

ПРИМЕНЕНИЕ ПРОДУКТА БИОТРАНСФОРМАЦИИ ЛИСТОВОГО ОПАДА БАЗИДИАЛЬНЫМИ ГРИБАМИ

А.Н. Веревкин[✉], Г.Н. Кононов

МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), Россия, 141005, Московская обл., г. Мытищи,
ул. 1-я Институтская, д. 1

verevkin@bmstu.ru

Рассмотрена возможность использования продукта биотрансформации листового опада базидиальными грибами в качестве белковых кормовых добавок. Отмечается, что для биотрансформации углеводов растительных отходов используют различные микроорганизмы — бактерии, дрожжи, актиномицеты и грибы. Проанализированы методы биоконверсии целлюлозо-лигнинных материалов. Дана характеристика базидиальных грибов, использующихся для биотрансформации растительного сырья. Охарактеризованы отдельные представители дереворазрушающих грибов, их ферментативная система. Показана способность дереворазрушающих грибов питаться за счет прямого ферментативного расщепления лигноцеллюлозного комплекса древесины приводит к изменению компонентного состава продукта биотрансформации растительного сырья. Приведены данные о компонентном составе древесной зелени. Исследован компонентный состав субстрата после культивирования грибов *Pleurotus ostreatus*. Установлено содержание необходимых компонентов в листовом опаде для развития грибов *Pleurotus ostreatus* (вешенки обыкновенной). В процессе культивирования грибы утилизируют экстрактивные вещества и легкогидролизуемые полисахариды субстрата. После культивирования грибов *Pleurotus ostreatus* в субстрате уменьшается общее содержание экстрактивных веществ. Общее содержание полисахаридов в результате биотрансформации уменьшается на 20 %, а лигнинных веществ на 16 %. Содержание минеральных веществ практически не изменяется. Установлено присутствие в субстрате железа, меди и кальция. Отмечено, что в процессе культивирования происходит их усвоение телом гриба *Pleurotus ostreatus* с последующим снижением их содержания в продукте биотрансформации листового опада. Содержание свинца в продукте биотрансформации штаммом грибов *Pleurotus ostreatus* на листовом опаде березы не превышает допустимый уровень для продуктов и кормовых добавок. Полученные результаты свидетельствуют о возможности использования опавших листьев березы в качестве биотехнологического сырья.

Ключевые слова: дереворазрушающие грибы, микологически разрушенная древесина, лигноуглеводный комплекс

Ссылка для цитирования: Веревкин А.Н., Кононов Г.Н. Применение продукта биотрансформации листового опада базидиальными грибами // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2025. Т. 29. № 2. С. 107–119. DOI: 10.18698/2542-1468-2025-2-107-119

В настоящее время существует проблема утилизации растительных отходов. Большое количество новых способов переработки отходов не только невыгодные, но и малоэффективные, если исходить из требований экологии. Для переработки отходов часто используют физико-химические технологии, что приводит к побочному загрязнению окружающей среды.

Внимание мирового научного сообщества привлекает рациональное использование возобновляемых природных ресурсов (растительной биомассы) для промышленных целей, к которым можно отнести и промышленные целлюлозосодержащие отходы, и поиск возможных направлений ее переработки [1–4].

К управляемой биотрансформации растительных отходов можно отнести преобразование компонентов растительной массы энзимным или микробиологическим способом в различные полезные вещества и продукты в регулируемых условиях [5–8].

Для биотрансформации углеводов растительных отходов используют различные микроорганизмы — бактерии, дрожжи, актиномицеты и грибы. Продукты биоконверсии широко применяются для питания людей и кормления животных, а также в производстве химикатов, медикаментов и др. [9–13].

Наиболее изучен процесс ферментации, при котором происходит трансформация растворимых субстратов. Процессы ферментации подразделяются следующим образом: по вре-

мени — на периодические и непрерывные; по фазовому состоянию — на глубинные и поверхностные; по наличию кислорода — на аэробные и анаэробные, а также на монокультурные и поликультурные и др. [8].

При производстве белковых кормовых добавок используют различные виды и формы эукариотических организмов (грибов), которые, в частности, применяются для получения антибиотиков, иногда (в некоторых странах) белков пищевого назначения (микопротеинов). Для роста объемов производства продуктов животноводства требуется кормовая база, содержащая белковые тела в значительных количествах, а также витамины и микроэлементы [5]. В рационе сельскохозяйственных животных должен быть сбалансированный корм, удовлетворяющий их потребность в незаменимых аминокислотах, что способствует повышению коэффициента трансформации белков в животноводческую продукцию.

Биомасса эукариотических организмов (грибов) представляет собой полноценную белковую добавку для животных, птиц и рыб. На основе мицелия грибковых микроорганизмов, в частности ксилотрофных базидиомицетов, перспективным является создание белковых и витаминных пищевых добавок для применения их в разных отраслях животноводства [6, 7].

Высшие базидиальные грибы — это перспективный продуцент пищевого и кормового белка, поскольку их мицелий имеет высокий ростовой показатель и содержит большое количество белковых соединений. Содержание незаменимых аминокислот в белке их мицелия приближается к содержанию их в животных белках. Кроме того, грибная биомасса богата витаминами, а содержание нуклеиновых кислот низкое, что делает такие белковые продукты безвредными. Также белковая биомасса грибов богата лизином — основной аминокислотой, содержания которой недостаточно в растительном белке [8].

Плодовые тела некоторых видов ксилотрофных базидиомицетов могут быть использованы как кормовые продукты для сельскохозяйственных животных, так как сельскохозяйственные отходы плохо усваиваются по причине высокого содержания в них лигноцеллюлозных компонентов. Грибы *Pleurotus pulmonarius* и *Pleurotus ostreatus* могут разрушать эти лигноцеллюлозные материалы без предварительной химической или биологической подготовки, а только с помощью своих ферментных систем, содержащих пектиназу, амилазу, ксилоназу, лакказы, тирозиназу, пероксидазу др. После такой энзиматической обработки доступность

субстратов, содержащих лигноцеллюлозные компоненты, значительно повышается [7].

Биоконверсия растительных материалов.

Впервые биотрансформацию растительного сырья проводили во время Первой мировой войны. В это время была разработана технология выращивания дрожжей сахаромицетов семейства *Saccharomycetaceae*, рода *Saccharomyces*, вида *cerevisiae* на гидролизатах отходов древесины. Выращенную биомассу дрожжей использовали как добавку к продуктам питания. В настоящее время на основе гидролиза растительного сырья производится более 600 тыс. т сухой массы кормовых дрожжей [14].

В России в 1935 г. началось производство кормовых дрожжей из отходов спиртовой и сахарной промышленности, а также целлюлозных гидролизатов [14].

В 1960-х годах французский ученый А. Шампанья и его сотрудники разработали метод выращивания дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* на средах, содержащих дизельное топливо. Однако получаемая биомасса была загрязнена дизельным топливом, а очистка полученного продукта требовала больших расходов.

В России в середине 1960-х годов началось выращивание дрожжей на очищенных жидких углеводородах [14, 15].

Со временем возникла производственная необходимость получения кормового белка на более дешевых материалах, чем жидкие парафины. В связи с этим были проведены исследования в области получения бактериальной биомассы из метана [4]. Однако с экономической точки зрения было намного выгоднее сначала каталитически окислять метан до метанола, поскольку метанол легко усваивается различными дрожжевыми микроорганизмами и хорошо растворим в воде. В Великобритании налажено производство по получению дрожжевого белка на метиловом спирте, изучается возможность производства дрожжевого белка при культивировании микроорганизмов на этиловом спирте [4].

В России и за ее пределами проводятся исследования в области получения белка с помощью автотрофных водородных бактерий. Водородные бактерии представляют собой микроорганизмы, способные окислять молекулярный водород H_2 в присутствии кислорода O_2 . Эта таксономическая группа бактерий включает в себя преимущественно грамотрицательные бактерии родов *Alcaligenes* (*A. eutrophus*, *A. paradoxus*) и *Pseudomonas*. Особенность таких микроорганизмов состоит в том, что они используют окисление водорода как энергетический процесс. В качестве единственного источ-

ника органического углерода они используют диоксид углерода CO_2 , а в качестве источника питания — минеральные соединения [4, 15].

Наряду с указанными разрабатываются и другие методы получения кормового белка из разнообразных отходов. Сырьем для получения дрожжевого белка служат различные целлюлозосодержащие отходы промышленности и сельского хозяйства. Для культивирования микроорганизмов и, соответственно, обогащения белком на измельченных целлюлозных отходах предпочтительнее использовать культуры микроскопических грибов, которые активно разрушают целлюлозу и одновременно накапливают белок. Успехов в этом направлении достиг А.Г. Лобанок (Белоруссия), который использует гриб *Trichoderma viride* и грибы рода *Penicillium*, таким методом получая кормовую добавку, содержащую до 30 % белка [2, 6].

Исследования в области получения кормового белка путем биопереработки отходов лесной и целлюлозной промышленности с помощью дереворазрушающих грибов проводятся в Швеции и Финляндии. В Канаде, в провинции Онтарио, запущен мини завод по переработке на корм древесных отходов с помощью микроскопического гриба *Chaetomium globosum* [16].

Для получения грибного мицелия можно использовать различные виды полисахаридного сырья, например целлюлозу, крахмальные гидролизаты, отходы зерна и т. д. Так, в ГНУ «Институт микробиологии Национальной академии наук Белоруссии» разработан метод получения грибного мицелия путем глубинного культивирования базидиального трутового гриба *Daedaleopsis confragosa* на средах с молочной сывороткой. Из 1 т молочной сыворотки можно получить до 20 кг высушенной измельченной биомассы, содержащей около 50 % белка и некоторые незаменимые аминокислоты [4].

На молочной сыворотке также выращивают съедобный базидиальный гриб *Panus tigrinus* (пилолистник тигровый). Полученный мицелий гриба содержит около 45 % кормового белка, близкого по составу к животным белкам [2].

Республиканское государственное предприятие «Институт микробиологии и вирусологии», Министерство образования и науки Республики Казахстан, рекомендует дрожжи *Candida*, выращенные на зерновых субстратах в качестве белковой добавки к кормам животных. Перед использованием биомассу дрожжей нагревают до 60...70 °С для инактивации дрожжевых клеток, что благотворно влияет на их усвояемость [6, 16].

Проводились исследования о применении микроводорослей в качестве корма. Однако не были получены положительные результаты и

работы были прекращены, поскольку была выявлена низкая усвояемость животными ценных компонентов клеток водорослей [6].

Тем не менее некоторые препараты на основе водорослей могут показать положительный эффект. В Институте микробиологии Академии наук Республики Узбекистан были использованы жидкие препараты водорослей рода *Chlorella* и установлено, что в культуральной жидкости водорослей содержалось определенное количество белка и, кроме того, присутствовали необходимые биологически активные вещества. В этом Институте также проводятся исследования по использованию для кормления сельскохозяйственных животных цианобактерий рода *Spirulina*, обитающих в водоемах Африки [4, 6].

Отмечается, что некоторые микроорганизмы пригодны для получения незаменимых кормовых аминокислот и витаминов. При правильном сочетании всех питательных компонентов в корме животных можно достичь наилучшего результата, а недостаток хотя бы одного из них снижает эффективность питательного препарата [4].

Для биоконверсии растительного сырья используются отходы пищевого промышленного и сельскохозяйственного производств [4–6].

Перечислим наиболее важные направления применения продуктов микробиологической переработки растительных отходов [6, 8]:

- получение протеиновых продуктов из растений для использования при кормлении животных;
- протеинизация целлюлозосодержащих продуктов методом микробиологической ферментации для получения белковой кормовой добавки;
- биотрансформация растительных целлюлозосодержащих отходов в этиловый спирт, как одного из потенциальных источников энергии;
- производство биогаза из растительных и сельскохозяйственных отходов с целью создания безотходных производств в сельском хозяйстве и пищевой промышленности;
- консервирование кормов непосредственно продуктами брожения (силосование).

Биотрансформация сельскохозяйственных отходов — зеленых растений, зерновых и отходов их переработки оказывает значительное влияние на сельскохозяйственное производство, в частности, может способствовать созданию безотходной технологии полного использования растительных отходов, решению проблемы получения белка из местных ресурсов и развитию технологии создания новых источников энергии. Все эти разработки обеспечат защиту окружающей среды от распространения загрязнений [5, 7, 8, 11].

Наиболее перспективным сырьем для ферментативной обработки считаются целлюлозосодержащие материалы, в которых доля нецеллюлозных компонентов мала и которые представляют собой вторичные продукты или отходы крупных производств [9, 10].

Силосование и сенажирование зеленой травяной массы — это методы микробиологического консервирования кормов, широко используемые на практике. Успехи микробиологической промышленности позволяют использовать такую травяную массу в качестве специальной закваски полисахаридов. В процессе силосования развитие определенных видов микроорганизмов на целлюлозосодержащих субстратах приводит к деструкции полисахаридов, приводящей к образованию органических веществ, которые могут усваивать сельскохозяйственные животные. Подобная ситуация возникает при ферментации сена, если использовать соответствующие ферментные препараты при закладке силоса (сена). Аналогичную технологию можно использовать при переработке соломы и других сельскохозяйственных масс [10, 12].

Подобные работы по консервации растительного сырья микробным белком ведутся в ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева». Существуют способы консервации влажного зерна с помощью химических консервантов и хранения влажного зерна (до 30 %) в герметичных емкостях типа траншей в атмосфере CO_2 [13, 17]. Таким образом, применение достижений биотехнологии позволяет более эффективно использовать урожай и сократить количество побочных продуктов и отходов.

Ферментативный гидролиз, представляющий собой расщепление полисахаридов, в частности целлюлозы, происходит под действием микробных внеклеточных целлюлолитических ферментных комплексов. Это медленный и сложный процесс, которому препятствует наличие лигнина и некоторых его гидролизатов в реакционной среде и т. п. [17, 18].

Химический гидролиз — это процесс расщепления углеводной части растений с помощью катализаторов минеральных кислот и щелочей. При обработке растительных отходов сырья кислотой лигнин практически не растворяется, а целлюлоза и гемицеллюлозы гидролизуются. При использовании щелочей в качестве катализаторов происходит частичное расщепление лигнина, не приводящее к полной деструкции целлюлозы и гемицеллюлоз. Это делает их более восприимчивыми к последующему ферментативному разрушению под действием микроор-

ганизмов, способных расти на таком субстрате. Следовательно, комбинация щелочной обработки целлюлозы и ферментативного гидролиза может быть перспективной [15, 19, 20].

Обычно концентрированная соляная кислота (~37...38 %) гидролизует целлюлозу очень медленно, поэтому для ускорения гидролиза используется соляная кислота с более высокой концентрацией (~41...42 %) [20]. Гидролиз концентрированной соляной кислотой характеризуется большим расходом кислоты. Кроме того, технологическому оборудованию требуется прочное кислотостойкое покрытие [9].

Обычно на производствах при гидролизе используется разбавленная серная кислота с концентрацией ~0,4...0,5 %. Гидролиз проводят при температуре 175...190 °C и повышенном давлении (~0,1...0,2 МПа). Этот способ требует большого расхода водяного пара. Выход целлюлозы в реакции гидролиза составляет 46...50 % массы сухого сырья. Существуют технологии гидролиза в реакторах периодического и непрерывного действия. Периодический метод представляет собой стационарный процесс, а непрерывный метод — подвижный. В случае использования непрерывного гидролиза растительного сырья, выход может составить до 53...56 %, а также привести к улучшению качества гидролизованного продукта и снижению затрат на 20...30 % [9, 17].

В настоящее время широко применяется в промышленности перколяционный метод гидролиза, представляющий собой процесс, в котором жидкая фаза проходит через неподвижную твердую фазу, и твердая фаза должна быть полностью погружена в жидкость. Технологии перколяционного гидролиза имеют модификации, согласно которым возможно изменение производительности устройств, а также повышение температуры процесса и снижение расхода кислотного катализатора [8, 17, 21, 22].

Использование базидиальных грибов для биотрансформации растительного сырья. До начала 1970-х годов основное внимание исследований по биodeградации древесных материалов сосредотачивалось на базидиальных грибах, вызывающих гниль древесины. Эти микроорганизмы можно подразделить на три группы: возбудители мягкой, бурой и белой гнили древесины. В последние годы было получено достаточное количество результатов научных исследований о биоконверсии лигнина. В частности, отдельные виды микроорганизмов *Corynebacterium*, *Agrobacterium*, *Pseudomonas*, *Klebsiella*, *Aerobacter* и *Enterobacter* могут использовать лигнин в качестве единственного источника углерода. Так, например, бактерии

штамма *Aerobacterium sp.* разлагают до 98 % древесного лигнина за 5 сут. [18].

Различные виды и формы микроскопических грибов применяются для производства белковых кормовых добавок, богатых витаминами, для получения антибиотиков, в некоторых странах из них получают микопротеины — белки пищевого назначения [17–20].

Сбалансированное кормление животных должно удовлетворять их потребность в незаменимых аминокислотах, вследствие чего будет повышаться коэффициент трансформации белков в животноводческую продукцию. Микробная биомасса является хорошей белковой добавкой для животных, в том числе птиц и рыб. На основе мицелия ксилотрофных базидиомицетов можно создавать витаминные и антиоксидантные премиксы для применения в различных отраслях животноводства [23–25].

Перспективный продуцент белка пищевого и кормового назначения — высшие базидиальные грибы, поскольку они отличаются высоким содержанием белковых соединений и высокими ростовыми показателями. По содержанию незаменимых аминокислот белок грибов приближается к белку животного происхождения. Его биомасса богата витаминами, особенно группы В, содержание нуклеиновых кислот — низкое, что делает грибы безвредными. Вместе с тем белок грибов богат лизином, основной аминокислотой, недостаточно содержащейся в белке зерновых культур [19, 20, 26–30].

Основные представители дереворазрушающих грибов. Дереворазрушающие грибы представляют собой обширную группу микроорганизмов, развивающихся на древесине и участвующих в ферментативном расщеплении лигноцеллюлозного комплекса древесины, т. е. это, собственно, ксилотрофные (питающиеся древесиной) организмы, участвующие в ее разложении. Они имеют важное значение в круговороте веществ и энергии в лесных экосистемах, осуществляя минерализацию древесины и способствуя формированию лесных почв. Вместе с тем дереворазрушающие грибы вызывают гниение древесины (белая и бурая гниль древесины), а также усыхание лесных насаждений. Кроме того, они разрушают круглый лес, пиломатериалы, шпалы и столбы, деревянные конструкции зданий и сооружений, причиняют огромный экономический ущерб, уничтожая в среднем 10...30 % заготавливаемой древесины [11, 12].

Дереворазрушающие грибы имеют уникальную способность питаться за счет прямого ферментативного расщепления лигноцеллюлозного комплекса древесины, что делает их един-

ственной группой организмов, способных к биологическому разложению древесины. Это небольшая по таксономическому разнообразию экологическая группа грибов: 900...1700 видов преимущественно порядков полипоровые или афиллофоровые (*Polyporales*) (57...75 %), и агариковые, или пластинчатые (*Agaricales*) (23...37 %) грибы. Все эти дереворазрушающие грибы относятся к отделу *Basidiomycota*, подотделу *Agaricomycotina* и поэтому имеют общее название — базидиальные дереворазрушающие или базидиальные ксилотрофные грибы [12].

Основными разрушителями древесины являются грибы, относящиеся к классу базидиомицетов. Ксилотрофные базидиомицеты — это микроорганизмы, при развитии которых на древесине образуются крупные плодовые тела (карпофоры), спорообразующий слой которых называют гименофором. Среди них выделяют ксилопаразитов, развивающихся на живой древесине и кустарниках. К ним относятся корневая губка (*Heterobasidion annosum*), паразитирующая на соснах и елях, а также ложный трутовик (*Phellinus igniarius*), развивающийся на лиственных породах древесины, преимущественно на осинах и ивах. Однако большая часть этой группы относится к ксилосапротрофам, микроорганизмам, развивающимся на мертвой древесине. К ним относятся, например, трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*), опенок осенний (*Armillariella mellea*) [12, 13].

Дереворазрушающие грибы образуют на поверхности древесины не только «воздушный» мицелий, но и другие вегетативные мицелиальные структуры. Основная форма размножения базидиомицетов — базидиоспоры. Они формируются в спорогенных клетках — базидиях, располагающихся в плодовых телах — базидиомах [12].

Дереворазрушающие грибы в процессе роста увлажняют древесину за счет воды, образующейся при расщеплении целлюлозы. Дереворазрушающие грибы относятся в основном к следующим группам: *Coniophora*, *Tyromyces*, *Zentinus*, *Serpula*, *Gloeophyllum*, *Trametes*, *Pleurotus*, *Schizophyllum* [12].

В процессе освоения древесных тканей дереворазрушающим грибом наблюдается процесс гниения, характер которого зависит от того, какими ферментами дереворазрушающий гриб воздействует на древесину, следовательно, от того, какие компоненты клеточных оболочек и в какой последовательности подвергаются биодеструкции. В начале воздействие дереворазрушающих грибов на древесину не приводит к ее внешним изменениям, а присутствие грибов мицелия в ней можно обнаружить только

под микроскопом. По мере развития грибного мицелия древесина изменяет свой естественный цвет и становится желто-красной, а затем происходит ее побурение. При этом плотность и прочность древесины постепенно снижаются, она становится легкой, мягкой, теряет вязкость. Гниль, вызывающую такие изменения, называют деструктивной [12, 13, 17, 18].

К грибам белой гнили относятся грибы порядка полипоровые (*Polyporales*), или афиллофоровые, отдела базидиомицетов (*Basidiomycota*). При их развитии древесина сохраняет свою форму и волокнистое строение, но при этом происходит осветление ее поверхности вплоть до светло-желтой или белой окраски. Такое биоразрушение древесины сопровождается уменьшением ее прочности и увеличением способности к набуханию. К грибам белой гнили относят, например, сосновую губку. Большинство из полипоровых грибов предпочитает листовенную древесину [12, 13, 17, 18].

Возбудители бурой гнили относятся к отделу базидиомицетов (*Basidiomycota*). Древесина под их воздействием буреет вследствие накопления в ней ароматических органических соединений с хромоформными группами, например хинонов, хинонметидов лигнина (ненасыщенных циклических сопряженных кетонов), карбоксильных групп и устойчивых феноксильных радикалов. Деструкция древесины сопровождается продольным сморщиванием и деформацией клеточных стенок; одновременно древесина становится хрупкой. К типичным возбудителям бурой гнили относят большинство домовых грибов, трутовики Швейница (серно-желтый и окаймленный), листовенничную губку [12].

В процессе развития мягкой гомогенной гнили дереворазрушающие грибы разрушают клеточную стенку древесины, в первую очередь вторичный слой с образованием темноокрашенных (шоколадного цвета) гумусовых веществ. При этом происходит постепенное разрушение внутренней структуры древесины, сопровождающееся трансформацией древесины в консистенцию густой пасты. Мягкую гниль вызывают некоторые аскомицеты — несовершенные грибы. Они разрушают как хвойную, так и листовенную древесину [12, 18].

Грибы белой гнили также способны разрушать широкий спектр таких поллютантов, как полихлорированные фенолы, нитро- и аминзамещенные фенолы, диоксины и т. п. Также они обладают уникальным свойством разлагать полициклические ароматические углеводороды (ПАУ). Например, они могут метаболизировать фенантрен, нафталин, антрацен, флюорантен, флюорен, пирен, бензапирен, бензаантрацен,

хризен, карбазол и мн. др. В отличие от бактерий они могут метаболизировать ПАУ с четырьмя и более конденсированными кольцами. В настоящее время неизвестны ПАУ, полностью устойчивые к деградации грибами белой гнили [12, 18].

Эти грибы, в отличие от утилизации лигнина, не только используют ПАУ как единственный источник углерода и энергии, но способны кометаболизировать их. Полная минерализация ПАУ грибами белой гнили ограничена и составляет, по данным разных авторов [19, 31], от 0,17 до 10 %. Большая часть этих веществ метаболизируется в гидрофильные гидроксилированные продукты, например дигидродиолы, хиноны и 2,2'-дифеновую кислоту — продукт расщепления ароматического кольца. Процесс расщепления ПАУ, так же, как и процесс разрушения лигнина, является окислительным и протекает наиболее интенсивно при pH 4,0...5,0 [18].

Современные исследования деградации ПАУ грибами белой гнили направлены на детальное изучение метаболических путей и вовлеченных в них ферментных систем. Способность к утилизации полициклических ароматических соединений этими грибами в основном связывают с их внеклеточной лигнинолитической ферментной системой [18, 19, 31].

Для прикрепления к твердому субстрату и сохранения внеклеточных ферментов вблизи поверхности гифов грибы используют особые структуры — гифальные чехлы, построенные из слизистых полисахаридов предположительно β -1,3-, β -1,6-глюканов [20, 32].

Цель работы

Цель работы — исследование компонентного состава листового опада березы, подверженного биоконверсии базидиальными грибами рода *Pleurotus*, и рассмотрение перспективы применения продукта биотрансформации в качестве кормовых добавок с содержанием белка.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовался лиственный опад березы. Пробы объекта исследования были отобраны в октябре 2021 г. (г. Мытищи, Московская область).

Культивирование грибов *Pleurotus ostreatus* осуществляли при температуре 25 °C до полного обрастания субстрата [33, 34].

Исследования химического состава субстратов листового опада до и после культивирования грибами *Pleurotus ostreatus* (вешенка

обыкновенная) проводили с использованием методик, принятых в биохимии и химии древесины.

Определение влажности листового опада проводилось гравиметрическим методом. Анализ основан на высушивании навески листового опада (около 1 г) после биодеструкции в стаканчике для взвешивания (бюксе), стеклянном или алюминиевом, до постоянной массы. Также проводился анализ листового опада березы на зольность. Методы определения зольности основаны на сжигании навески с последующим прокаливанием золы до постоянной массы [33].

Содержание целлюлозы определяли по методу Кюршнера и Хоффера или азотно-спиртовым методом, основанному на обработке листьев спиртовым (этанольным) раствором азотной кислоты. Лигнин нитруется и частично окисляется. Продукты нитрования и окисления растворяются в спирте. Гемичеселлюлозы гидролизуются (примерно на 2/3). Деструкция целлюлозы под действием азотной кислоты в спиртовой среде по сравнению с водной уменьшается. Предварительного экстрагирования органическими растворителями не требуется, так как экстрактивные вещества удаляются в ходе обработки [20, 35].

Для определения содержания лигнина в листовом опаде березы использовался метод Попова [20, 35]. Наиболее распространенные методы определения лигнина (сернокислотный и солянокислотный) заключаются в обработке листьев концентрированными минеральными кислотами, гидролизующими углеводную часть и переводящими ее в растворимые продукты. При обработке листьев раствором хлорида цинка в соляной кислоте выделяемый лигнин сохраняет свою структуру, легко отделяется от раствора фильтрованием. При этом время анализа значительно сокращается.

Содержание водорастворимых веществ определялось с помощью экстракции в холодной и горячей воде. Также методом экстракции определялось содержание веществ, растворимых в органических растворителях [14, 35].

Определение легкогидролизуемых полисахаридов проводили путем гидролиза сырья 2%-й соляной кислотой в течение 3 ч при кипячении [14, 35].

Для анализа листового опада березы на содержание определенных катионов использовали пробу золы, растворенную в концентрированной соляной кислоте. Полученный раствор анализировали на содержание микроэлементов качественными реакциями на катионы и определяли содержание микроэлементов спектрофотометрическим методом [35, 36].

Результаты и обсуждение

Опавшие листья древесных растений являются благоприятным субстратом для культивирования дереворазрушающих грибов, поскольку в своем составе содержат необходимые для развития компоненты [15, 37].

Т а б л и ц а 1

Компонентный состав лигноуглеводного комплекса в древесине березы, листовом опаде березы и листовом опаде с грибами *Pleurotus ostreatus*

Component composition of the lignocarbohydrate complex in birch wood, birch leaf litter and leaf litter with *Pleurotus ostreatus* fungus

Компонент	Древесина березы	Листовой опад березы	Листовой опад березы с грибами <i>Pleurotus ostreatus</i>
Состав лигноуглеводного комплекса, % (мас.)			
Углеводы	54,6	56,2	34,4
Целлюлоза	40,6	13,5	13,2
Легкогидролизуемые полисахариды	14,0	42,6	21,2
Лигнин	46,0	40,1	23,9

Для оценки возможности использования получаемого грибного продукта был исследован компонентный состав субстрата после биодеструкции (табл. 1). Все расчеты приведены на единицу массы абсолютно сухого сырья. Также проведен сравнительный анализ компонентного состава исходного листового опада с древесиной березы. Из представленных в табл. 1 данных видно, что компонентный состав листового опада березы коррелирует с компонентным составом древесины березы: общее содержание углеводов не изменяется. В листовом опаде на 30 % возрастает содержание экстрактивных веществ, а содержание лигниновых веществ снижается на 13 %.

Из табл. 1 видно, что компонентный состав субстрата после биодеструкции представлен как низкомолекулярными, так и высокомолекулярными соединениями. При культивировании происходит изменение биохимического состава субстрата. Убыль содержания компонентов в большей степени связана с конверсией экстрактивных веществ, легкогидролизуемых полисахаридов и лигнина. Листовой опад содержит необходимые для развития компоненты

Т а б л и ц а 2

Содержание растворимых экстрактивных веществ (% , мас.) в древесине березы, листовом опаде березы и листовом опаде с грибами *Pleurotus ostreatus*

The soluble extractive substances content (% , wt.) in birch wood, birch leaf litter and leaf litter with *Pleurotus ostreatus* fungi

Раствор	Древесина березы	Листовой опад березы	Листовой опад березы с грибами <i>Pleurotus ostreatus</i>
Холодная вода	14,3	24,4	21,0
Горячая вода	19,2	24,6	21,1
Спирто-бензольная смесь	1,0	10,7	3,9

Т а б л и ц а 3

Влажность и содержание минеральных веществ (% , мас.) в древесине березы, листовом опаде березы и листовом опаде с грибами *Pleurotus ostreatus*

Moisture and mineral content (% , wt.) in birch wood, birch leaf litter and leaf litter with *Pleurotus ostreatus* fungi

Показатель	Древесина березы	Листовой опад березы	Листовой опад березы с <i>Pleurotus ostreatus</i>
Относительная влажность	9	2,8	1,5
Коэффициент сухости	0,91	0,97	0,91
Зольность	2,45	6,3	9,5

вешенки обыкновенной: полисахариды 42,7 %, лигнинные вещества 40,1 %, минеральные вещества 6,3 %, экстрактивные вещества 3,5 %, основными из которых являются водорастворимые вещества 2,5 %.

В процессе биодеструкции субстрата грибы утилизируют экстрактивные вещества и легкогидролизуемые полисахариды, содержание которых снижается на 30 %. Общее содержание полисахаридов в результате биотрансформации уменьшается на 20 %, а лигнинных веществ на 16 %.

В процессе культивирования *P. ostreatus* происходит уменьшение содержания всех компонентов листовой древесины. Показано, что в

процессе культивирования микромицетов трансформировались преимущественно легкогидролизуемые полисахариды до низкомолекулярных веществ: их содержание снижалось на 30 %. Содержание лигнинных веществ уменьшилось на 16 % по сравнению с исходным субстратом. Таким образом, под действием ферментного комплекса штамма *P. ostreatus* биодеструкции подвергаются как углеводная составляющая сырья, так и лигнинные вещества. Общее содержание веществ лигноуглеводного комплекса в процессе биодеструкции снижается в 1,8 раза. Это свидетельствует о том, что грибной штамм *P. ostreatus* продуцирует комплекс ферментов (целлюлаз и оксидаз), позволяющих ему участвовать в биодеградации веществ лигноуглеводного комплекса и активно утилизировать постэкстракционный остаток листового субстрата.

После культивирования *P. ostreatus* в субстрате значительно уменьшается содержание экстрактивных веществ, их количество сокращается в 1,2 раза, а содержание водорастворимых веществ уменьшается на 3 %, спирторастворимых — на 7 % (табл. 2). Содержание минеральных веществ практически не изменяется (табл. 3).

Важным параметром оценки качества получаемых кормовых добавок является их безопасность по содержанию тяжелых металлов. Тяжелые металлы могут быть токсичными для животных, они обладают биоаккумулятивностью, а также снижают питательность выращенной кормовой продукции [22, 38, 39].

Для оценки качества получаемого продукта биотрансформации был проведен анализ исходного субстрата для культивирования на наличие некоторых тяжелых металлов: свинца, бария, меди и железа, а также кальция.

Для определения наличия различных микроэлементов в золе березового опада подготавливается раствор золы. Затем полученный раствор золы фильтруется и далее исследуется на содержание определенных ионов.

При проведении качественных реакций на содержание микроэлементов, положительные результаты были получены при исследовании раствора на содержание ионов кальция, а также на содержание ионов железа и меди.

Качественные реакции на определение содержания в субстрате ионов свинца и бария оказались отрицательными. Из этого следует, что содержание этих ионов минимальное, либо они отсутствуют.

В золе субстратов присутствуют железо, медь и кальций. В процессе культивирования происходит усвоение микроэлементов телом гриба *Pleurotus ostreatus* с последующим снижением их содержания (табл. 4).

Т а б л и ц а 4
Содержание микроэлементов
в золе листового опада березы

Microelements content in the birch leaf litter ash

Наименование элемента (катиона)	Предел обнаружения микроэлемента, мг/г		Содержание в субстрате, мг/г	
	зола	лиственный опад	до куль- тивиро- вания	после культиви- рования
Медь Cu ²⁺	4,08·10 ⁻²	5,3·10 ⁻³	7,2	5,8
Железо Fe ³⁺	1,15·10 ⁻²	1,5·10 ⁻³	199,9	166,0
Кальций Ca ²⁺	2,4	3,1·10 ⁻¹	22,0	18,0
Свинец Pb ²⁺	<2,65	<0,34	0,5	0,3
Барий Ba ²⁺	<2,25·10 ⁻¹	<2,9·10 ⁻²	<1,15·10 ⁻²	—

Анализируя данные, представленные в табл. 4, видно, что в золе субстратов присутствуют железо, медь и кальций. В процессе культивирования происходит усвоение этих элементов телом гриба *Pleurotus ostreatus* с последующим снижением их содержания. Содержание свинца в золе листового опада березы составляет меньше предела обнаружения микроэлемента [19, 40].

Содержание свинца в продукте биодеструкции штаммом грибов *P. ostreatus* на листовом опаде березы не превышает допустимого уровня в мясе и мясопродуктах (0,5 и 0,05 мг/кг соответственно), а также в кормах для непродуктивных животных [27, 37, 41–43].

Выводы

В результате проведенного исследования продукта был установлен компонентный состав листового опада березы. Листовой опад содержит все необходимые компоненты для развития грибов *Pleurotus ostreatus*: полисахариды 42,7 %, лигнинные вещества 40,1 %, минеральные вещества 6,3 %, экстрактивные вещества 3,5 %, основными из которых являются водорастворимые 2,5 %.

Установлено, при культивировании грибов *Pleurotus ostreatus* (вешенка обыкновенная) происходит изменение биохимического состава субстрата за счет утилизации в первую очередь растворимых экстрактивных веществ и легкогидролизуемых полисахаридов, содержание которых снижается на 30 % (мас.).

Качественный анализ золы листового опада на содержание микроэлементов показал при-

сутствие железа, меди и кальция и отсутствие ионов свинца и бария.

Содержание металлов в золе субстрата для культивирования грибов *Pleurotus ostreatus* не превышает норм предельно допустимых концентрации.

Полученные результаты свидетельствуют о возможности использования продукта биоконверсии опавших листьев березы в качестве белковой кормовой добавки без вреда для сельскохозяйственных животных.

Список литературы

- [1] Зябрева Н.В. Прямая биоконверсия целлюлозосодержащих материалов термофильными анаэробами: дис. ... канд. техн. наук. М., 2001. 197 с.
- [2] Чхенкели В.А. Биологические аспекты изучения и использования биологически активных веществ дереворазрушающего гриба *Coriolus Pubescens* (Shum.: Fr.) Quel: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск, 2006. 384 с.
- [3] Емцев В.Т., Мишустин Е.Н. Сельскохозяйственная микробиология: учебник для академического бакалавриата. М.: Юрайт, 2019. 197 с.
- [4] Дедков В.Н. Разработка биотехнологии кормового белка из растительного сырья: дис. ... канд. техн. наук. Воронеж, 2014. 146 с.
- [5] Бутова С.Н. Биотехнологическая деградация отходов растительного сырья. М.: Россельхозакадемия, 2004. 320 с.
- [6] Емцев В.Т., Мишустин Е.Н. Микробиология. М.: Юрайт, 2018. 428 с.
- [7] Елинов Н.П. Химическая микробиология. М.: Высшая школа, 1989. 448 с.
- [8] Машанов А.И., Величко Н.А., Ташлыкova Е.Е. Биоконверсия растительного сырья. Красноярск: Изд-во Красноярского ГАУ, 2014. 223 с.
- [9] Грачева И.М., Крявова А.Ю. Технология ферментных препаратов. М.: Элевар, 2000. 512 с.
- [10] Клячко Н.Л. Ферменты — биологические катализаторы: основные принципы действия // Соросовский образовательный журнал, 1997. № 3. С. 58–63
- [11] Замолотчиков Д.Г., Грабовский В.И., Курц В.А. Влияние объемов лесопользования на углеродный баланс лесов России: прогнозный анализ по модели CBM-CFS3 // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2014. № 1. С. 5–18.
- [12] Потыкалова М.В. Пороки древесины. Архангельск: Изд-во САФУ, 2011. 39 с.
- [13] Вережкин А.Н., Кононов Г.Н., Машута Н.П., Сердюкова Ю.В., Воликова А.С. Культивирование дереворазрушающих грибов рода *Phellinus* на древесине березы // Технология и оборудование для переработки древесины: науч. тр. М.: МГУЛ, 2016. Вып. 381. С. 85–88.
- [14] Меледина Т.В., Давыденко С.Г. Дрожжи *Saccharomyces cerevisiae*. Морфология, химический состав, метаболизм. СПб.: Изд-во Университета ИТМО, 2015. 88 с.
- [15] Тарнопольская В.В., Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Перспективы использования базидиальных грибов для получения кормовых продуктов // Хвойные бореальной зоны, 2016. Т. 37. № 5–6. С. 338–341.

- [16] Chen B., Perumal P., Illikainen M., Ye G. A review on the utilization of municipal solid waste incineration (MSWI) bottom ash as a mineral resource for construction materials // *J. of Building Engineering*, 2023, v. 71, pp.106–138.
- [17] Рабинович М.Л., Болобова А.В., Кондращенко В.И. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов: в 2 кн. Кн. I. Древесина и разрушающие ее грибы / под ред. М.Л. Рабиновича. М.: Наука, 2001. 264 с.
- [18] Семенова И.Г. Фитопатология. Дереворазрушающие грибы, гнили и патологические окраски древесины (определительные таблицы). М.: МГУЛ, 2008. 72 с.
- [19] Азаров В.И., Кононов Г.Н., Горячев Н.Л. Изучение компонентного состава микологически разрушенной древесины // *Технология и оборудование для переработки древесины: науч. тр. М.: МГУЛ*, 2012. Вып. 358. С. 126–131.
- [20] Кононов Г.Н. Дендрохимия. Химия, нанохимия и биогеохимия компонентов клеток, тканей и органов древесных растений. Т. I, II. М.: МГУЛ, 2015. 1111 с.
- [21] Мельникова Е.А., Тарченко Т.М., Миронов П.В. Использование глубинной биомассы мицелия *Pleurotus pulmonarius* в качестве посевного материала для выращивания плодовых тел // *Хвойные бореальной зоны*, 2013. Т. 31. № 3–4. С. 97–100.
- [22] Мамаева О.О., Исаева Е.В., Лоскутов С.Р., Плещенчик М.А. Компонентный состав продукта биодеструкции опавших листьев базидиальными грибами *Pleurotus pulmonarius* (штамм PP-3.2) // *Химия растительного сырья*, 2021. № 1. С. 277–285.
- [23] Кононов Г.Н., Вережкин А.Н., Сердюкова Ю.В., Жукова В.А. Древесина как химическое сырье. История и современность. IV. Делигнификация древесины как путь получения целлюлозы. Часть II // *Лесной вестник / Forestry Bulletin*, 2022. Т. 26. № 2. С. 69–84. DOI: 10.18698/2542-1468-2022-2-69-84.
- [24] Вережкин А.Н., Зуева Н.Н., Войводов К.И., Яковлева В.И., Березин И.В. Кинетический механизм многосубстратных обратимых реакций в гетерогенных биокаталитических системах // *Биохимия*, 1986. Т. 51. № 3. С. 395–403.
- [25] Гелес И.С. Древесное сырье — стратегическая основа и резерв цивилизации. Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра РАН, 2007. 499 с.
- [26] Li A.-H., Yuan F.-X., Groenewald M., Bensch K., Yurkov A.M., Li K., Han P.-J., Guo L.-D., Aime M.C., Sampaio J.P., Jindamorakot S., Turchetti B., Inacio J., Fungsin B., Wang Q.-M. Diversity and phylogeny of basidiomycetous yeasts from plant leaves and soil: Proposal of two new orders, three new families, eight new genera and one hundred and seven new species // *Studies in Mycology*, 2020, v. 96, pp. 17–140.
- [27] Маркова М.Е., Урьяш В.Ф., Степанова Е.А., Груздева А.Е., Гришатов Н.В., Демарин В.Т., Туманова А.Н. Сорбция тяжелых металлов высшими грибами и химином разного происхождения в опытах *in vitro* // *Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология. Нижний Новгород: Изд-во ННГУ*, 2008. № 6. С. 1118–124.
- [28] Zhenju B., Xinqi G., Jing Z., Yafang L., Li Y. Antifungal activity of heat-treated wood extract against wood decay fungi // *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2024, v. 193, pp. 1043–1058.
- [29] Wenjing Z., Zhiyang D., Tianyi L., Jianfen L., Jun L. Fermentation with edible mushroom mycelia improves flavor characteristics and techno-functionalities of soybean protein // *Food Bioscience*, 2024, v. 59, pp. 1023–1041.
- [30] Hakan B., Hilal Y., Hale Ö., Candan T., Hyunchae J., Kaichang L., Kimberly M., Hanshu D., Feng X. Purification and characterization of manganese peroxidase from wood-degrading fungus *Trichophyton rubrum* LSK-27 // *Enzyme and Microbial Technology*, 2004, v. 34, pp. 87–92.
- [31] Embacher J., Zeilinger S., Kirchmair M., Luis M., Rodriguez-R., Neuhauser S. Wood decay fungi and their bacterial interaction partners in the built environment — A systematic review on fungal bacteria interactions in dead wood and timber // *Fungal Biology Reviews*, 2023, v. 45, pp. 100–113.
- [32] Du H., Ayouz M., Lv P., Perré P. A lattice-based system for modeling fungal mycelial growth in complex environments // *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 2018, v. 511, pp. 191–206.
- [33] Азаров В.И., Винославский В.А., Кононов Г.Н. Лабораторный практикум по химии древесины и синтетических полимеров. М.: МГУЛ, 2006. 248 с.
- [34] Йенсен В., Илвессало-Пряффли М.С., Норин Т. Химия древесины. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 399 с.
- [35] Кононов Г.Н. Химия древесины и ее основных компонентов. М.: МГУЛ, 1999. 247 с.
- [36] Алексеев В.Н. Курс качественного химического полумикроанализа. М.: Химия, 1973. 584 с.
- [37] Решетникова И.А., Газарян И.Г., Вережкин А.Н., Фечина В.А., Мирошниченко Т.Г., Егоров А.М. Поиск грибов-продуцентов пероксидазы // *Микробиология и фитопатология*, 1992. Т. 26. № 5. С. 383–387.
- [38] Vitiello L., Salzano de Luna M., Ambrogi V., Filippone G. A simple rheological method for the experimental assessment of the fiber percolation threshold in short fiber biocomposites // *Composites Science and Technology*, 2024, v. 245, pp. 1103–1110.
- [39] Wojno S., Ahlinder A., Altskär A., Stading M., Abitbol T., Kádár R. Percolation and phase behavior in cellulose nanocrystal suspensions from nonlinear rheological analysis // *Carbohydrate Polymers*, 2023, v. 15, pp. 1206–1211.
- [40] Radhika N., Sachdeva S., Kumar M. Lignin depolymerization and biotransformation to industrially important chemicals/biofuels // *Fuel*, 2022, v. 312, pp. 1215–1229.
- [41] Wang Y., Zhang Zh., Fan H., Wang J. Wood carbonization as a protective treatment on resistance to wood destroying fungi // *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2018, v. 129, pp. 42–49.
- [42] Mishra V. Jana A., Jana M., Gupta A. Enhancement in multiple lignolytic enzymes production for optimized lignin degradation and selectivity in fungal pretreatment of sweet sorghum bagasse // *Bioresource Technology*, 2017, v. 236, pp. 49–59.

Сведения об авторах

Веревкин Алексей Николаевич✉ — канд. хим. наук, доцент, МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), verevkin@bmstu.ru

Кононов Георгий Николаевич — канд. техн. наук, доцент, МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), академик РАЕН, уч. секретарь секции «Химия и химическая технология древесины» РХО им. Д.И. Менделеева, kononov@bmstu.ru

Поступила в редакцию 16.02.2024.

Одобрено после рецензирования 20.09.2024.

Принята к публикации 05.02.2025.

APPLICATION OF THE LEAF LITTER BIOTRANSFORMATION PRODUCT BY BASIDIAL FUNGI

A.N. Verevkin✉, **G.N. Kononov**

BMSTU (Mytishchi branch), 1, 1st Institutskaya st., 141005, Mytishchi, Moscow reg., Russia

verevkin@bmstu.ru

The possibility of using the biotransformation product of leaf litter by basidium fungi as protein feed additives is considered. Various microorganisms, such as bacteria, yeast, actinomycetes, and fungi, are used for biotransformation of carbohydrates from plant waste. Methods of bioconversion of cellulose-lignin materials are analyzed. The characteristics of basidium fungi used for biotransformation of raw plant materials are given. Individual representatives species of wood-destroying fungi and their enzymatic system are characterized. The ability of wood-destroying fungi to feed due to direct enzymatic cleavage of the lignocellulose complex of wood is shown to lead to a change in the component composition of the biotransformation product of plant raw materials. Data on the component composition of tree greens are presented. The component composition of the substrate after cultivation of *Pleurotus ostreatus* was investigated. The content of necessary components in leaf litter for the development of *Pleurotus ostreatus* (oyster mushroom) has been established. During cultivation, fungi utilize extractive substances and easily hydrolyzable polysaccharides of the substrate. After cultivation of *Pleurotus ostreatus*, the total content of extractive substances in the substrate decreases, the total content of polysaccharides decreases by 20 % as a result of biotransformation, and lignin substances by 16 %. The mineral content is practically unchanged. The ash of the substrates contains iron, copper and calcium. During cultivation, they are absorbed by the body of the fungus *Pleurotus ostreatus*, followed by a decrease in their content in the biodegradation product of leaf litter. The lead content in the biodegradation product of the *Pleurotus ostreatus* strain on birch leaf litter does not exceed the permissible level for products and feed additives. The obtained results indicate the possibility of using fallen birch leaves as biotechnological raw materials.

Keywords: wood-destroying fungi, mycologically destroyed wood, lignocarbohydrate complex

Suggested citation: Verevkin A.N., Kononov G.N. *Primenenie produkta biotransformatsii listovogo opada bazidial'nykh gribami* [Application of the leaf litter biotransformation product by basidial fungi]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2025, vol. 29, no. 2, pp. 107–119. DOI: 10.18698/2542-1468-2025-2-107-119

References

- [1] Zyabreva N.V. *Pryamaya biokonversiya tsellyulozoderzhashchikh materialov termo-fil'nykh anaerobami* [Direct bioconversion of cellulose-containing materials by thermophilic anaerobes]. Diss. Cand. Sci. (Tech.). Moscow, 2001, 197 p.
- [2] Chkhenkeli V.A. *Bioekologicheskie aspekty izucheniya i ispol'zovaniya biologicheskikh aktivnykh veshchestv derevorazrushayushchego гриба Coriolus Pubescens* (Shum.: Fr.) Quel [Bioecological aspects of the study and use of biologically active substances of the wood-decaying fungus *Coriolus Pubescens* (Shum.: Fr.) Quel.]. Abstract Diss. Dr. Sci. (Biol.). Irkutsk, 2006, 384 p.
- [3] Emtsev V.T., Mishustin E.N. *Sel'skokhozyaystvennaya mikrobiologiya* [Agricultural microbiology]. Moscow: Yurayt, 2019, 197 p.
- [4] Dedkov V.N. *Razrabotka biotekhnologii kormovogo belka iz rastitel'nogo syr'ya* [Development of biotechnology for feed protein from plant raw materials]. Diss. Cand. Sci. (Tech.). Voronezh, 2014, 146 p.

- [5] Butova S.N. *Biotehnologicheskaya degradatsiya otkhodov rastitel'nogo syr'ya* [Biotechnological degradation of waste plant materials]. Moscow: Russian Agricultural Academy, 2004, 320 p.
- [6] Emtsev V.T., Mishustin E.N. *Mikrobiologiya* [Microbiology]. Moscow: Yurayt, 2018, 428 p.
- [7] Elinov N.P. *Khimicheskaya mikrobiologiya*. [Chemical microbiology]. Moscow: High School, 1989, 448 p.
- [8] Mashanov A.I., Velichko N.A., Tashlykova E.E. *Biokonversiya rastitel'nogo syr'ya* [Bioconversion of plant raw materials. Study manual]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk state agrarian university, 2014, 223 p.
- [9] Gracheva I.M., Kryavova A.Yu. *Tekhnologiya fermentnykh preparatov* [Technology of enzyme preparations]. Moscow: Elevar, 2000, 512 p.
- [10] Klyachko N.L. *Fermenty — biologicheskie katalizatory: osnovnye printsipy deystviya* [Enzymes — biological catalysts: basic principles of action]. Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal [Soros Educational J.], 1997, no. 3, pp. 58–63.
- [11] Zamolodchikov D. G., Grabovsky V. I., Kurts V. A. *Vliyanie ob'emov lesopol'zovaniya na uglerodnyy balans lesov Rossii: prognoznnyy analiz po modeli CBM-CFS3* [The influence of forest use volumes on the carbon balance of Russian forests: forecast analysis using the CBM-CFS3 model]. Trudy Sankt-Peterburgskogo NII lesnogo khozyaystva [Proceedings St. Petersburg scientific research Institute of Forestry], 2014, no. 1, pp. 5–18.
- [12] Potykalova M.V. *Poroki drevesiny* [Defects of wood]. Arkhangel'sk: SAFU, 2011, 39 p.
- [13] Verevkin A.N., Kononov G.N., Mashuta N.P., Serdyukova Yu.V., Volikova A.S. *Kul'tivirovanie derevorazrushayushchikh gribov roda Phellinus na drevesine berezy* [Cultivation of wood-decaying fungi of the genus *Phellinus* on birch wood]. Tekhnologiya i oborudovanie dlya pererabotki drevesiny: nauchnye trudy [Technology and equipment for wood processing: scientific works]. Moscow: MGUL, 2016, v. 381, pp. 85–88.
- [14] Meledina T.V., Davydenko S.G. *Drozhzhi Saccharomyces cerevisiae. Morfologiya, ximicheskij sostav, metabolizm* [Yeast *Saccharomyces cerevisiae*. Morphology, chemical composition, metabolism]. St. Petersburg: ITMO University, 2015, 88 p.
- [15] Tarnopolskaya V.V., Alaudinova E.V., Mironov P.V. *Perspektivy ispol'zovaniya bazi-dial'nykh gribov dlya polucheniya kormovykh produktov* [Prospects for using basidiomycetes to produce feed products]. Khvoynye boreal'noy zony [Conifers of the boreal zone], 2016, t. 37, no. 5–6, pp. 338–341.
- [16] Chen B., Perumal P., Illikainen M., Ye G. A review on the utilization of municipal solid waste incineration (MSWI) bottom ash as a mineral resource for construction materials. J. of Building Engineering, 2023, v. 71, pp. 106–138.
- [17] Rabinovich M.L., Bolobova A.V., Kondrashchenko V.I. *Teoreticheskie osnovy biotekhnologii drevesnykh kompozitov: v 2 kn. Kn. I. Drevesina i razrushayushchie ee griby* [Theoretical foundations of biotechnology of wood composites], in 2 books. Book I. Wood and fungi that destroy it. Moscow: Nauka [Science], 2001, 264 p.
- [18] Semenkova I.G. *Fitopatologiya. Derevorazrushayushchie griby, gnili i patologicheskie okraski drevesiny (opredelitel'nye tablitsy)* [Plant pathology. Wood-destroying fungi, rot and pathological colors of wood (identification tables)]. Moscow: MGUL, 2008, 72 p.
- [19] Azarov V.I., Kononov G.N., Goryachev N.L. *Fitopatologiya. Derevorazrushayushchie griby, gnili i patologicheskie okraski drevesiny (opredelitel'nye tablitsy)* [Phytopathology. Wood-destroying fungi, rot and pathological colors of wood (identification tables)]. Tekhnologiya i oborudovanie dlya pererabotki drevesiny: nauchnye trudy [Technology and equipment for wood processing: scientific works]. Moscow: MGUL, 2012, v. 358, pp. 126–131.
- [20] Kononov G.N. *Dendrokhimiya. Khimiya, nanokhimiya i biogeokhimiya komponentov kletok, tkaney i organov drevesnykh rasteniy* [Dendrochemistry. Chemistry, nanochemistry and biogeochemistry of components of cells, tissues and organs of woody plants]. V. I, II. Moscow: Moscow State Publishing House University of Forests, 2015, 1111 p.
- [21] Melnikova E.A., Tarchenkova T.M., Mironov P.V. *Ispol'zovanie glubinnoy biomassy mitseliya Pleurotus pulmonarius v kachestve posevnogo materiala dlya vyrashchivaniya plodovykh tel* [Use of deep biomass of *Pleurotus pulmonarius* mycelium as seed material for growing fruiting bodies]. Khvoynye boreal'noy zony [Conifers of the boreal zone], 2013, t. 31, no. 3–4, pp. 97–100.
- [22] Mamaeva O.O., Isaeva E.V., Loskutov S.R., Plyashechnik M.A. *Komponentnyy sostav produkta biodestruktsii opavshikh list'ev bazidial'nykh gribami Pleurotus pulmonarius (shtamm RR-3.2)* [Component composition of the product of biodestruction of fallen leaves by basidiomycetes *Pleurotus pulmonarius* (strain PP-3.2)]. Khimiya rastitel'nogo syr'ya [Chemistry of plant materials], 2021, no. 1, pp. 277–285.
- [23] Kononov G.N., Verevkin A.N., Serdyukova Ju.V., Zhukova V.A. *Drevesina kak khimicheskoe syr'e. Istoriya i sovremennost'. IV. Delignifikatsiya drevesiny kak put' polucheniya tsellyulozy. Chast' II* [Wood as chemical raw material. History and modernity. IV. Wood delignification as a way to produce cellulose. Part II]. Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin, 2022, vol. 26, no. 2, pp. 69–84. DOI: 10.18698/2542-1468-2022-2-69-84etin, 2019. T. 23. № 5. pp. 95–100. DOI: 10.18698/2542-1468-2019-5-95-100
- [24] Verevkin A.N., Zueva N.N., Voyvodov K.I., Yakovleva V.I., Berezin I.V. *Kineticheskiy mekhanizm mnogosubstratnykh obratimyykh reaktsiy v geterogennykh biokataliticheskikh sistemakh* [Kinetic mechanism of multisubstrate reversible reactions in heterogeneous biocatalytic systems]. Biokhimiya [Biochemistry], 1986, t. 51, no. 3, pp. 395–403.
- [25] Geles I.S. *Drevesnye resursy — strategicheskaya osnova i rezerv tsivilizatsii* [Wood resources are the strategic basis and reserve of civilization]. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 2007, 499 p.
- [26] Li A.-H., Yuan F.-X., Groenewald M., Bensch K., Yurkov A.M., Li K., Han P.-J., Guo L.-D., Aime M.C., Sampaio J.P., Jindamorakot S., Turchetti B., Inacio J., Fungsin B., Wang Q.-M. Diversity and phylogeny of basidiomycetous yeasts from plant leaves and soil: Proposal of two new orders, three new families, eight new genera and one hundred and seven new species. Studies in Mycology, 2020, v. 96, pp. 17–140.
- [27] Markova M.E., Uryash V.F., Stepanova E.A., Gruzdeva A.E., Grishatova N.V., Demarin V.T., Tumanova A.N. *Sorbtsiya tyazhelykh metallov vysshimi gribami i khiminom raznogo proiskhozhdeniya v opytakh invitro* [Sorption of heavy

- metals by higher fungi and chymines of various origins in invitro experiments]. Vestnik NNGU [Bulletin of Nizhny Novgorod State University]. Seriya Biologiya [Biology Series]. Nizhny Novgorod: NNGU, 2008, no. 6, pp. 1118–124.
- [28] Zhenju B., Xinqi G., Jing Z., Yafang L., Li Y. Antifungal activity of heat-treated wood extract against wood decay fungi. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2024, v. 193, pp. 1043–1058.
- [29] Wenjing Z., Zhiyang D., Tianyi L., Jianfen L., Jun L. Fermentation with edible mushroom mycelia improves flavor characteristics and techno-functionalities of soybean protein. *Food Bioscience*, 2024, v. 59, pp. 1023–1041.
- [30] Hakan B., Hilal Y., Hale Ö., Candan T., Hyunchae J., Kaichang L., Kimberly M., Hanshu D., Feng X. Purification and characterization of manganese peroxidase from wood-degrading fungus *Trichophyton rubrum* LSK-27. *Enzyme and Microbial Technology*, 2004, v. 34, pp. 87–92.
- [31] Embacher J., Zeilinger S., Kirchmair M., Luis M., Rodriguez-R., Neuhauser S. Wood decay fungi and their bacterial interaction partners in the built environment — A systematic review on fungal bacteria interactions in dead wood and timber. *Fungal Biology Reviews*, 2023, v. 45, pp. 100–113.
- [32] Du H., Ayouz M., Lv P., Perré P. A lattice-based system for modeling fungal mycelial growth in complex environments. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 2018, v. 511, pp. 191–206.
- [33] Azarov V.I., Vinoslavsky V.A., Kononov G.N. *Laboratornyy praktikum po khimii drevesiny i sinteticheskikh polimerov* [Laboratory workshop on the chemistry of wood and synthetic polymers]. Moscow: MGUL, 2006, 248 p.
- [34] Jensen V., Ilvessalo-Pryaffli M. S., Norin T., etc. *Khimiya drevesiny* [Chemistry of wood]. Moscow: Lesn. prom-st, 1982, 399 p.
- [35] Kononov G.N. *Khimiya drevesiny i ee osnovnykh komponentov* [Chemistry of wood and its main components]. Moscow: MSFU, 1999, 247 p.
- [36] Alekseev V.N. *Kurs kachestvennogo khimicheskogo polumikroanaliza* [Course of qualitative chemical semi-microanalysis]. Moscow: Khimiya (Chemistry), 1973, 584 p.
- [37] Reshetnikova I.A., Gazaryan I.G., Verevkin A.N., Fechina V.A., Miroshnichenko T.G., Egorov A.M. *Poisk gribov-produtsentov peroksidazy* [Search for peroxidase-producing fungi]. *Mikrobiologiya i fitopatologiya* [Microbiology and phytopathology], 1992, t. 26, no. 5, pp. 383–387.
- [38] Vitiello L., Salzano de Luna M., Ambrogi V., Filippone G. A simple rheological method for the experimental assessment of the fiber percolation threshold in short fiber biocomposites. *Composites Science and Technology*, 2024, v. 245, pp. 1103–1110.
- [39] Wojno S., Ahlinder A., Altskär A., Stading M., Abitbol T., Kádár R. Percolation and phase behavior in cellulose nanocrystal suspensions from nonlinear rheological analysis. *Carbohydrate Polymers*, 2023, v. 15, pp. 1206–1211.
- [40] Radhika N., Sachdeva S., Kumar M. Lignin depolymerization and biotransformation to industrially important chemicals/biofuels. *Fuel*, 2022, v. 312, pp. 1215–1229.
- [41] Wang Y., Zhang Zh., Fan H., Wang J. Wood carbonization as a protective treatment on resistance to wood destroying fungi. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2018, v. 129, pp 42–49.
- [42] Mishra V. Jana A., Jana M., Gupta A. Enhancement in multiple lignolytic enzymes production for optimized lignin degradation and selectivity in fungal pretreatment of sweet sorghum bagasse. *Bioresource Technology*, 2017, v. 236, pp. 49–59.

Authors' information

Verevkin Aleksey Nikolayevich✉ — Cand. Sci. (Chem.), Associate Professor of the BMSTU (Mytishchi branch), verevkin@bmstu.ru

Kononov Georgy Nikolaevich — Dr. Sci. (Tech.), Associate Professor of the BMSTU (Mytishchi branch), Academician of the Russian Academy of Natural Sciences, academician, Secretary of the Section «Chemistry and Chemical Technology of Wood» of the D.I. Mendeleev Russian Chemical Society, kononov@bmstu.ru

Received 16.02.2024.

Approved after review 20.09.2024.

Accepted for publication 05.02.2025.

Вклад авторов: все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article
The authors declare that there is no conflict of interest