

МИКОЛИЗ ДРЕВЕСИНЫ, ЕГО ПРОДУКТЫ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ**II. БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ****МИКОЛОГИЧЕСКОГО РАЗРУШЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ****Г.Н. Кононов, А.Н. Веревкин, Ю.В. Сердюкова, В.Д. Зайцев**

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

kononov@mgul.ac.ru

Рассмотрены некоторые вопросы биологии дереворазрушающих грибов: питание, рост, размножение и развитие как ксилофитов. Приведена классификация гнилей, образованных действием дереворазрушающих грибов по месту их расположения в древесном растении и по характеру разрушения древесины. Даны характеристики стадий микологического разрушения древесины с точки зрения изменения ее морфологии. Показано влияние изменения макро-структуры микологически разрушенной древесины на ее физические свойства.

Ключевые слова: грибы-паразиты, сапрофиты, споры, гифы, мицелий, бурая, белая, пестрая гнили

Ссылка для цитирования: Кононов Г.Н., Веревкин А.Н., Сердюкова Ю.В., Зайцев В.Д. Миколиз древесины, его продукты и их использование. II. Биолого-морфологические процессы микологического разрушения древесины // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2020. Т. 24. № 5. С. 89–96.

DOI: 10.18698/2542-1468-2020-5-89-96

Все грибы, в том числе дереворазрушающие, не являются фотосинтезирующими организмами, поэтому для их жизнедеятельности необходимы питательные вещества. Вещества, обеспечивающие развитие всех видов дереворазрушающих грибов, находятся непосредственно в древесине — это олигомерные компоненты лигно-углеводного комплекса, образующие клеточную стенку прозенхимных клеток, крахмал, низкомолекулярные сахара и другие соединения, содержащиеся в вакуолях паренхимных клеток. Полисахариды и лигнин клеточных стенок непригодны для питания грибов, но с помощью ферментов, выделяемых гифами грибов, они превращаются в низкомолекулярные растворимые и легкоусвояемые соединения [1].

Для оптимального развития большинства грибов влагосодержание древесины должно быть значительно выше точки насыщения волокна. При низком влагосодержании развитие грибов сильно замедляется, а при его значении ниже 20 % полностью прекращается. Гриб может оставаться в состоянии покоя некоторое время, однако при восстановлении необходимого для его развития влагосодержания древесины он «оживает». Иногда состояние покоя грибов может измеряться десятилетиями.

Для развития дереворазрушающих грибов необходим доступ воздуха, причем в количестве не менее 20 % объема древесины. Установлена зависимость между количеством воздуха и воды в древесине и ее восприимчивостью к миколизу. Так, в древесине, полностью насыщенной водой и при отсутствии воздуха, грибы не развиваются. Это характерно для затопленной и находящейся глубоко в земле древесины. Вследствие недостат-

ка воздуха древесина затопленных свайных оснований, поддерживающих каменные фундаменты мостов и зданий, не поражается грибами и служит сотни лет. Не разрушается древесина грибами также и в процессе ее «морения» [2].

Оптимальная температура для развития большинства грибов составляет от 20 до 36 °С. При влажности воздуха 100 % большинство грибов гибнет, как и при температуре от 50 до 70 °С, а в сухом воздухе эта температура может даже превышать 100 °С. При низких значениях температуры деятельность грибов сильно замедляется, а при температуре ниже –5 °С они погибают. Тем не менее, вследствие низкой теплопроводности древесины грибной мицелий, находящийся в ее толще, не погибает при более низких значениях температуры.

Заболонь у большинства древесных пород более восприимчива к гниению, в отличие от ядра, достаточно стойкого к такому разрушению. Большая природная стойкость ядра объясняется химическими изменениями, которые протекают в древесине и связаны с переходом заболони в ядро, т. е. отмиранием протоплазмы паренхимных клеток с образованием экстрактивных веществ, токсичных по отношению к грибам, и их накоплением в ядровой древесине. К таким веществам относятся различные компоненты эфирных масел, терпены, танины и другие соединения. В случае отсутствия таких соединений микологическому разрушению подвержено и ядро [3].

Цель работы

Цель работы — анализ морфологических изменений древесины при ее микологическом

разрушении вследствие биологических особенностей дереворазрушающих грибов и влияния их деятельности на физические свойства древесины.

Материалы и методы

Споры грибов, попадая на поверхность древесины, при благоприятных условиях прорастают, наружная оболочка споры разрывается и из споры начинает расти гифа, которая быстро и обильно разветвляется и образует очень тонкий первичный мицелий, состоящий из тонкостенных гиф, содержащих многочисленные отдельные клетки, как правило, с одним ядром.

При встрече вершинных клеток двух первичных мицелиев, возникших из разных спор, осуществляется их слияние. Появляется вторичный мицелий, все клетки которого имеют по два ядра, являющийся собственно вегетативной стадией всех базидиальных грибов, к которым относится большинство дереворазрушающих грибов (рис. 1) [4].

Вторичный мицелий бывает двух типов: глубинный и поверхностный. Глубинный мицелий, проникающий вглубь древесины, откуда он получает необходимые элементы питания, состоит из тонкостенных морфологически не отличающихся друг от друга гиф с большим содержанием цитоплазмы.

Поверхностный мицелий состоит обычно из более широких и толстостенных гиф, он разрастается на поверхности древесины, распространяясь по все большей площади. Из гиф поверхностного мицелия могут возникать жгутовидные образования — ризоморфы или кожистые пленки — сирроции, образующиеся не только на поверхности, но и под корой, а также в трещинах древесины (рис. 2) [5].

Плодовые тела грибов образуются плотным сплетением гиф вторичного мицелия. У плодовых тел базидиомицетов, обычно на их нижней стороне, гифы образуют особый слой — гименофор, в котором они булавовидно заканчиваются и превращаются в так называемые базидии. В виде исключения гименофор может возникнуть на верхней стороне плодового тела. На базидиях образуются базидиоспоры, обычно четыре, реже две, сидящие на стеригмах (стволиках).

После созревания от гименофора отделяется большое количество спор. Так, домовый гриб (*Merulius lacrymans*), отличающийся особенно обильным спорообразованием, выделяет в течение нескольких дней с каждого квадратного сантиметра гименофора в среднем 6000 спор ежеминутно. Жизнеспособность спор неодинакова. Виды рода *Stereum* сохраняют способность прорастания спор только в течение нескольких недель, тогда как споры домового гриба (*Merulius lacrymans*) остаются живыми в течение трех лет [5].

Распространение спор осуществляется с помощью ветра, насекомых и других факторов. В лесных насаждениях споры разносятся также дождем. На ветвях и листьях деревьев всегда много грибных спор. На одной сосновой хвоинке было обнаружено 85 спор разных видов грибов. В течение одного года количество и видовой состав спор изменяются, что зависит также и от санитарного состояния леса.

Грибы-сапрофиты заражают мертвую древесину. Местами для проникновения грибной инфекции в срубленные деревья являются торцы стволов и раны после обрубки сучьев; у окоренных бревен, как и у пиломатериалов, заражение возможно по всей поверхности.

Для грибов-паразитов или сапрофитов, которые заражают и растущие деревья, должен быть открыт путь внутрь ствола. Споры могут проникать в древесину через раны, остающиеся после отмирания и обрубки сучьев, обдиры коры, повреждения корней и пр. Способ заражения может быть пассивным — с помощью ветра, воды и т. п. или активным — насекомыми, иными представителями животного мира [5].

Результаты и их обсуждение

В зависимости от места проникновения спор дереворазрушающих грибов в древесину гнили подразделяются на корневые, стволовые и вершинные (рис. 3).

Корневые (комлевые) гнили возникают в корнях и могут доходить до комля дерева. Они представляют непосредственную опасность для жизни древесного растения, нанося биологический вред, способствуя распаду древостоев и образованию очагов микологического заражения леса [7].

Стволовые гнили появляются и распространяются либо в срединной, либо в комлевой части ствола. Из комля гниль нередко переходит в корни. Стволовые гнили причиняют наибольший технический вред, увеличивая количество некондиционной древесины.

Вершинные гнили возникают в вершинной части ствола или в пределах кроны, позднее распространяясь вниз по стволу. Они не представляют серьезной угрозы для жизни дерева и мало влияют на выход деловой древесины.

На поперечном разрезе ствола различают: ядровые, или центральные, заболонные, или периферические, и ядрово-заболонные, или смешанные гнили.

В зависимости от особенностей процесса микологического разрушения древесины выделяют два его основных типа: деструктивный и коррозионный.

Деструктивный тип микологического разрушения вызывают целлюлозоразрушающие грибы, в результате образуется бурая гниль. Вследствие

изменения объема древесины, пораженная грибами бурой гнили, растрескивается, иногда распадается на отдельные призматические фрагменты, становится хрупкой, крошится и даже растирается в порошок.

Коррозионный тип микологического разрушения вызывают лигнинразрушающие грибы, в результате образуется белая гниль. Миколиз сопровождается формированием многочисленных отверстий, которые проделывают гифы гриба в клеточных стенках. Поэтому в древесине можно заметить пустоты в виде ямок, «чечевиц» и отверстий. На внутренней стороне ямок возникают выцветы или белые пятна целлюлозы. Объем древесины при этом типе разрушения практически не уменьшается, но резко снижается ее плотность, она сохраняет определенную пластичность и может расщепляться на волокна [8].

Встречается и смешанный тип гниения — коррозионно-деструктивный, когда ферментативный аппарат грибов в равной мере направлен на разрушение и углеводов, и лигнинных комплексов, когда образуется пестрая (сетчатая) гниль.

Каждому типу микологического разрушения характерна определенная окраска: при его деструктивном типе наиболее часто наблюдается бурая, красновато-коричневая, темно-коричневая (бурая гниль) окраска разрушаемой древесины; при коррозионном — светло-желтая, мраморная, белая (белая гниль), при коррозионно-деструктивном — светло-коричневая (пестрая гниль).

Миколиз древесины сопровождается изменением ее анатомического строения и физических свойств. Для деструктивного типа характерна призматическая, кубическая, трещиноватая, порошкообразная и пылевидная (бурая гниль) структура гнилей; при коррозионном типе образуется ямчатая, волокнистая, ямчато-волокнистая структура (белая гниль), при коррозионно-деструктивном — ситовидная структура (пестрая гниль) [9, 10].

Коррозионную гниль в основном вызывают грибы-паразиты, а деструктивную — грибы-сапрофиты.

В зависимости от глубины процесса различают три основные стадии микологического разрушения древесины:

I) *начальную*, которая характеризуется появлением цветных пятен и полос, при этом первоначальную структуру и прочность древесины сохраняет, изменяется только ее цвет, чаще всего в сторону потемнения, причем пронизывают древесину гифы грибов; диагностика гнили на этой стадии затруднена;

II) *развитую*, которая характеризуется появлением видимых нарушений в структуре: пятен, полос, иногда черных извилистых линий; в клет-



Рис. 1. Гифы вторичного мицелия в пестрой гнили ели
Fig. 1. Hyphae of surface mycelium in mottled rot of spruce



Рис. 2. Сироции в бурой гнили ясеня
Fig. 2. Syrocy in the rot of ash

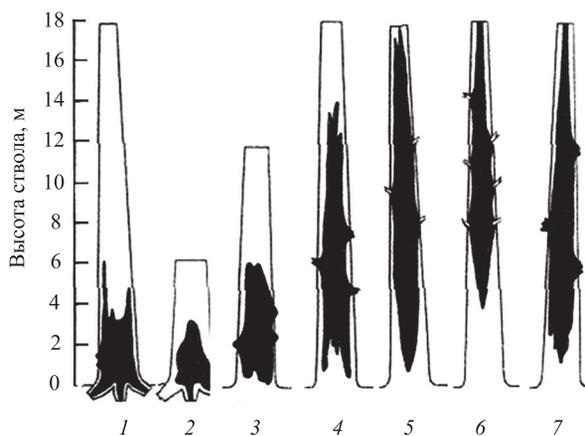


Рис. 3. Расположение корневых (1–3), стволовых (4, 5) и вершинных (6, 7) гнилей по высоте ствола

Fig. 3. Location of root (1–3), stem (4, 5) and apical (6, 7) rot along the height of the trunk

ках — обильным скоплением гиф, в клеточных стенках — увеличением числа мелких пустот; древесина еще сохраняет определенную твердость, хотя ее плотность и механические свойства уже сильно снижены;

III) *конечную*, характеризующуюся появлением мягкости и хрупкости, полной потери нормальной прочности; древесина приобретает характерный для гнили того или иного типа внешний вид и структуру, ее легко можно измельчать до волокна или порошка (рис. 4–6) [8].

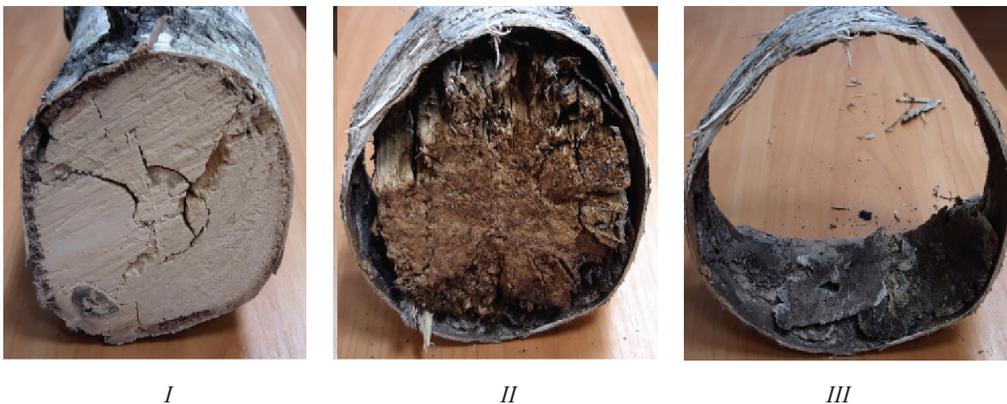


Рис. 4. Начальная (I), развитая (II) и конечная (III) стадии развития бурой гнили березы
Fig. 4. Initial (I), developed (II) and final (III) stages of development of the brown rot of birch



Рис. 5. Начальная (I), развитая (II) и конечная (III) стадии развития белой гнили березы
Fig. 5. Initial (I), developed (II) and final (III) stages of development of the white rot of birch



Рис. 6. Начальная (I), развитая (II) и конечная (III) стадии развития пестрой гнили ели
Fig. 6. Initial (I), developed (II) and final (III) stages of development of the motley rot of spruce

Все изменения физических свойств древесины под действием дереворазрушающих грибов обусловлены прежде всего изменением ее морфологии, объема и массы в процессе разложения, причем уменьшение массы не пропорционально уменьшению ее объема.

На рис. 7 приведена взаимосвязь между изменением объема сухой древесины березы, подвергнутой воздействию целлюлозоразрушающего *Coniophora puteana* (бурая гниль) и лигнинраз-

рушающего грибов *Trametes versicolor* (белая гниль), и ее степенью разложения. В отличие от целлюлозоразрушающих лигнинразрушающие грибы не вызывают уменьшения объема пораженной древесины, который в процессе миколиза даже несколько увеличивается за счет разрыхления структуры. В связи с этим лигнинразрушающие грибы заметно снижают плотность древесины, образуя большое количество внутренних полостей и каналов [11].

Развитие в древесине гнилей, приводящее к ее морфологическим и структурным изменениям, потере массы и снижению плотности, определяет и ее новые механические характеристики. При этом от типа микологического разрушения зависит характер изменения и других физических свойств древесины (см. рис. 7).

С уменьшением остаточной плотности снижаются механические характеристики древесины, причем ее прочность падает значительно быстрее, чем плотность.

На рис. 8 представлены зависимости, характеризующие снижение прочности на изгиб древесины березы, подвергшейся разложению грибами бурой и белой гнили. При 35%-м разложении древесины лигноразрушающим грибом *Trametes hirsute* (белая гниль) прочность образцов падает примерно на 30 %, а при такой же степени разложения целлюлозоразрушающим грибом *Piptoporus betulinus* (бурая гниль) — на 80 %. Характер уменьшения твердости древесины березы под действием тех же дереворазрушающих грибов представлен на рис. 9 [12].

Динамика снижения твердости древесины в этом случае также существенно различается. На начальном этапе разложения лигнинразрушающий гриб (белая гниль) способствует значительному снижению твердости за счет образования в древесине полостей, снижения доли лигнина и объемной массы древесины. При потере 10 % массы в этом случае твердость уменьшается примерно на одну треть. Целлюлозоразрушающий гриб (бурая гниль) на такой стадии разрушения практически не снижает твердость древесины, так как целлюлозный каркас еще практически не затронут, поскольку расщепляется в основном гемицеллюлозная часть. После того как целлюлоза значительно деполимеризована и потеря массы древесины составляет около 20 %, твердость ее уменьшается даже больше, чем под воздействием лигнинразрушающего гриба [13–15].

Однако наблюдались такие случаи, когда древесина на первой стадии разложения под влиянием грибов становилась тверже и прочнее. Это, как правило, связано со вторичными явлениями, сопровождающими разложение. Так, например, заражение типичным лигнинразрушающим грибом *Phellinus pini* главным образом сосны и ели, сопровождается мощным смоловыделением в пораженные участки дерева. Смола, пропитывающая древесину, придает ей повышенную прочность, но структура древесины при этом такая же, как и в любой другой зоне поражения. Такое повышение прочности и твердости древесины является следствием защитной реакции древесного растения от действия дереворазрушающего гриба [16–18].

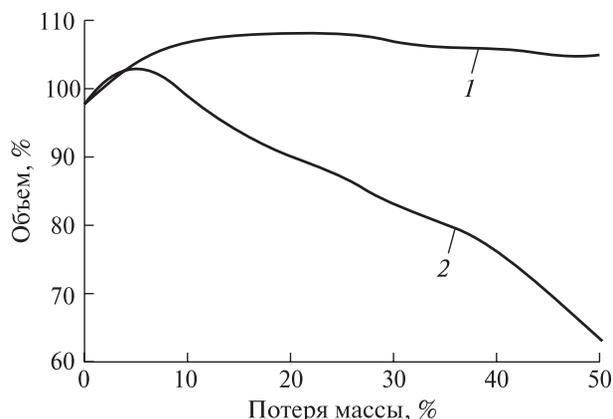


Рис. 7. Изменение объема древесины березы при разрушении грибами белой (1) и бурой (2) гнили

Fig. 7. Change in the volume of birch wood during destruction by mushrooms of white rot (1) and brown rot (2)

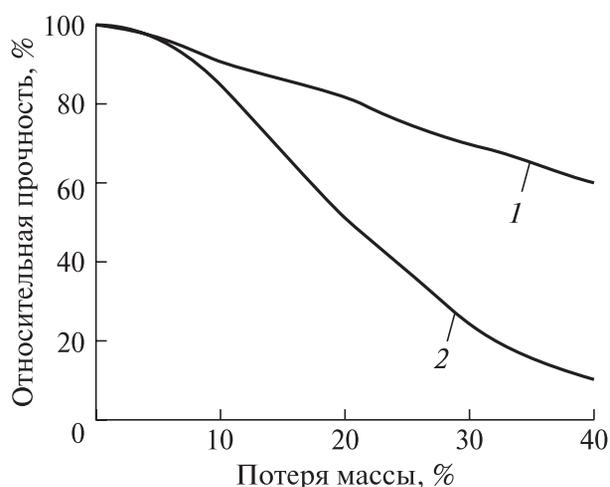


Рис. 8. Изменение прочности на изгиб древесины березы при разрушении грибами белой (1) и бурой (2) гнили

Fig. 8. Change in the bending strength of birch wood during destruction by mushrooms of white rot (1) and brown rot (2)

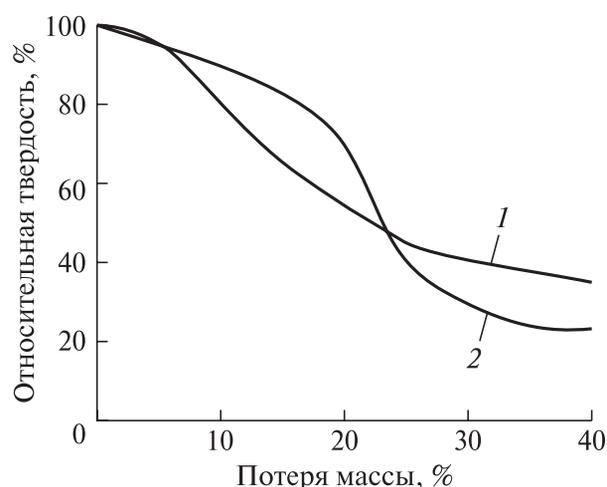


Рис. 9. Изменение твердости древесины березы при разложении грибами белой (1) и бурой (2) гнили

Fig. 9. Change in hardness of birch wood during decomposition by mushrooms of white rot (1) and brown rot (2)

Изменения водопоглощения древесины березы, зараженной лигнинразрушающим грибом *Trametes versicolor* (белая гниль), в зависимости от потери массы

Changes in water absorption of birch wood infected with lignin by the destructive fungus *Trametes versicolor* (white rot)

Потеря массы древесины, %	Водопоглощение, %
6	119
11	129
17	153
25	173
30	180
34	209
42	231
47	258

Изменения структуры, вызванные деятельностью грибов, влияют также на набухание и водопоглощение древесины. Водопоглощение увеличивается в процессе разложения у древесины, разлагаемой и целлюлозразрушающими, и лигнинразрушающими грибами, но во втором случае это происходит интенсивнее (таблица) [19].

Поэтому при разложении древесины в природе постоянно увеличивается ее влагосодержание. Исследования показали, что абсолютная влажность пней через год после рубки (в летние месяцы) в среднем составляла 62 % (42...86 %), тогда как этот показатель для древесины пней шестилетней давности при разной степени разложения составлял в среднем 210 % (166...390 %).

Исходя из изложенного выше, древесина, пораженная белой гнилью, за счет деятельности лигнинразрушающих грибов, и вследствие снижения своих физико-механических характеристик, может быть использована в качестве конструкционного или поделочного материала с «мраморным» рисунком для изготовления декоративных изделий и мебели, только на ранних стадиях разрушения, а на поздних — в качестве волокнистого полуфабриката и химического сырья. Древесина же, пораженная бурой гнилью, за счет деятельности целлюлозоразрушающих грибов может быть использована даже на ранних стадиях разрушения как источник полупродуктов [20].

Выводы

1. Процесс микологического разрушения древесины, зависящий от вида ксилофита, приводит к образованию гнилей разных типов.

2. Стадии миколиза приводят к коренному изменению морфологии древесины.

3. Глубина микологического разрушения древесины в разной степени связана с изменением ее физических свойств.

Список литературы

- [1] Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесная пром-сть, 1967. 276 с.
- [2] Беккер З.Э. Физиология и биохимия грибов. М.: Изд-во Московского государственного университета, 1988. 230 с.
- [3] Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука. 1979. 100 с.
- [4] Фостер Д. Химическая деятельность грибов. М.: Изд-во иностранной литературы, 1950. 651 с.
- [5] Кононов Г.Н. Дендрохимия. Химия, нанохимия и биогенхимия компонентов клеток, тканей и органов древесных растений. М.: МГУЛ, 2015. Т. I. 480 с., Т. II. 632 с.
- [6] Озолия Н.Р., Сергеева В.Н., Абрамович Ц.Л. Анатомические и химические изменения древесины березы, пораженной грибами белой гнили. // Известия АН Латвийской ССР, 1987. № 12. С. 45–52
- [7] Семенкова И.Г., Соколова Э.С. Фитопатология. М.: Академия, 2003. 480 с.
- [8] Рабинович М.Л. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. Кн. I. Древесина и разрушающие ее грибы. М.: Наука, 2001. 264 с.
- [9] Ахмедова З.Р. Лигнолитические, ксиланолитические и целлюлолитические ферменты некоторых базидиальных грибов и их взаимосвязь в разложении лигноцеллюлозы: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1999.
- [10] Билай В.И. Трансформация целлюлозы грибами. Киев: Наукова думка, 1982. 295 с.
- [11] Березина М.П., Ерменко М.В., Мартынова Е.Я., Васильева В.К., Маттисон Н.Л., Шиврина А.Н. О механизме физиологического действия осажденного пигментного комплекса чаги на организм // Комплексное изучение физиологически активных веществ низших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 279 с.
- [12] Екабсоне М.Я., Крейцберг З.Н., Сергеева В.Н., Киршбаум И.З. Исследование энзиматически разрушенной древесины // Химия древесины, 1978. № 2. С. 61–64
- [13] Соловьев В.А. Изменение химического состава древесины под действием лигнинразрушающих грибов // Химия древесины, 1985. № 6. С. 94–100.
- [14] Медведева С.А. Превращение ароматической компоненты древесины в процессе биоделигнификации: автореф. дис. ... д-ра хим. наук. Иркутск, 1995.
- [15] Горячев Н.Л. Микологически разрушенная древесина как сырье для композиционных пластиков и декоративных изделий: автореф. дис. ... канд. техн. наук. Москва, 2015.
- [16] Ганбаров Х.Г. Эколого-физиологические особенности дереворазрушающих высших грибов. Баку: ЭЛМ, 1990. 197 с.
- [17] Билай В.И. Основы общей микологии. Киев: Вища шк., 1980. 360 с.
- [18] Болобова А.В., Аскадский А.А., Кондращенко В.И., Рабинович М.Л. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. Кн. 2. Ферменты, модели, процессы. М.: Наука, 2002. 344 с.
- [19] Шиврина А.Н., Низковская О.П., Фалина Н.Н. Биосинтетическая деятельность высших грибов. М.: Наука, 1969. 243 с.
- [20] Фенгел Д., Вегенер Г. Древесина (химия, ультраструктура, реакции). М.: Мир, 1988. 512 с.

Сведения об авторах

Кононов Георгий Николаевич — канд. техн. наук, доцент кафедры «Химия и химические технологии в лесном комплексе» МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), чл.-кор. РАЕН, уч. секретарь Секции «Химия и химическая технология древесины» РХО им. Д.И. Менделеева, kononov@mgul.ac.ru

Веревкин Алексей Николаевич — канд. хим. наук, доцент кафедры «Химия и химические технологии в лесном комплексе» МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), verevkin@mgul.ac.ru

Сердюкова Юлия Владимировна — ст. преподаватель кафедры «Химия и химические технологии в лесном комплексе» МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), caf-htdip@mgul.ac.ru

Зайцев Владислав Дмитриевич — аспирант МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), kelertak@bk.ru

Поступила в редакцию 26.05.2020.

Принята к публикации 22.06.2020.

MYCOLYSIS OF WOOD, ITS PRODUCTS AND THEIR USE

II. BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL PROCESSES OF MYCOLOGICAL DESTRUCTION OF WOOD

G.N. Kononov, A.N. Verevkin, Yu.V. Serdyukova, V.D. Zaitsev

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

kononov@mgul.ac.ru

The article is devoted to some questions of the biology of wood-destroying fungi: the processes of their nutrition, growth, reproduction and development as xylophytes. The classification of «rot» formed by the action of wood-destroying fungi at the place of their location in a woody plant and the nature of the destruction of wood is considered. The characteristics of the stages of mycological destruction of wood in terms of changes in its morphology are given. The effect of changes in the structure of mycologically destroyed wood on its physical properties is shown.

Keywords: parasitic mushrooms, saprophytes, spores, hyphae, mycelium, «brown», «white», «mottled rot»

Suggested citation: Kononov G.N., Verevkin A.N., Serdyukova Yu.V., Zaitsev V.D. *Mikoliz drevesiny, ego produkty i ikh ispol'zovanie. II. Biologo-morfologicheskie protsessy mikologicheskogo razrusheniya drevesiny* [Mycolysis of wood, its products and their use. II. Biological and morphological processes of mycological destruction of wood]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2020, vol. 24, no. 5, pp. 89–96. DOI: 10.18698/2542-1468-2020-5-89-96

References

- [1] Ripachek V. *Biologiya derevorazrushayushchikh gribov* [Biology of wood-destroying mushrooms]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' [Forest industry], 1967, 267 p.
- [2] Bekker Z.E. *Fiziologiya i biokhimiya gribov* [Physiology and biochemistry of mushrooms]. Moscow: MGU [Moscow State University], 1988, 230 p.
- [3] Stepanova N.T., Mukhin V.A. *Osnovy ekologii derevorazrushayushchikh gribov* [Fundamentals of ecology of wood-destroying mushrooms]. Moscow: Nauka [Science], 1979, 100 p.
- [4] Foster D. *Khimicheskaya deyatel'nost' gribov* [Chemical activity of fungi]. Moscow: Izd. inostrannoy literatury [Publishing Foreign Literature], 1950, 651 p.
- [5] Kononov G.N. *Dendrokimiya. 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]. Moscow: MSFU, 2015, v. I, 480 p., v. II, 632 p.
- [6] Ozolinya N.R., Sergeeva V.N., Abramovich Ts.L. *Anatomicheskie i khimicheskie izmeneniya drevesiny berezy porazhennoy gribami beloy gnili* [Anatomical and chemical changes in birch wood affected by white rot fungi]. *Izvestiya AN Latvyskoy SSSR* [News of the Academy of Sciences of the Latvian USSR], 1987, no. 12, pp. 45–52.
- [7] Semenkova I.G., Sokolova E.S. *Fitopatologiya* [Plant pathology]. Moscow: Academy, 2003, 480 p.
- [8] Rabinovich M.L. *Teoreticheskie osnovy biotekhnologii drevesnykh kompozitov. Kn. I. Drevesina i razrushayushchie ee griby* [Theoretical foundations of biotechnology of wood composites. Part I. Wood and mushrooms that destroy it]. Moscow: Science, 2001, 264 p.
- [9] Akhmedova Z.R. *Lignoliticheskie, ksilanoliticheskie i tsellyuloliticheskie fermenty nekotorykh bazidial'nykh gribov i ikh vzaimosvyaz' v razlozhenii lignotsellyulozy* [Lignolytic, xylanolytic and cellulolytic enzymes of some basidiomycetes and their relationship in the decomposition of lignocellulose]. Dis. ... Dr. Sci (Biol.). Tashkent, 1999.

- [10] Bilay V.I. *Trasformatsiya tsellyulozy gribami* [Transformation of cellulose by mushrooms]. Kiev: Naukova Dumka, 1982, 295 p.
- [11] Berezina M.P., M.V. Ermenko, E.Ya. Martynova, V.K. Vasil'eva, Mattison N.L., Shivrina A.N. *O mekhanizme fiziologicheskogo deystviya osazhdennogo pigmentnogo kompleksa chagi na organizm* [On the mechanism of the physiological action of the deposited Chaga pigment complex on the body]. Kompleksnoe izuchenie fiziologicheskii aktivnykh veshchestv nizshikh rasteniy [Set studied fiziol. active substances of lower plants]. Moscow–Leningrad, 1961, 279 p.
- [12] Ekabsone M.Ya., Kreysberg Z.N., Sergeeva V.N., Kirshbaum I.Z. *Issledovanie enzimaticheskii razrushennoy drevesiny* [The study of enzymatically destroyed wood]. Khimiya drevesiny [Chemistry of wood], 1978, no. 2, pp. 61–64.
- [13] Solov'ev V.A. *Izmenenie khimicheskogo sostava drevesiny pod deystviem ligninrazrushayushchikh gribov* [Change in the chemical composition of wood under the influence of lignin-destructive mushrooms]. Khimiya drevesiny [Chemistry of wood], 1985, no. 6, pp. 94–100.
- [14] Medvedeva S.A. *Prevrashchenie aromaticheskoy komponenty drevesiny v protsesse biodelignifikatsii* [The transformation of the aromatic components of wood in the process of bio-delignification]. Dis. Dr. Sci. (Chem.). Irkutsk, 1995.
- [15] Goryachev N.L. *Mikologicheskii razrushennaya drevesina kak syr'e dlya kompozitsionnykh plastikov i dekorativnykh izdeliy* [Mycologically destroyed wood as a raw material for composite plastics and decorative products]. Dis. Cand. Sci. (Tech.). Moscow, 2015.
- [16] Ganbarov Kh.G. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti derevorazrushayushchikh vysshikh gribov* [Ecological and physiological features of wood-destroying higher fungi]. Baku: ELM, 1990, 197 p.
- [17] Bilay V.I. *Osnovy obshchey mikologii* [Fundamentals of General Mycology]. Kiev: Vishcha shkola [High School], 1980, 360 p.
- [18] Bolobova A.V., Askadskiy A.A., Kondrashchenko V.I., Rabinovich M.L. *Teoreticheskie osnovy biotekhnologii drevesnykh kompozitov. Kn. 2. Fermenty, modeli, protsessy* [Theoretical foundations of biotechnology of wood composites. Book 2. Enzymes, models, processes]. Moscow: Nauka [Science], 2002, 344 p.
- [19] Shivrina A.N., Nizkovskaya O.P., Falina N.N. *Biosinteticheskaya deyatel'nost' vysshikh gribov* [Biosynthetic activities of higher fungi]. Moscow: Nauka [Science], 1969, 243 p.
- [20] Fengel D., Vegener G. *Drevesina (khimiya, ul'trastruktura, reaktsii)* [Wood (chemistry, ultrastructure, reactions)]. Moscow: Mir [World], 1988, 512 p.

Authors' information

Kononov Georgiy Nikolaevich — Cand. Sci. (Tech.), Associate Professor of the BMSTU (Mytishchi branch), Corresponding member of the Russian Academy of Natural Sciences, the Scientific secretary of Section «Chemistry and engineering chemistry of wood» RHO of D. I. Mendeleev, kononov@mgul.ac.ru

Verevkin Aleksey Nikolaevich — Cand. Sci. (Chemical), Associate Professor of the BMSTU (Mytishchi branch), verevkin@mgul.ac.ru

Serdyukova Yuliya Vladimirovna — Senior Lecturer of the BMSTU (Mytishchi branch), caf-htdip@mgul.ac

Zaytsev Vladislav Dmitrievich — Pg. of the BMSTU (Mytishchi branch), kelertak@bk.ru

Received 26.05.2020.

Accepted for publication 22.06.2020.