

БИОДЕГРАДАЦИЯ ДРЕВЕСИНЫ ФЕРМЕНТНЫМИ КОМПЛЕКСАМИ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ

А.Н. Веревкин, Г.Н. Кононов, Ю.В. Сердюкова, В.Д. Зайцев

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

verevkin@mgul.ac.ru

По литературным данным сделано предположение, что степень биодеградации лигноуглеводного комплекса древесины может коррелировать с накоплением пероксидазы, входящей в комплекс лигнолитических ферментов дереворазрушающих грибов. Проведен скрининг дереворазрушающих грибов в целях выявления микроорганизмов с высоким и устойчивым уровнем содержания пероксидазы. Установлено, что лучшие результаты по накоплению пероксидазы наблюдались у гриба *Phellinus igniarius* — 2,3...2,5 мкмоль·мин⁻¹·мл⁻¹. Получена микологически разрушенная древесина путем культивирования гриба *Phellinus igniarius* на различных лигнинсодержащих субстратах: древесине и коре сосны, древесине и коре березы методом твердофазной ферментации. Методом экстракции из нее выделена пероксидаза. Наряду с пероксидазой из мицелия гриба *Phellinus igniarius* в раствор также переходили полифенольные соединения. Указано, что скорость накопления биомассы гриба *Phellinus igniarius* коррелирует с содержанием полифенольных пигментов и пероксидазы в экстракте, а продукты деструкции лигнина ингибируют пероксидазу, подтверждая ее физиологическое значение при микелизации древесины.

Ключевые слова: лигнин, целлюлоза, микологически разрушенная древесина, лигноуглеводный комплекс, полифенольные соединения, дереворазрушающие грибы

Ссылка для цитирования: Веревкин А.Н., Кононов Г.Н., Сердюкова Ю.В., Зайцев В.Д. Биодеградация древесины ферментными комплексами дереворазрушающих грибов // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2019. Т. 23. № 5. С. 95–100. DOI: 10.18698/2542-1468-2019-5-95-100

В научной литературе имеются сведения о большом разнообразии микроорганизмов, способных разрушать древесину. Это прежде всего дереворазрушающие грибы, которые образуют на поверхности гниющего дерева четыре вида гнили: бурую, белую, пеструю и мягкую [1–3].

Возбудители бурой гнили принадлежат к классам высших грибов (*Ascomycetes*, *Basidiomycetes*, *Deuteromycetes*), в частности березовая губка (*Piptoporus betulinus*), серно-желтый трутовик (*Laetiporus sulphureus*), базидиальный гриб (*Forties onnatus*) и др. Основными компонентами древесины, которые разрушаются этими базидиальными грибами, являются целлюлоза, гемицеллюлоза и в меньшей степени лигнин.

К возбудителям белой гнили относят грибы видов *Phellinus*, *Coriolus*, *Inonotus*: траметес разноцветный (*Polyporus versicolor*), вешенка обыкновенная (*Pleurotus ostreatus*), ирпекс молочно-белый (*Poria subacida*), вид гриба, входящий в род Фанерохета — *Phanerochaete chrysosporium*, траметес разноцветный (*Trametes versicolor*), флебия радиальная (*Phlebia radiata*), трутовик ложный (*Phellinus igniarius*). Микроорганизмы, вызывающие образование белой гнили действуют в первую очередь на лигнин, а целлюлозу деструктируют в малой степени. Следует отметить, что они не осуществляют полное ферментативное разрушение лигнина.

Теоретическая часть

Дереворазрушающие грибы, образующие бурую гниль, содержат комплекс целлюлолитических

ферментов. Субстратом для такого комплекса служит целлюлоза. Целлюлазный комплекс содержит несколько групп ферментов, в основном это эндоглюконазы, экзоглюканазы и глюкозидазы.

Эндоглюконазы обеспечивают разрыв глицеридных связей, удаленных от конца цепи молекул полисахаридов. Экзоглюканазы, наоборот, осуществляют отщепление концевых элементарных звеньев от молекул полисахарида. Глюкозидазы катализируют гидролиз глицеридных связей в молекулах ди- и олигосахаридов.

Следует отметить, что глубокий гидролиз целлюлозы осуществляется в результате согласованного действия всей полиферментной системы целлюлазного комплекса. Первый этап такого процесса обеспечивает разрушение надмолекулярной структуры полисахарида. Очевидно, это обусловлено сложными физико-химическими взаимодействиями, происходящими при сорбции фермента на целлюлозной матрице и фрагментации макромолекул. Второй этап включает в себя процессы химических превращений частично деструктированной целлюлозы. Результатом таких превращений являются низкомолекулярные продукты распада полисахарида — ди- и олигосахариды.

В литературе описаны несколько моделей воздействия целлюлазного комплекса ферментов дереворазрушающих грибов на углеводы древесины, и среди них невозможно выделить основополагающую.

В целом ферменты целлюлазного комплекса действуют синергично. Коэффициент синергизма зависит от концентрации субстрата и соотношения концентраций ферментов в комплексе и при воздействии ферментов целлюлазного комплекса на нерастворимую целлюлозу древесины связан с адсорбционной способностью действующей полиферментной системы [4].

Механизм действия эндоглюконаз на полисахариды хорошо изучен. Предполагается, что эндоглюконазы в своем активном центре содержат несколько сорбционных центров моносахаридных остатков, а каталитический участок активного центра содержит две карбоксильные группы и обеспечивает сродство сорбционных участков к конформации «полукресло» глюкопиранозных колец [5–8].

Известна последовательная цепь ферментативных превращений: искажение пиранозного кольца глюкозы до конформации «полукресла», что способствует образованию карбокатиона, общий кислотнo-основной катализ карбоксильной группой активного центра фермента и стабилизация образующегося карбокатиона карбоксилат-анионом [9, 10].

Разложение лигнина происходит под действием ферментного лигнолитического комплекса дереворазрушающих грибов, образующих белую гниль древесины. Лигнин представляет собой высокомолекулярное соединение ароматической природы, которое не может быть выделено из древесины неизменным и не встречается в природе в чистом виде. Это создает трудности в изучении лигнолитических ферментов.

Лигноуглеводный ферментный комплекс дереворазрушающих грибов белой гнили включает в себя лигнинпероксидазу, Mn-пероксидазу, фенолоксидазы (лакказу, пероксидазу, тирозиназу) и ферменты, генерирующие пероксид водорода (глюкозооксидазы).

Биологическое окисление лигнина происходит под действием кислорода воздуха или пероксида водорода, катализируемое ферментами лигноуглеводного ферментного комплекса грибов. Причем эти окислительные ферменты выделяются клетками дереворазрушающих грибов в окружающую среду и действуют независимо от самого тела гриба, т. е. являются экзолитическими. Разрушение лигнина начинается с появления внеклеточных ферментов пероксидазной природы.

Наиболее активными разрушителями лигнина являются лигнинпероксидаза, Mn-пероксидаза и фенолоксидаза и, в частности, пероксидаза. Установлено, что пероксидаза из дереворазрушающих грибов обладает не только пероксидазными, но и оксидазными свойствами. Предполагается, что у дереворазрушающих грибов функция пероксида-

зы заключается в разрушении лигнина путем его окисления, а необходимый для этого процесса пероксид водорода образуется при окислении сахаров соответствующими оксидазами [11, 12].

Растительные же пероксидазы участвуют в декарбоксилировании индолилуксусной кислоты, биосинтезе лигнина в стресс-реакциях растений и т. д. [13].

Цель работы

Работа посвящена поиску микроорганизмов, наиболее эффективно разрушающих древесину, а также определению ферментативной активности лигнолитического комплекса дереворазрушающих грибов, получению микологически разрушенной древесины березы и выделению из нее лигнолитического фермента — пероксидазы и изучению влияния на его активность продуктов деструкции лигноуглеводного комплекса древесины.

Материалы и методы

Исследованы культуры дереворазрушающих грибов порядков *Hyphomycetales*, *Sphaeropsidales*, *Aphylllophorales*, *Coriolus*, *Agaricales*, *Pleurotus*, *Stropharia*. Культуры грибов получены из коллекции Кафедры микологии и альгологии Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Их поддерживали на твердой агаризованной среде, содержащей сусло. Жидкая питательная среда для культивирования грибов — продуцентов пероксидазы содержала глюкозу, пептон и сусло [15, 16]. Культивирование грибов осуществляли в стационарных условиях в колбах, содержащих по 100 мл жидкой питательной среды. После 10–12 сут инкубации при температуре 24 °С, образовавшийся мицелий отделяли от культуральной жидкости фильтрованием через бумажный фильтр.

Определение пероксидазной активности проводили с использованием диаммониевой соли 2,2'-азино-бис-(3-этилбензтиозолин-6-сульфокислоты) (АБТС) [17, 18]. Реакционная смесь содержала 50 мкл культуральной жидкости, 5 мл натрий-ацетатного буферного раствора pH 5,0, содержащего 0,2 мг/мл АБТС. Реакцию начинали добавлением 0,08 % раствора пероксида водорода. При наличии пероксидазы в культуральной жидкости реакционная смесь приобретала бирюзово-зеленый цвет, в зависимости от содержания фермента в культуральной жидкости. Количественное определение содержания пероксидазы в культуральной жидкости грибов проводили на спектрофотометре «Shimadzu UV-120-02» при длине волны 405 нм, используя молярный коэффициент поглощения окисленной формы АБТС, равный 36,8 м·М⁻¹·см⁻¹. Активность фермента выражали в мкмоль·мин⁻¹·мл⁻¹.

Результаты и обсуждение

По окончании проведения исследований дереворазрушающие грибы были охарактеризованы способностью к биосинтезу пероксидазы (табл. 1).

Установлено, что гифомицеты обладали относительно низкими значениями пероксидазной активности. У дереворазрушающих базидиальных грибов родов *Coriolus*, *Fomes*, *Cerrena*, *Pleurotus* наблюдалась высокая лакказная активность, которая проявлялась в появлении окраски окисленной формы АБТС без добавления пероксида водорода.

Полученные данные показывают, что в культуральной жидкости грибов из различных систематических групп наиболее высокое содержание пероксидазы наблюдалось у грибов рода *Phellinus*. Культуры *Ph. igniarius* и *Ph. tremulae* были выделены из плодовых тел грибов с древесины березы в Красноярском крае и древесины осины на Звенигородской биостанции в Московской области соответственно. В качестве источника углерода для синтеза пероксидазы служили глюкоза и ксилоза, а источником азота — пептон.

Для дальнейших исследований был выбран гриб *Ph. igniarius*, имеющий высокую и воспроизводимую пероксидазную активность.

Для получения микологически разрушенной древесины гриб *Ph. igniarius* культивировали на различных лигнинсодержащих субстратах: древесине и коре сосны, древесине и коре березы методом твердофазной ферментации. Щепу древесины увлажняли водой, содержащей 1 % пептона, и инокулировали культурой гриба. Твердый субстрат прорастал мицелием дереворазрушающего гриба за 10–12 сут при температуре 24–25 °С. Затем мицелий обрабатывали 0,1 М трис-НСI буферным раствором, рН 6,0, и инкубировали в течение одного часа при комнатной температуре. После этого пероксидазу выделяли экстракцией по стандартной методике, описанной в работе [15].

Лучшие результаты культивирования гриба *Ph. igniarius* достигались на древесине березы с добавлением 1%-ного раствора пептона. Древесина прорастала мицелием за 10–12 сут при температуре 24 °С.

Установлено, что наряду с выделением пероксидазы из мицелия гриба *Ph. igniarius* в раствор также переходили полифенольные соединения. Скорость роста и накопления биомассы гриба *Ph. igniarius* коррелировала с содержанием полифенольных пигментов и пероксидазы в экстракте. Это подтверждает предположение о содействии прорастания древесины мицелием дереворазрушающих грибов частичной биодеградации нерастворимого лигноуглеводного комплекса субстрата, что и приводит к образованию растворимых полифенолов.

Т а б л и ц а 1

Пероксидазная активность дереворазрушающих грибов Peroxidase activity of wood-destroying fungi

Вид	Активность, мкмоль·мин ⁻¹ ·мл ⁻¹
<i>Hyphomycetales</i>	
<i>Acremonium charaotica</i>	0,3...0,4
<i>Botrytis cinerea</i>	0,5...0,6
<i>Fusarium solani</i>	0,3...0,4
<i>Sphaeropsidales</i>	
<i>Ascochyta pisi</i>	0,7...0,9
<i>Septoria rumicus</i>	0,4...0,5
<i>Phoma exigua</i>	0,4...0,6
<i>Aphylophorales</i>	
<i>Abortiporus biennis</i>	0,9...1,0
<i>Anisomyces oboratus</i>	0,2...0,3
<i>Cerrena unicolor</i>	1,3...1,5
<i>Coriolus</i>	
<i>Diadealea quersina</i>	1,0...1,3
<i>Phellinus igniarius</i>	2,3...2,5
<i>Phellinus tremulae</i>	2,1...2,3
<i>Fomes fomentarius</i>	0,1...0,2
<i>Agaricales</i>	
<i>Agaricus campestris</i>	1,1...1,3
<i>Lentinus edodes</i>	1,2...1,4
<i>Pleurotus eryngii</i>	1,5...1,7
<i>Stropharia hornemannii</i>	0,9...1,1
<i>Suillus grevillei</i>	0,1...0,2

Т а б л и ц а 2

Выделение пероксидазы из гриба *Ph. igniarius* Discharge of Peroxidase from *Ph. igniarius*

Стадия очистки	Общая активность, мкмоль/мин (субстрат — гваякол)	Удельная активность, мкмоль/мин на мг белка фермента
Экстракция проросшей мицелием древесины	7500	1
ДЭАЭ-хроматография	9000	3
Диализ	4500	4
Рехроматография на ДЭАЭ-целлюлозе	2250	12

Присутствующие в культуральной жидкости полифенольные соединения ингибировали активность пероксидазы. Удаление растворимых полифенолов из экстракта хроматографией и рехроматографией на ДЭАЭ-целлюлозе привело к увеличению удельной активности фермента, что было связано с удалением ингибитора (табл. 2).

Разрушение лигноуглеводного комплекса древесины березы, а следовательно, и присутствие полифенольных компонентов в экстракте объясняется физиологической функцией пероксидаз. Пероксидазы грибов являются индуцибельными ферментами и входят в состав лигнолитического комплекса ферментов. Выполнение ими физиологической функции предусматривает сорбцию на лигнинсодержащих субстратах с последующим частичным разрушением ими лигноуглеводного комплекса. При этом происходит образование растворимых полифенолов, являющихся ингибиторами активности пероксидазы.

Таким образом, наблюдается регуляция активности лигнолитического фермента продуктами деструкции лигнина по типу обратной связи: с возрастанием степени деструкции субстрата ферментом происходит ингибирование его активности и снижение скорости реакции деструкции.

Выводы

По литературным данным сделано предположение о том, что степень биодеградации лигноуглеводного комплекса древесины может коррелировать с накоплением фермента пероксидазы, входящего в состав комплекса лигнолитических ферментов дереворазрушающих грибов [19–25]. Проведен скрининг дереворазрушающих грибов в целях выявления микроорганизмов с высоким и устойчивым уровнем содержания пероксидазы. Установлено, что лучшие результаты по накоплению пероксидазы наблюдались у гриба *Ph. igniarius*. Получена микологически разрушенная грибом *Ph. igniarius* древесина. Методом экстракции из нее была выделена пероксидаза и проведена ее очистка методом колоночной хроматографии. Показано, что продукты деструкции лигнина ингибируют пероксидазу, что подтверждает ее физиологическую роль при микелизации древесины.

Список литературы

- [1] Рабинович М.Л., Болобова А.В., Кондращенко В.И. Теоретические основы биотехнологии древесных композиций: в 2 кн. Кн. I. Древесина и разрушающие ее грибы / Под ред. М.Л. Рабиновича. М.: Наука, 2001. 264 с.
- [2] Гелес И.С. Древесное сырье — стратегическая основа и резерв цивилизации. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 499 с.
- [3] Семенкова И.Г. Фитопатология. Дереворазрушающие грибы, гнили и патологические окраски древесины (определяющие таблицы). М.: МГУЛ, 2008. 72 с.
- [4] Selvam K., Senbagam D., Selvankumar T., Sudhakar C., Kannan S.K., Govarthanam M. Cellulase enzyme: Homology modeling, binding site identification and molecular docking // J. of Molecular Structure, 2017, v. 1150, no. 15, pp. 61–67.
- [5] Березин И.В., Клесов А.А., Швядас В.К., Угарова Н.Н., Варфоломеев С.Д., Ярополов А.И., Казанская Н.Ф., Егоров А.М. Инженерная энзимология. В 8 т. / Под ред. Н.С. Егорова, В.Д. Самуилова. М.: Высшая школа, 1987. Т. 8. 143 с.
- [6] Badhan A., Huang J., Wang Y., Abbot D.W., Falco M.Di., Tsang A., McAlister T. Saccharification efficiencies of

- multi-enzyme complexes produced by aerobic fungi // New Biotechnology, 2018, v. 46, pp. 1–6.
- [7] Бутова С.Н. Биотехнологическая деградация отходов растительного сырья. М.: Россельхозакадемия, 2004. 320 с.
- [8] Синицын А.П., Гусаков А.В., Черноглазов В.М. Био-конверсия лигноцеллюлозных материалов. М.: МГУ, 1995. 224 с.
- [9] Бутова С.Н. Разработка биотехнологических основ деградации отходов растительного сырья ферментами пектолитического комплекса: автореф. дис. ... д-ра биол. наук М.: РУДН, 2005. 45 с.
- [10] Грачева И.М., Крявова А.Ю. Технология ферментных препаратов. М.: Элевар, 2000. 512 с.
- [11] Lyr H. Untersuchungen über peroxydasen höherer Pilze // Planta, 1956, v. 48, no. 1, pp. 239–265.
- [12] Даниляк Н.И., Семичаевский В.Д., Дудченко Л.Г., Трутнева И.А. Ферментные системы высших базидиомицетов. Киев: Наукова думка, 1989. 280 с.
- [13] Kollattukudy P.E. Biochemistry and Function of Cutin and Suberin // Canadian Journal of Botany, 1984, v. 62, pp. 2918–2933.
- [14] Куликова Н.А., Кляйн О.И., Степанова Е.В., Королева О.В. Использование базидиальных грибов в технологиях переработки и утилизации техногенных отходов: Фундаментальные и прикладные аспекты (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология, 2011. Т. 47. № 6. С. 619–634.
- [15] Веревкин 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: научные труды. М.: МГУЛ, 2016. Вып. 381. С. 85–88.
- [16] Leatham G.F., Kirk T.K. Regulation of ligninolytic activity by nutrient nitrogen in white-rot basidiomycetes // FEMS Microbiology Letters, 1983, v. 16, pp. 65–67.
- [17] Majkić N., Djordjević-Spašić S., Berceš I. A kinetic method for the determination of the activity of «aerobic transhydrogenases» // Clinica Chimica Acta, 1975, v. 65, pp. 227–233.
- [18] Moon D.-S., Song H.-G. Degradation of alkylphenols by white rot fungus *Irpex lacteus* and its manganese peroxidase // Appl. Biochem. Biotechnol, 2012, v. 168, pp. 542–549.
- [19] Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесная промышленность, 1967. 258 с.
- [20] Азаров В.И., Кононов Г.Н., Горячев Н.Л. Изучение компонентного состава микологически разрушенной древесины // Технология и оборудование для переработки древесины: научные труды. М.: МГУЛ, 2012. Вып. 358. С. 126–131.
- [21] Стороженко В.Г. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
- [22] Naidu Y., Siddiqui Y., Rafi M.Y., Saud H.M., Idris A.S. Investigating the effect of white-rot hymenomycetes biodegradation on basal stem rot infected oil palm wood blocks: Biochemical and anatomical characterization // Industrial Crops and Products, 2017, v. 108, pp. 872–882.
- [23] Falcon M.A., Rodríguez A., Carnicero A., Regalado V., Perestelo F., Milstein O., De la Fuente G. Isolation of microorganisms with lignin transformation potential from soil of Tenerife island // Soil Biology and Biochemistry, 1995, v. 27 (2), pp. 121–126.
- [24] Ivankin A.N., Oliferenko G.L., Kulikovskii A.V., Chernuha I.M., Semenova A.A., Spiridonov K.I., Nasonova V.V. Determination of unsaturated fatty acids with a migrating double bond in complex biological matrices by gas chromatography with flame ionization and mass spectrometry detection // Journal of Analytical Chemistry, 2016, v. 71, no. 11, pp. 1131–1137.
- [25] Иванкин А.Н., Фадеев Г.Н., Болдырев В.С., Прошина О.П., Куликовский А.В., Семенова А.А., Насонова В.В. Вкусо-ароматические компоненты рецептур, формируемые в присутствии бактериальных культур // Известия Вузов. Прикладная химия и биотехнология 2017. Т. 7. № 2. С. 124–136.

Сведения об авторах

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

Кононов Георгий Николаевич — канд. техн. наук, доцент МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), чл.-корр. РАЕН, ученый секретарь секции «Химии и химической технологии древесины» РХО им. Д.И. Менделеева, kononov@mgul.ac.ru

Сердюкова Юлия Владимировна — ст. преподаватель МГТУ им. Н.Э. Баумана (Мытищинский филиал), caf-htdip@mgul.ac.ru

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

Поступила в редакцию 05.02.2019.

Принята к публикации 13.09.2019.

BIODEGRADATION OF WOOD BY WOOD-DESTROYING FUNGI ENZYME COMPLEXES

A.N. Verevkin, G.N. Kononov, Ju.V. Serdyukova, V.D. Zaytsev

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

verevkin@mgul.ac.ru

As a result of the study of the literature data, it was suggested that the degree of wood lignocarbhydrate complex biodegradation can correlates with the accumulation of the enzyme peroxidase, which being a part of the complex of lignolytic enzymes of wood-destroying fungi. A screening of wood-destroying fungi was carried out to identify a microorganism with a high and stable level of peroxidase content. It was found that the best results on the accumulation of peroxidase were observed in the fungus *Phellinus igniarius*, and was 2,3–2,5 $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{ml}^{-1}$. Mycologically destroyed wood was obtained by cultivating the fungus *Phellinus igniarius* on various lignin-containing substrates: pine wood, pine bark, birch wood, birch bark by solid-phase fermentation. Peroxidase was isolated by extraction. Polyphenolic compounds also passed into the solution from the mycelium of the fungus *Phellinus igniarius* along with the peroxidase. It was found that the rate of the fungus *Phellinus igniarius* biomass accumulation correlated with the polyphenolic pigments and peroxidase content in the extract. It is shown, that lignin destruction products inhibit peroxidase, that confirms its physiological role in wood mycolysies.

Keywords: lignin, cellulose, mycologically destroyed wood, lignincarbhydrate complex, polyphenolic compounds, wood-destroying fungi

Suggested citation: Verevkin A.N., Kononov G.N., Serdyukova Ju.V., Zaytsev V.D. *Biodegradatsiya drevesiny fermentnymi kompleksami derevorazrushayushchikh gribov* [Biodegradation of wood by wood-destroying fungi enzyme complexes]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2019, vol. 23, no. 5, pp. 95–100.
DOI: 10.18698/2542-1468-2019-5-95-100

References

- [1] Rabinovich M.L., Bolobova A.V., Kondrashchenko V.I. *Teoreticheskie osnovy biotekh-nologii drevesnykh kompozitov. V 2 kn.* [Theoretical basis of biotechnology of wood composites. In 2 books]. *Drevesina i razrushayushchie ee griby Kn. I.* [Wood and its destructive fungi. Book I]: Red. M.L. Rabinovich. Moscow: Nauka [Science], 2001, 264 p.
- [2] Geles I.S. *Drevesnoe syr'e — strategicheskaya osnova i rezerv civilizatsii* [Wood raw materials are the strategic basis and reserve of civilization]. Petrozavodsk: Kareli'skiy nauchniy centr RAN [Karelian scientific center of RAS], 2007, 499 p.
- [3] Semenkova I.G. *Fitopatologiya. Derevorazrushayushchie griby, gnili i patologicheskie okraski drevesiny (opredelitel'nye tablitsy)* [Wood destroying fungi, rots and abnormal coloration of wood (identification keys)]. Moscow: MGUL, 2008, 72 p.
- [4] Selvam K., Senbagam D., Selvankumar T., Sudhakar C., Kannan S.K., Govarathanan M. Cellulase enzyme: Homology modeling, binding site identification and molecular docking. *J. of Molecular Structure*, 2017, v. 1150, no. 15, pp. 61–67.
- [5] Berezin I.V., Klesov A.A., Shvyadas V.K., Ugarova N.N., Varfolomeev S.D., Yaropolov A.I., Kazanskaya N.F., Egorov A.M. *Inzhenernaya enzimologiya. V 8 t.* [Engineering Enzymology. In 8 vol.]. Red. N.S. Egorov, V.D. Samuilov. Moscow: Vysshaya shkola. [Higher school], 1987, v. 8, 143 p.
- [6] Badhan A., Huang J., Wang Y., Abbot D.W., Falco M.Di., Tsang A., McAlister T. Saccharification efficiencies of multy-enzyme complexes produced by aerobic fungi. *New Biotechnology*, 2018, v. 46, pp. 1–6.
- [7] Butova S.N. *Biotehnologicheskaya degradatsiya othodov rastitel'nogo syr'ya* [Biotechnological degradation of plant waste]. Moscow: Rossel'hozakademiya [Russian Agricultural Academy], 2004, 320 p.
- [8] Sinicyn A.P., Gusakov A.V., Chernoglazov V.M. *Biokonversiya lignocellyuloznykh materialov* [Bioconversion of lignocellulosic materials]. Moscow: MSU, 1995, 224 p.

- [9] Butova S. N. *Razrabotka biotekhnologicheskikh osnov degradacii othodov rastitel'nogo syr'ya fermentami pektoliticheskogo kompleksa* [Development of biotechnological bases of degradation of waste of plant raw materials by enzymes of pectolytic complex]. Avtoref. dis. ... d. biol. n. [Abstract of the thesis of the Diss. Dr. Sci. (Biology)]. Moscow: RUDN [PFUR], 2005, 45 p.
- [10] Gracheva I.M., Kryavova A.Yu. *Tekhnologiya fermentnykh preparatov* [Technology of enzyme preparations]. Moscow: Elevar, 2000, 512 p.
- [11] Lyr H. Untersuchungen uber peroxydasen höherer Pilze. *Planta*, 1956, v. 48, no. 1, pp. 239–265.
- [12] Danilyak N.I., Semichaevskiy V.D., Dudchenko L.G., Trutneva I.A. *Fermentnye sistemy vysshih bazidiomicetov* [Enzyme systems of higher basidiomycetes]. Kiev: Naukova dumka [Scientific opinion], 1989, 280 p.
- [13] Kollattukudy P.E. Biochemistry and Function Ocutin and Suberin. *Canadian Journal of Botany*, 1984, v. 62, pp. 2918–2933.
- [14] Kulikova N.A., Klyajin O.I., Stepanova E.V., Korolyova O.V. *Ispol'zovanie bazidial'nykh gribov v tekhnologiyah pererabotki i utilizacii tekhnogennykh othodov: Fundamental'nye i prikladnye aspekty (obzor)* [Use of basidial fungi in technologies of processing and utilization of technogenic waste: Fundamental and applied aspects (review)] *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya* [Applied biochemistry and Microbiology]. 2011, v. 47, no. 6, pp. 619–634.
- [15] Verevkin A.N., Kononov G.N., Mashuta N.P., Serdyukova Yu.V., Volikova A.S. *Kul'tivirovanie derevorazrushayushchikh gribov roda Phellinus na drevesine breezy* [Cultivation of wood-destroying 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.
- [16] Leatham G.F., Kirk T.K. Regulation of ligninolytic activity by nutrient nitrogen in white-rot basidiomycetes. *FEMS Microbiology Letters*, 1983, v. 16, pp. 65–67.
- [17] Majkić N., Djordjević-Spašić S., Berceš I. A kinetic method for the determination of the activity of «aerobic transhydrogenases». *Clinica Chimica Acta*, 1975, v. 65, pp. 227–233.
- [18] Moon D.-S., Song H.-G. Degradation of alkylphenols by white rot fungus *Irpex lacteus* and its manganese peroxidase. *Appl. Biochem. Biotechnol.*, 2012, v. 168, pp. 542–549.
- [19] Rypacek V. *Biologiya derevorazrushayushchikh gribov* [Biology of wood-destroying fungi]. Moscow: Forest industry, 1967, 258 p.
- [20] Azarov V.I., Kononov G.N., Goryachev N.L. *Izuchenie komponentnogo sostava mikologicheski razrushennoy drevesiny* [Studying of component structure mycologically the destroyed wood]. *Tekhnologiya i oborudovanie dlya pererabotki drevesiny: nauchnye trudy* [Technology and the equipment for wood processing: Collected papers]. Moscow: MGUL, 2012, v. 358, pp. 126–131.
- [21] Storozhenko V.G. *Nauchnye osnovy ustoychivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam* [The scientific foundations of forest sustainability to wood-destroying fungi]. Moscow: Nauka [Science], 1992, 221 p.
- [22] Naidu Y., Siddiqui Y., Rafiq M.Y., Saud H.M., Idris A.S. Investigating the effect of white-rot hymenomycetes biodegradation on basal stem rot infected oil palm wood blocks: Biochemical and anatomical characterization. *Industrial Crops and Products*, 2017, v. 108, pp. 872–882.
- [23] Falcon A. M., Rodriguez A., Carnicero A., Regalado V., Perestelo F., Milstein O., De La Fuente G. Isolation of microorganisms with potential for the transformation of lignin from the soil of the island of Tenerife. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, v. 27 (2), pp. 121–126.
- [24] Ivankin A.N., Fadeev G.N., Boldyrev V.S., Proshina O.P., Kulikovskiy V., Semenova A.A., Nasonova V.V. *Vkusoromatische komponenty receptur, formiruemye v prisutstvii bakterial'nykh kul'tur* [Food flavouring ingredients of food recipes developed in the presence of bacterial culture]. *Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*, 2017, v. 7, no. 3, pp. 124–136
- [25] Ivankin A.N., Oliferenko G.L., Kulikovskiy A.V., Chernuha I.M., Semenova A.A., Spiridonov K.I., Nasonova V.V. Determination of unsaturated fatty acids with a migrating double bond in complex biological matrices by gas chromatography with flame ionization and mass spectrometry detection. *Journal of Analytical Chemistry*, 2016, v. 71, no. 11, pp. 1131–1137.

Authors' information

Verevkin Alexey Nikolaevich — Cand. Sci. (Chem.), Associated Professor of the BMSTU (Mytishchi branch), verevkin@mgul.ac.ru

Kononov Georgiy Nikolaevich — Cand. Sci. (Tech.), Associated 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

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

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

Received 05.02.2019.

Accepted for publication 13.09.2019.