
- Tsvetnova O.B., Shatrova N.E., Shcheglov A.I.** The accumulation of radionuclides and heavy metals by mushroom's complex in forestry ecosystems. In: *Coll. Res. Contrib. of Research Institute for Nuclear studies.* - 2001. - N 3(5). - P. 171-176.
- 20 years after the Chornobyl accident: conclusions and perspectives** // Supreme Soviet (Verhovna Rada) of Ukraine: Parliament edition (Series "Parliamentary readings"). - 2006. - 640 p.
- Tyler G.** Metals in sporophores of *Basidiomycetes* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* - 1980. - **74**. - P. 41-49.
- Wasser S.P., Grodzinskaya A.A.** Content of Radionuclides in Macromycetes of the Ukraine in 1990-1991 // *Fungi of Europe: Investigation, Recording and Conservation.* - Kew: Royal Bot. Gardens., 1993. - P.189-210.
- Yoshida S., Muramatsu Y.** Concentrations of radiocesium and potassium in Japanese mushrooms // *Environ.Sci.* - 1994. - **7**, N 1. - P. 63-70.
- Yoshida S., Muramatsu Y.** Concentrations of Alkali and Alkaline Earth Elements in mushrooms and plants collected in a Japanese pine forest, and their relationship with ^{137}Cs // *J. Environ. Radioact.* - 1998. - **41**, N 2. - P. 183-205.

А.А. Гродзинська, С.А. Сирчін, М.Д. Кучма, С.П. Вассер

МАКРОМІЦЕТИ – БІОІНДИКАТОРИ РАДІОЦЕЗІЄВОГО ЗАБРУДНЕННЯ

Упродовж 1990-2008 рр. методом гамма-спектрометрії визначали активність радіоцезію (^{137}Cs і ^{134}Cs) в ґрунтах і плодових тілах 207 видів дикорослих макроміцетів із 159 місцезнаходжень восьми областей України. Макроміцети з Чорнобильської зони накопичували мільйони Бк/кг сухої ваги. Співвідношення $^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$ складало $10\text{-}10^2$ (у деяких випадках – 10^3). Рівні накопичення радіоцезію залежать від конкретної радіоекологічної ситуації в пункті збору гриба, його видової належності та екологічної приуроченості. Спостерігається тенденція зростання акумулюючої здатності щодо радіоцезію у послідовності від лігнотрофів→гумусових сапротрофів→підстилкових сапротрофів до мікосимбіотрофів. Виявлені види-гіперакумулятори радіоцезію, що належать до родин *Cortinariaceae*, *Boletaceae*, *Russulaceae*, *Paxillaceae*, *Gomphidiaceae*, *Hydnaceae*. Картографування за допомогою обраних індикаторних видів показало наявність градієнту зниження радіаційно-індукованого забруднення плодових тіл макроміцетів з північної та північно-західної частини у напрямку південної та центральної частин Київської області.

MACROMYCETES AS BIOINDICATORS OF RADIOCESIUM CONTAMINATION

Activity of radiocesium (^{134}Cs and ^{137}Cs) in soils and fruit bodies of 207 species of wild-growing macromycetes, collected in 1990-2008 in 159 locations of eight regions of the Ukraine, have been studied using gamma-spectrometric methods. Macromycetes from the Chernobyl zone have found to uptake to millions Bq per kg of dry weight. The ratio $^{137}\text{Cs}/^{90}\text{Sr}$ was from 10 to 10^2 (sometimes up to 10^3). Levels of radiocesium accumulation depends on the radioecological situation at sampling site, including species and ecological belongness. The tendency to increase the accumulative capacity in range of lignotrophs → humus saprotrophs → litter saprotrophs → mycosymbiotroph was observed. Species-hyperaccumulators of radiocesium of *Cortinariaceae*, *Boletaceae*, *Russulaceae*, *Paxillaceae*, *Gomphidiaceae*, and *Hydnaceae* families were singled out. Mapping that involved selected bioindicators shows an evident gradient of radioactive-induced contamination effects on mushroom fruiting bodies from northern and northwest parts to southern and central parts of the Kiev region.

Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	3
С.П. ВАССЕР. Лекарственные шляпочные грибы: история, современное состояние, тенденции и нерешенные проблемы в их изучении.....	5
М.Г. МОЛДАВАН, А.А. ГРОДЗИНСКАЯ, С.П. ВАССЕР, Э.Ф. СОЛОМКО, С.А. СЫРЧИН, А.Ф. ГРИГАНСКИЙ, Е.В. КОЛОТУШКИНА, М.Л. ЛОМБЕРГ. Нейротропное действие макромицетов.....	46
А.А. ГРОДЗИНСКАЯ, А.И. САМЧУК, С.А. СЫРЧИН. Содержание минеральных элементов в плодовых телах представителей порядка <i>Boletales</i>.....	107
В.Т. БИЛАЙ, В.М. КУХАРСКИЙ, Т.В. БЕРЕГОВАЯ, С.Г. ИВАЩЕНКО. Стресспротекторные свойства некоторых видов лекарственных грибов.....	125
С.А. СЫРЧИН. Антиоксидантная активность макромицетов.....	140
М.Л. ЛОМБЕРГ. Биологические свойства букового гриба -<i>Hypsizygus marmoreus</i> (Peck) Bigelow.....	151
А.А. ГРОДЗИНСКАЯ, С.А. СЫРЧИН, Н.Д. КУЧМА, С.П. ВАССЕР. Макромицеты-биоиндикаторы радиоцезиевого загрязнения.....	181

Наукове видання

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г. ХОЛОДНОГО**



Російською мовою

**Науковий редактор - доктор біологічних наук, професор,
член-кореспондент НАН України С.П. Вассер**

Дизайн видання С.А. Сирчін, Г.А. Гродзинська

Підп. до друку 15.02.2012. Формат 70 x 100 /16.

Папір офс. Ум.-друк. арк. 21,92. Наклад 300 прим. Зам. №28

Київ 2012