

МИКОЛИЗ ДРЕВЕСИНЫ, ЕГО ПРОДУКТЫ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

III. ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ МИКОЛИЗА 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

Представлена третья часть цикла «Миколиз древесины, его продукты и их использование», первая и вторая — опубликованы в журнале «Лесной вестник / Forestry Bulletin» т. 24, № 2, № 4, 2020. Рассмотрены физиология миколиза древесины под действием экзоферментных систем дереворазрушающих грибов, процессы образования «бурых», «белых» и «пестрых гнилей» на фоне биохимических процессов разрушения компонентов лигноуглеводного комплекса древесинного вещества. Проанализированы изменения микроструктуры и химического состава древесины в процессе миколиза и их влияние на физико-химические свойства микологически разрушенной древесины.

Ключевые слова: целлюлолитические ферменты, лигнолитические ферменты, ферментативный гидролиз, биоделигнификация

Ссылка для цитирования: Кононов Г.Н., Веревкин А.Н., Сердюкова Ю.В., Зайцев В.Д. Миколиз древесины, его продукты и их использование. III. Физиология и биохимия миколиза древесины // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2021. Т. 25. № 1. С. 81–88. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-1-81-88

Физиологический механизм микологического разрушения древесины различными ксилوفитами отличается друг от друга вследствие специфичности ферментативных систем, выделяемых их гифами.

Так, в древесине пораженной грибами «бурой гнили», клеточные стенки разрушаются более или менее равномерно и растрескиваясь утончаются. Возбудители «бурой гнили» проникают в полости клеток древесины из сердцевинных лучей отдельными разветвленными гифами. Распространяясь в клеточной стенке, они сначала вызывают растрескивание внутреннего слоя вторичной стенки, его утончение со стороны полости клетки, а в дальнейшем разрушают средний и наружные слои [1]. В результате протекания этих процессов от клетки остается растрескавшаяся тонкая первичная стенка и истинная срединная пластинка.

При действии грибов «белой» и «пестрой» гнили процесс делигнификации начинается с проникновения их гифов во внутреннюю полость клетки с образованием микроотверстий в ее стенке вследствие действия ферментов, выделяемых гифами. В дальнейшем эти отверстия значительно расширяются и позволяют многим гифам проникнуть в глубокие слои стенки вплоть до срединной пластинки. После этого делигнификация продолжается и сопровождается набуханием и отделением внутренних слоев клеточной стенки. Постепенно происходит расслоение клеточной стенки по всей ее толщине и заполнение ее фрагментами частей полости клетки. В завершении процесса делигнифицируются срединные пластинки и происходит мацерация клеток, причем разложение наблюдается на значительном

удалении от гифов, что свидетельствует о высокой диффузионной способности лигнолитических ферментов гриба [2].

Цель работы

Цель работы — анализ физиологических процессов биохимического разрушения древесины под действием экзоферментных систем дереворазрушающих грибов и их влияния на компонентный состав древесины и химическую природу ее основных компонентов.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовали древесину ели, пораженную «бурой гнилью», и древесину березы, пораженную «белой гнилью» конечных стадий развития. Анатомические изменения микологически разрушенной древесины изучали методами электронной микроскопии. Структуру поверхности исследуемых объектов определяли с помощью сканирующего электронного микроскопа Phenom G2 pro, который позволяет получать изображения с увеличением в диапазоне от 80 до 45 000 раз и разрешением до 25 нм, ускоряющим напряжением 5 кВ, разрешением изображения от 456×456 до 2048×2048 пикселей, и потребляемой мощностью до 300 Вт.

На микрофотографиях «белой гнили» древесины березы, полученных при увеличении в 2000 раз, отчетливо проявляется структура клеточных стенок волокон либриформа, разрушенных под действием ферментов гриба. (рис. 1). Внутренние поверхности этих клеток имеют густые круглые перфорации как следствие проникновения гифов гриба внутрь клеточной стенки со стороны полости клетки.

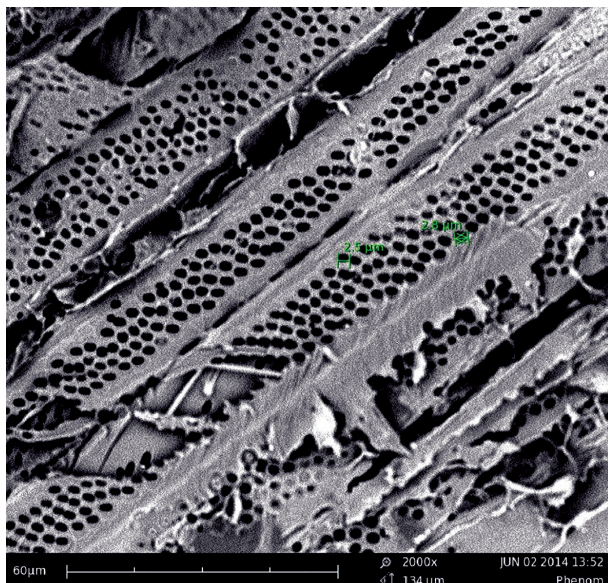


Рис. 1. Электронная микрофотография внутренней поверхности волокон либриформа древесины березы, пораженной грибами «белой гнили» (ув. 2000×)

Fig. 1. Electron micrograph of the inner surface of the libriform of the birch wood-blue afflicted with «white rot» fungi (2000× magnification)

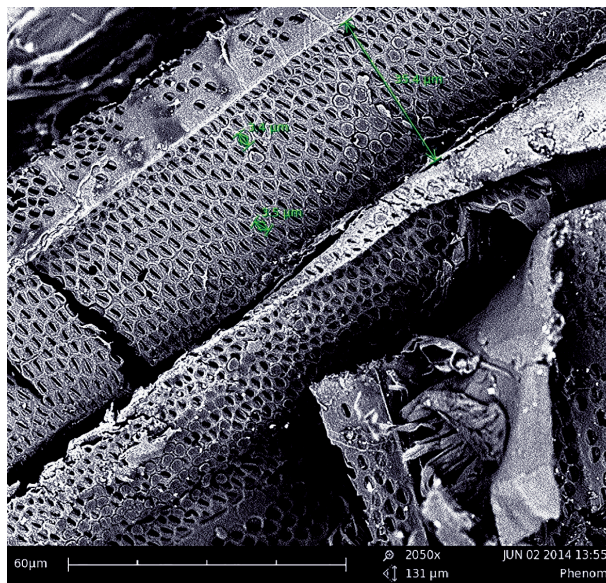


Рис. 2. Электронная микрофотография внешней поверхности волокон либриформа древесины березы, пораженной грибами «белой гнили» (ув. 2000×)

Fig. 2. Electron micrograph of the outer surface of the libriform fibers of the birch wood affected by the «white rot» fungi (2000× magnification)

Внешние поверхности волокон либриформа отличаются более узкими щелевидными перфорациями по сравнению с внутренними, и менее разрушенной структурой клеточной стенки благодаря большому содержанию лигнина в зоне ее примыкания к истинной срединной пластинке (рис. 2). Такой характер перфорации говорит о том, что разрушение древесины ферментами грибов «белой гнили» происходит достаточно интенсивно в зонах клеточной стенки с меньшим содержанием лигнина (внутренняя поверхность волокон либриформа) по сравнению с зонами с его большим содержанием (внешняя поверхность волокон либриформа).

Ферментами гриба легко делигнифицируется внутренний слой вторичной стенки, содержащий всего лишь несколько процентов лигнина, и менее интенсивно — внешний ее слой и первичная стенка с большим содержанием лигнина (от 30 до 70 %). В результате этого осуществляется доступность лигнолитических ферментов, выделяемых гифами гриба к истинной срединной пластинке, содержащей до 90 % лигнина, и происходит ее разрушение, а также мацерация клеток [3].

Сильно разрыхленная анатомическая структура древесины с «белой гнилью» с интенсивно перфорированными клеточными стенками позволяет предположить высокую гидрофильность и склонность к фибриллованию, доступность для проникновения различного рода реагентов и повышенную реакционную способность ее делигнифицированной полисахаридной матрицы, что делает

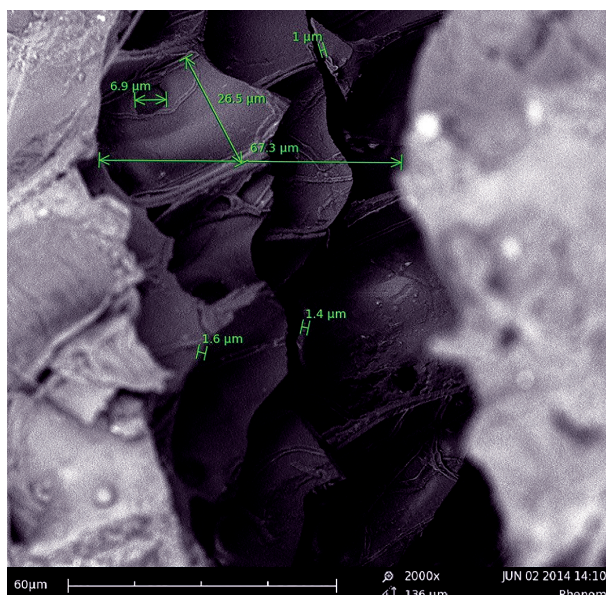


Рис. 3. Электронная микрофотография лигнифицированных трахеид древесины ели, пораженной грибами «бурой гнили» (ув. 2000×)

Fig. 3. Electron micrograph of lignified tracheids of spruce wood affected by «brown rot» affected by mushrooms (2000× magnification)

возможными ее использование в качестве волокнистого полуфабриката и химического сырья.

Что касается древесины ели, пораженной грибами «бурой гнили», то в этом случае имеет место обратная картина (рис. 3). Углеводные компоненты клеточных стенок интенсивно деструктурируются под действием целлюлолитических ферментов

гриба, разрушающих всю тонкую структуру клеточных стенок трахеид вплоть до сложных срединных пластинок, которые сохраняют анатомическое строение древесины. Однако их малая толщина и почти полное отсутствие в них целлюлозной матрицы обуславливают низкую прочность и высокую хрупкость такой древесины (см. рис. 3) [4]. Развитая внутренняя поверхность древесины с «бурой гнилью» позволяет предположить возможность ее использования в качестве сырья для получения сорбционных систем, а ее легкая гомогенизация, которая образуется вследствие высокой хрупкости — в качестве активного компонента в композиционных материалах.

Результаты и их обсуждение

Результаты химического анализа древесины, пораженной грибами «бурой гнили», свидетельствуют о возрастающей потере полисахаридов (табл. 1), а пораженной грибами «белой гнили» — лигнина, в особенности на начальных стадиях миколиза (табл. 2).

При образовании «бурой гнили» целлюлоза разрушается дифференцированным действием целлюлолитических ферментов постадийно (рис. 4).

Трансферазы разрушают кристаллическую структуру целлюлозы, вызывая набухание и расщепление некоторых гликозидных связей. Эндоглюконазы действуют на цепи целлюлозы в случайных местах, что приводит к возникновению новых центров для деполимеризующего действия целлобиогидралазы и глюкогидролазы, которые деполимеризуют образующиеся олигосахариды с конца цепей [5].

Ферменты, расщепляющие гемицеллюлозы, также состоят из разных компонентов. Так, из гриба «бурой гнили» *Tyromyces palustris* были выделены различные β-ксилаказы, β-манназы и β-маннозиды, а из плесневого гриба *Aspergillus niger* — α-галактозидаза и β-маннозидаза и другие ферменты. Перечисленные ферменты имеют тенденцию атаковать макромолекулы гемицеллюлоз по закону случая — не только на участках без боковых ответвлений, но и с такими ответвлениями. В продуктах деструкции ксиланов были найдены не только ксилоза и ксилобиоза, но и 4-О-метилглюкуроноксилобиоза и 4-О-метилглюкуроноксилотриоза [6].

В результате накопления в микологически разрушенной древесине продуктов распада углеводов редуцирующая способность ее значительно повышается, медное число составляет 7...13 % в отличие от здоровой, в которой оно 3,2...3,5 % [7].

После частичного разрушения древесины грибами «бурой гнили» остающийся химически измененный биолгнин становится растворимым

Т а б л и ц а 1

Относительные потери основных компонентов древесины пораженной грибами «бурой гнили», %

Relative losses of the main components of wood affected by «brown rot» fungi, %

Древесина	Общая потеря массы	Лигнин	Целлюлоза	Маннаны	Ксиланы
Ель*	10	9	12	14	18
	19	4	22	47	37
	43	11	55	80	65
Сосна**	9	—	13	25	1
	24	2	29	58	26
	45	4	68	81	69

* грибы *Cleophyllum trabea*.
** грибы *Poria placenta*.

Т а б л и ц а 2

Относительные потери основных компонентов древесины, пораженной грибами «белой гнили» *Coridius versicolor*, %

Relative losses of the main wood components of wood affected by the fungus «white rot» *Coridius versicolor*, %

Древесина	Общая потеря массы	Лигнин	Целлюлоза	Маннаны	Ксиланы
Ель*	13	27	4	13	13
	22	33	17	22	21
	43	52	43	47	47
Сосна*	21	31	20	26	26
	36	39	39	54	39

Т а б л и ц а 3

Состав лигнинов здоровой и пораженной грибами «бурой гнили» *Gloephyllum trabeum* древесины ели

The composition of healthy spruce wood lignin and «brown rot» affected by fungi *Gloephyllum trabeum*

Образец лигнина	Массовая доля, %			Полуэмпирическая формула
	С	Н	О	
ЛМД здоровой древесины	62,85	6,08	31,07	$C_9H_{8,66}O_{2,75}(OCH_3)_{0,92}$
ЛМД древесины с «бурой гнилью»	58,98	5,31	35,73	$C_9H_{8,44}O_{3,75}(OCH_3)_{0,61}$

в диоксане. Он характеризуется пониженным содержанием углерода и водорода и повышенным — кислорода, вследствие увеличения содержания суммарных гидроксидов и других кислородсодержащих групп (табл. 3) [8].

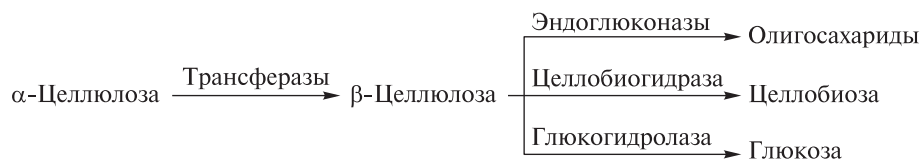


Рис. 4. Схема разрушения целлюлозы под действием целлюлолитических ферментов
 Fig. 4. Scheme of cellulose destruction under the influence of cellulolytic enzymes

Следовательно, основными являются реакции окислительной деструкции и деметилирования лигнина. Окисление приводит к образованию значительных количеств CO₂ с потерей углерода пропановых цепей и метоксильных групп, но при этом потеря массы частично компенсируется введением кислорода в структуру лигнина. Химические изменения компонентов древесины с «бурой гнилью» дают возможность предположить вероятное ее использование в качестве источника полупродуктов и активного наполнителя [8].

Ферменты грибов «белой гнили» деструктурируют в первую очередь лигнин, но также действуют на гемицеллюлозы и даже целлюлозу [9].

Эти ферменты относятся к группе пероксидаз. Пероксидазы — ферменты класса оксидоредуктаз, которые катализируют окисление с помощью H₂O₂ при разложении органических и неорганических веществ. Основным ферментом разрушения лигнина является лигнинпероксидаза. Его уникальная черта заключается в способности одноэлектронно окислять широкий круг диметоксифенильных субстратов с образованием катионрадикальных промежуточных соединений [10].

Лигнинпероксидазу считают ключевым ферментом в окислении лигнина до катионрадикалов, подвергающихся затем серии неферментативных реакций, включающих в себя расщепление C-C и C-O связей и фрагментацию трехмерной сетки лигнина.

Под действием ферментов грибов «белой гнили» в лигнине увеличивается содержание кислорода, за счет появления дополнительных карбонильных, а также карбоксильных групп, и уменьшается содержание алифатических гидроксильных групп. Содержание фенольных гидроксильных групп может и возрасти и понизиться. Значение отношения кислорода к углероду увеличивается, а водорода к углероду понижается как и содержание метоксильных групп (табл. 4) [11].

Увеличение содержания кислорода происходит в результате окисления углеродных атомов в α-положении (рис. 5) и окислительной деструкции связей между α- и β-углеродными атомами пропановой цепи (рис. 6) [12].

Дальнейшей ступенью деструкции лигнина является окислительное расщепление связей β-O-4' с концевыми фенилпропановыми единицами (см. рис. 6). Возможно также расщепление связей

Т а б л и ц а 4

Состав лигнинов здоровой и пораженной грибами «белой гнили» *Coridius versicolor* древесины

Composition of healthy wood lignin and fungus-affected «white rot» *Coridius versicolor*

Образец лигнина	Массовая доля, %			Полуэмпирическая формула
	С	Н	О	
ЛМД здоровой древесины ели	62,8	6,08	31,0	C ₉ H _{8,66} O _{2,75} (OCH ₃) _{0,92}
ЛМД древесины ели с «белой гнилью»	57,9	4,70	37,2	C ₉ H _{7,26} O _{3,92} (OCH ₃) _{0,74}
ЛМД здоровой древесины сосны	63,7	6,29	30,0	C ₉ H _{8,86} O _{2,58} (OCH ₃) _{0,94}
ЛМД древесины сосны с «белой гнилью»	61,4	6,11	32,4	C ₉ H _{8,56} O _{3,20} (OCH ₃) _{0,61}

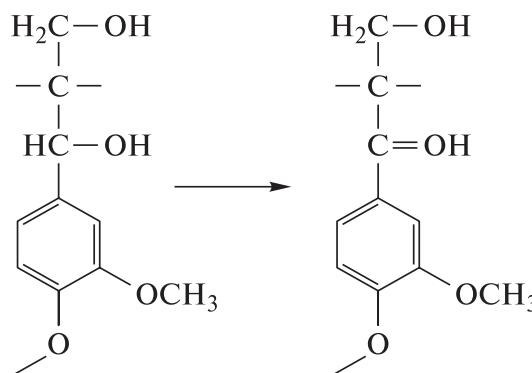


Рис. 5. Схема окисления α-углеродных атомов пропановой цепи в фенилпропановых структурах лигнина под действием ферментов грибов «белой гнили»

Fig. 5. Oxidation scheme of α-carbon atoms of the propane chain in phenylpropane lignin structures under the action of «white rot» mushroom enzymes

α-O-4', β-5', β-1', β-β'. Эти реакции приводят к получению мономерных и димерных соединений, большинство из которых содержат карбоксильные и хинонные группы. Однако и после образования новых продуктов в результате деструкции лигнина продолжается их окисление (рис. 7)

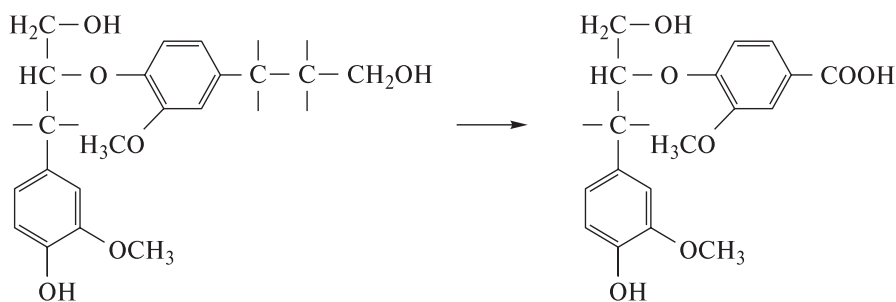


Рис. 6. Схема окисления при разрушении связей между α - и β -углеродными атомами пропановой цепи в фенолпропановых структурах лигнина под действием ферментов грибов «белой гнили»

Fig. 6. The oxidation pattern during the destruction of bonds between α - and β -carbon atoms of the propane chain in the phenylpropane structures of lignin under the influence of fungi «white rot» enzymes

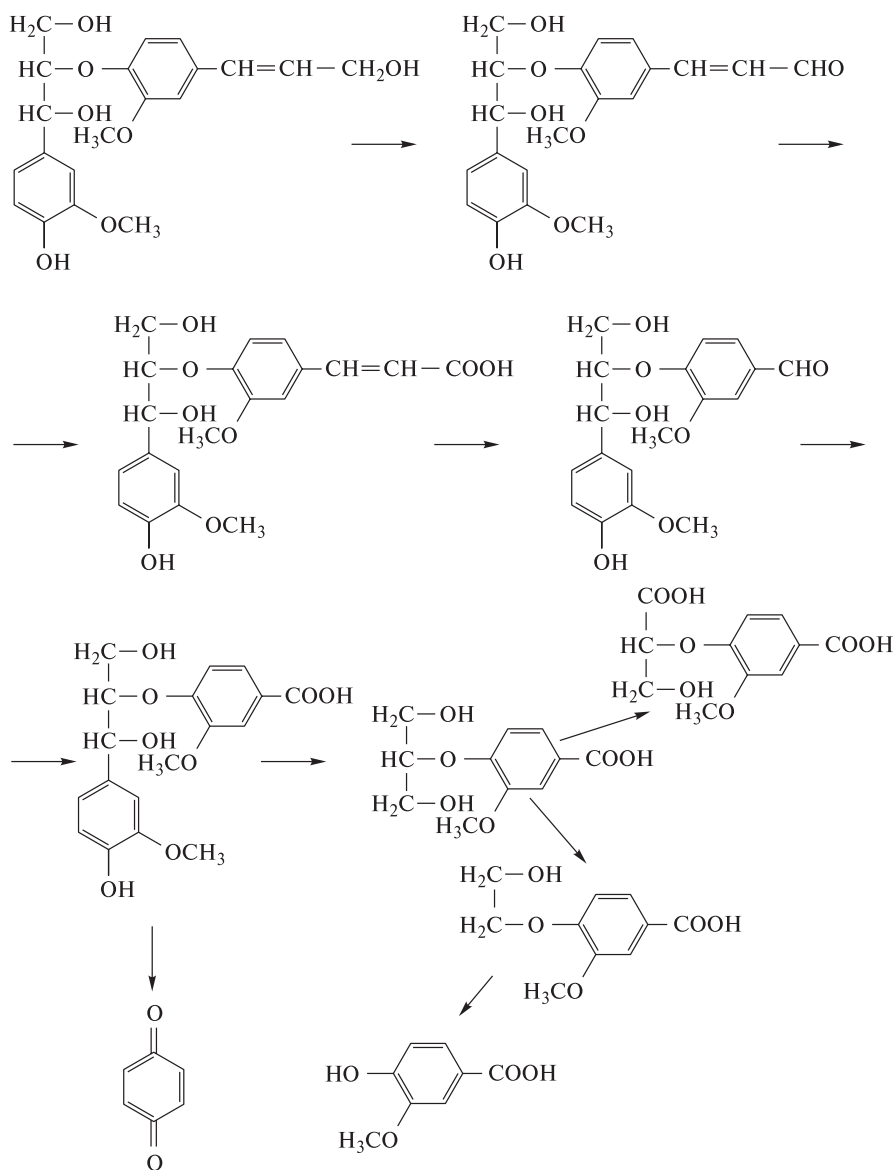


Рис. 7. Окислительная деструкция лигнина под действием ферментов грибов «белой гнили»

Fig. 7. Oxidative degradation of lignin under the action of the «white rot» enzymes

до одноатомных метоксилированных фенолов, фенолокислот, многоосновных непредельных окси- и оксокислот алифатического ряда (рис. 8) [13–18].

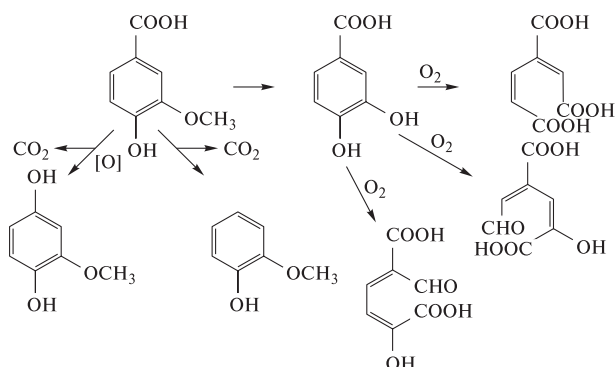


Рис. 8. Окисление мономерных продуктов ферментативного разложения лигнина

Fig. 8. Oxidation of monomeric products of enzymatic lignin decomposition

Фрагментированный лигнин включается в метаболизм грибов, но не полностью, так как некоторая его часть вместе с таннинами превращается в высококонденсированные продукты под действием фермента лакказы, что приводит к образованию цепочек темных гранул, образующих затем крупные агломераты, являющиеся причиной появления «мраморного» рисунка в древесине, пораженной «белой гнилью». При этом конденсированные продукты лигнина, содержащие углерод-углеродные дифенильные структуры, проявляют высокую устойчивость к действию ферментов грибов и создают в древесине барьерные зоны, препятствующие дальнейшему проникновению ферментов. В листовом лигнине сирингильные фрагменты подвергаются деструкции быстрее, чем гваяцильные. Это объясняется большим содержанием в гваяцильной части конденсированных дифенильных структур, которые не склонны к образованию низкомолекулярных продуктов [14, 19, 20].

Целлюлоза в результате действия ферментов грибов «белой гнили», частично превращается в целлобиозу, а гемицеллюлозы — в соответствующие моно- и дисахариды.

Как следует из приведенных схем процессов делигнификации древесины под действием ферментов грибов «белой гнили» она интенсивно обогащается целлюлозой, возможно несколько деструктурированной, и низкомолекулярными продуктами деструкции лигнина. Эти продукты преимущественно высокогидрофильные и, как следствие, водорастворимые, легкоудаляемые атмосферными осадками из микологически разрушенной древесины. Некоторые из этих продуктов — алифатические многоосновные оксо- и оксокислоты,

имеют тенденцию к образованию водородных, а возможно и ковалентных сложноэфирных и ацетальных связей с гидроксилами целлюлозных цепей, тем самым увеличивая расстояние между ними, разрыхляя структуру целлюлозы и снижая ее степень кристалличности [15, 21, 22].

В результате этих процессов образуется целлюлозный продукт, который можно рассматривать как волокнистый полуфабрикат высокого выхода и химическое сырье с повышенной реакционной способностью.

Выводы

1. Носителями экзоферментных систем деструктурирующих грибов являются их гифы.

2. Действие целлюлолитических ферментов ксилофитов приводит к образованию «бурой гнили», а лигнолитических — к образованию «белой гнили».

3. Биохимическое воздействие ферментов ксилофитов коренным образом изменяет как состав древесины, так и химическую природу ее основных компонентов, что открывает возможности для реализации новых вариантов ее использования.

Список литературы

- [1] Фенгел Д., Вегенер Г. Древесина (химия, ультраструктура, реакции). М.: Мир, 1988. 512 с.
- [2] Болобова А.В., Аскадский А.А., Кондращенко В.И., Рабинович М.Л. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. В 2 кн. Кн. 2. Ферменты, модели, процессы. М.: Наука, 2002. 344 с.
- [3] Соловьев В.А., Малышева О.Н., Малева В.И., Саплин И.Л. Изменение химического состава древесины под действием лигнинаразрушающих грибов // Химия древесины, 1985. № 6. С. 94–100.
- [4] Шиврина А.Н., Низковская О.П., Фалина Н.Н. Биосинтетическая деятельность высших грибов. М.: Наука, 1969. 243 с.
- [5] Кононов Г.Н. Дендрохимия. Химия, нанохимия и биогеохимия компонентов клеток, тканей и органов древесных растений. В 2 т. М.: МГУЛ, 2015. Том II. 632 с.
- [6] Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии деструктурирующих грибов. М.: Наука, 1979. 100 с.
- [7] Синицын А.П., Гусаков А.В., Черноглазов В.М. Биоконверсия лигноцеллюлозных материалов. М.: Изд-во МГУ, 1995. 224 с.
- [8] Рабинович М.Л., Болобова А.В., Кондращенко В.И. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. В 2 кн. Кн. 1. Древесина и разрушающие ее грибы. М.: Наука, 2001. 264 с.
- [9] Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. Научные основы устойчивости лесов к деструктурирующим грибам. М.: Наука, 1992. 222 с.
- [10] Озолина Н.Р., Сергеева В.Н., Абрамович Ц.Л. Анатомические и химические изменения древесины березы пораженной грибами белой гнили. // Известия АН Латв. ССР, 1987. № 12. С. 45–52.
- [11] Фостер Д. Химическая деятельность грибов. М.: Иностранная литература, 1950. 651 с.
- [12] Медведева С.А. Превращение ароматической компоненты древесины в процессе биоделигнификации: автореф. дис. ... д-ра хим. наук. Иркутск, 1995. 40 с.

- [13] Беккер З.Э. Физиология и биохимия грибов. М.: Изд-во МГУ, 1988. 230 с.
- [14] Ганбаров Х.Г. Эколого-физиологические особенности дрессоразрушающих высших базидальных грибов. Баку: ЭЛМ, 1990. 197 с.
- [15] Рипачек В. Биология дрессоразрушающих грибов. М.: Лесная пром-сть, 1967. 258 с.
- [16] Семенкова И.Г., Соколова Э.С. Фитопатология. М.: Академия, 2003. 480 с.
- [17] Ахмедова З.Р. Лигнолитические, ксиланолитические и целлюлолитические ферменты некоторых базидальных грибов и их взаимосвязь в разложении лигноцеллюлозы: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1999.
- [18] Билай В.И. Трансформация целлюлозы грибами. Киев: Наукова думка, 1982. 295 с.
- [19] 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.
- [20] Екабсоне М.Я., Крейцберг З.Н., Сергеева В.Н., Киришбаум И.З. Исследование энзиматически разрушенной дрессины // Химия дрессины, 1978. № 2. С. 61–64
- [21] Горячев Н.Л. Микологически разрушенная дрессина как сырье для композиционных пластиков и декоративных изделий: автореф. дис. ... канд. техн. наук. Москва, 2015.
- [22] Билай В.И. Основы общей микологии. Киев: Вища шк., 1980. 360 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 химические технологии дрессины» 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 28.09.2020.

Принята к публикации 21.10.2020.

WOOD MYCOLYSIS, IT'S PRODUCTS AND THEIR USE

III. PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF WOOD MYCOLYSIS

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

This article is the third in the series «Mycolysis of wood, its products and their use», the first and second are published in the journal «Forestry Bulletin» Volume 24, 2020, No. 2 and No. 4. The article is devoted to the physiology of wood mycolysis under the influence of exoenzymatic systems of wood-destroying fungi. The processes of formation of «brown», «white» and «mottled rot» against the background of biochemical processes of destruction of the components of the ligno-carbohydrate complex of wood matter are considered. The changes in the microstructure and chemical composition of wood during mycolysis and their influence on the physicochemical properties of mycologically destroyed wood are analyzed.

Keywords: cellulite enzymes, lignolytic enzymes, enzymatic hydrolysis, biodelignification

Suggested citation: Kononov G.N., Verevkin A.N., Serdyukova Yu.V., Zaitsev V.D. *Mikoliz drressiny, ego produkty i ikh ispol'zovanie. III. Fiziologiya i biokhimiya mikoliza drressiny* [Wood mycolysis, it's products and their use. III. Physiology and biochemistry of wood mycolysis]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2021, vol. 25, no. 1, pp. 81–88. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-1-81-88

References

- [1] Fengel D., Vegener G. *Dressina (himiya, ul'trastruktura, reakcii)* [Wood (chemistry, ultrastructure, reactions)]. Moscow: Mir [World], 1988, 512 p.
- [2] Bolobova A.V., Askadskiy A.A., Kondrashchenko V.I., Rabinovich M.L. *Teoreticheskie osnovy biotekhnologii drressnykh kompozitov. Kn. 2. Fermenty, modeli, protsessy* [Theoretical foundations of biotechnology of wood composites. Book 2. Enzymes, models, processes]. Moscow: Nauka [Science], 2002, 344 p.
- [3] Solov'ev V.A., Malysheva O.N., Maleva V.I., Saplin I.L. *Izmenenie khimicheskogo sostava drressiny pod deystviem ligninrazrushayushchikh gribov* [Change in the chemical composition of wood under the action of lignin-destructive mushrooms]. *Khimiya drressiny* [Chemistry of wood], 1985, no. 6, pp. 94–100.

- [4] 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.
- [5] Kononov G.N. *Dendrokhiimiya. Khimiya, nanokhiimiya i biogeokhiimiya komponentov kletok, tkaney i organov drevesnykh rasteniy. V 2 t.* [Chemistry, nanochemistry and biogeochemistry of components of cells, tissues and organs of woody plants. In 2 v.]. Moscow: MSFU, 2015, v. II, 632 p.
- [6] Stepanova N.T., Mukhin V.A. *Osnovy ekologii derevorazrushayushchikh gribov* [Fundamentals of ecology of wood-destroying mushrooms]. Moscow: Nauka [Science], 1979, 100 p.
- [7] Sinitsyn A.P., Gusakov A.V., Chernoglazov V.M. *Biokonversiya lignotsellyuloznykh materialov* [Bioconversion of lignocellulosic materials]. Moscow: MSU, 1995, 222 p.
- [8] Rabinovich M.L., Bolobova A.V., Kondrashchenko V.I. *Toreticheskie osnovy biotekhnologii drevesnykh kompozitov. Kn. 1. Drevesina i razrushayushchie ee griby* [Theoretical foundations of biotechnology of wood composites. Book 1. Wood and mushrooms destroying it]. Moscow: Nauka [Science], 2001, 264 p.
- [9] Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., Solov'ev V.A., Krutov V.I. *Nauchnye osnovy ustoychivosti lesovk derevorazrushayushchim gribam* [Scientific principles of forest resistance to wood-destroying mushrooms]. Moscow: Nauka [Science], 1992, 222 p.
- [10] Ozolinya N.R., Sergeeva V.N., Abramovich Ts.L. *Anatomicheskie i khimicheskie izmeneniya drevesiny berezy porazhennoy gribami beyoy gnili* [Anatomical and chemical changes in birch wood affected by white rot fungi]. *Izvestiya AN Latv. SSSR* [Proceedings of the Academy of Sciences of the Latvian USSR], 1987, no. 12, pp. 45–52.
- [11] Foster D. *Khimicheskaya deyatel'nost' gribov* [Chemical activity of fungi]. Moscow: Inostrannaya literatura [Publishing Foreign literature], 1950, 651 p.
- [12] Medvedeva S.A. *Prevrashchenie aromatischeskoy komponenty drevesiny v protsesse biodelignifikatsii* [The transformation of the aromatic components of wood in the process of biodeignification]. Dis. ... Dr. Sci. (Chem.). Irkutsk, 1995.
- [13] Bekker Z.E. *Fiziologiya i biokhiimiya gribov* [Physiology and biochemistry of mushrooms]. Moscow: MSU, 1988, 230 p.
- [14] Ganbarov Kh.G. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti derevorazrushayushchikh vysshikh bazidal'nykh gribov* [Ecological and physiological features of wood-destroying higher basal fungi]. Baku: ELM, 1990, 197 p.
- [15] Ripachek V. *Biologiya derevorazrushayushchikh gribov* [Biology of wood-destroying mushrooms]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' [Forest industry], 1967, 258 p.
- [16] Semenikova I.G., Sokolova E.S. *Fitopatologiya* [Plant pathology]. Moscow: Academy, 2003, 480 p.
- [17] Akhmedova Z.R. *Lignoliticheskie, ksilanoliticheskie i tsellyuloliticheskie fermenty nekotorykh bazidal'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.
- [18] Bilay V.I. *Trasformatsiya tsellyulozy gribami* [Transformation of cellulose by mushrooms]. Kiev: Naukova Dumka, 1982, 295 p.
- [19] 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.
- [20] Ekabsone M.Ya., Kreytsberg Z.N., Sergeeva V.N., Kirshbaum I.Z. *Issledovanie enzimatischeski razrushennoy drevesiny* [The study of enzymatically destroyed wood]. *Khimiya drevesiny* [Chemistry of wood], 1978, no. 2, pp. 61–64.
- [21] 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.
- [22] Bilay V.I. *Osnovy obshchey mikologii* [Fundamentals of General Mycology]. Kiev: Vishcha shkola [High School], 1980, 360 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 28.09.2020.

Accepted for publication 21.10.2020.