

## Хозяйственное использование ксилотрофных базидиальных грибов (обзор)

© 2025. Ю. А. Злобина<sup>1</sup>, м. н. с.,  
А. А. Широких<sup>1,2</sup>, д. б. н., в. н. с., профессор,  
Т. Я. Ашихмина<sup>2,3</sup>, д. т. н., г. н. с., зав. лабораторией,  
<sup>1</sup>Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока  
имени Н. В. Рудницкого,  
610007, Россия, г. Киров, ул. Ленина, д. 166а,  
<sup>2</sup>Вятский государственный университет,  
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,  
<sup>3</sup>Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения  
Российской академии наук,  
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,  
e-mail: zlobina\_y\_a@mail.ru

Современный тренд на использование биологического сырья и разработку уникальных технологий, востребованных в сельском хозяйстве, экологии, материаловедении, медицине и фармацевтике привёл к стремительному развитию интереса к представителям особого царства живых организмов – грибам. Грибы являются одним из ключевых биологических ресурсов, которые можно использовать для разработки широкого спектра экологических продуктов с многообещающими возможностями применения. В обзоре представлен анализ современных достижений в области хозяйственного использования ксилотрофных базидиальных грибов, которые представляют большой интерес ввиду своей способности разлагать лигноцеллюлозные материалы под действием уникальных ферментативных систем, и продуцировать широкий спектр метаболитов, обладающих антимикробными, противоопухолевыми, иммуностимулирующими, нейропротекторными и другими ценными свойствами. Грибы белой и бурой гнили играют важную роль в переработке отходов и создании замкнутых производственных циклов, демонстрируя высокую активность в деградации сложных полимеров. Рассмотрены перспективные направления их применения в биоэкономике, включая сельское хозяйство, пищевую и фармацевтическую промышленность, материаловедение, производство биокomпозитных материалов на основе грибного мицелия. В сельском хозяйстве ксилотрофные грибы используются для создания биоудобрений, улучшающих структуру почвы и повышающих её плодородие; в пищевой промышленности – представляют ценный источник белка, витаминов и минералов. Для фармацевтической отрасли метаболиты базидиомицетов представляют интерес в связи с их антимикробной и противовирусной активностью, а также участием в регуляции работы иммунной системы. Композиты на основе мицелия и растительных отходов находят применение в упаковке, строительстве и дизайне мебели и интерьеров, снижая нагрузку на окружающую среду пластиком. Проанализированы экологические аспекты и экономические преимущества практического использования ксилотрофных грибов в различных секторах народного хозяйства, а также рассмотрены дальнейшие перспективы внедрения ксилотрофных базидиальных грибов в решение текущих проблем и устойчивого развития общества.

**Ключевые слова:** ксилотрофы, базидиомицеты, лигноцеллюлозные отходы, биodeградация, ферменты, биопластик, биоудобрения.

## Economic utilization of xylotrophic basidiomycetes: a review

© 2025. Yu. A. Zlobina<sup>1</sup> ORCID: 0000-0002-0949-1403<sup>\*</sup>

A. A. Shirokikh<sup>1,2</sup> ORCID: 0000-0002-7808-0376<sup>\*</sup>

T. Ya. Ashikhmina<sup>2,3</sup> ORCID: 0000-0003-4919-0047<sup>\*</sup>

<sup>1</sup>Federal Agricultural Research Center of North-East named N.V. Rudnitsky,  
166a, Lenina St., Kirov, Russia, 610007,

<sup>2</sup>Vyatka State University,

36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,

<sup>3</sup>Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch  
of the Russian Academy of Sciences,

28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

e-mail: zlobina\_y\_a@mail.ru

The current trend towards the use of biological raw materials and the development of unique technologies in demand in agriculture, ecology, materials science, medicine and pharmacy has led to a rapid growth of interest in representatives of a special kingdom of living organisms – fungi. Fungi are one of the key biological resources that can be used to develop a wide range of eco-friendly products with promising applications. The review presents an analysis of modern achievements in the economic utilization of xylotrophic basidiomycetes. They are of great interest for sustainable nature management due to their ability to decompose lignocellulosic materials using unique enzymatic systems, and to produce a wide range of metabolites with antimicrobial, antitumor, immunostimulating, neuroprotective and other valuable properties. White and brown rot fungi play an important role in waste processing and the closed-loops manufacturing creation due to high degradation activity against complex polymers. The article considers promising areas of their application in the bioeconomy, including agriculture, food and pharmaceutical industries, materials science, and the production of biocomposite materials based on fungal mycelium. Xylophilic fungi are used in agriculture to create biofertilizers that improve soil structure and increase its fertility. Fungi are a valuable source of protein, vitamins, and minerals in the food industry. Basidiomycete metabolites are of interest to the pharmaceutical industry due to their antimicrobial and antiviral activity, as well as their involvement in the immune system regulation. Composites based on mycelium and plant waste are used in packaging, construction, design of the furniture and interiors, thereby reducing the plastic impact on the environment. We analyze the environmental aspects and economic benefits of the practical use of xylophilic fungi in various sectors of the national economy, and consider further prospects for the introduction of xylophilic basidiomycetes in solving current issues and sustainable development of society.

**Keywords:** xylophilic fungi, basidiomycetes, lignocellulosic waste, biodegradation, enzymes, bioplastics, biofertilizers.

Особое место в планах развития страны на ближайшее будущее и мерах по улучшению качества жизни людей занимает национальный проект «Биоэкономика», направленный на создание в России инфраструктуры для использования биологического сырья и на разработку уникальных технологий, востребованных в сельском хозяйстве, экологии и при создании лекарственных препаратов. Биоэкономика основана на превращении возобновляемых биологических ресурсов в биоэнергию, промышленную, пищевую, кормовую и иную продукцию с добавленной стоимостью. Для нашей страны биоэкономика может быть возможностью и регионального развития, и развития отдельных отраслей – сельского хозяйства, лесопромышленного комплекса, возобновляемой энергетики, а также решения многих экологических задач.

Среди природных биологических ресурсов, важных для развития биоэкономики, особое место занимают высшие грибы – макромицеты. Грибы обладают уникальным метаболическим потенциалом, они важны для биотехнологической промышленности благодаря особенностям генома, особой физиологии и высокой экологической пластичности [1]. Число видов высших грибов на Земле, принадлежащих к таксонам Basidiomycetes и Ascomycetes, в настоящее время оценивается в 140–150 тыс., но только десятая часть из них известны науке [2, 3]. Быстрая адаптация к новым опасным и трудным для колонизации средам делают грибы, наряду с традиционным пищевым использованием, идеальным объектом для промышленных и фармацевтических целей, а также материаловедения и биоремедиации.

На основании трофических и топических предпочтений среди высших базидиальных

грибов выделяют группу дереворазрушающих грибов – ксилотрофов. Из всех известных организмов только ксилотрофные грибы обладают необходимыми и уникальными ферментными системами, позволяющими осуществлять полную биохимическую деградацию древесины. Помимо целлюлолитической и/или гемцеллюлолитической активностей ксилотрофы обладают своеобразными окислительными системами, которые наряду с лигнинолитическими ферментами участвуют в биологической деградации лигноцеллюлозных материалов и ароматических поллютантов [4].

Грибы являются ценным, но пока мало изученным источником уникальных белков. Грибные протеины, включая ферменты, часто имеют существенные отличия от бактериальных, животных и растительных белков, в том числе за счёт значительной термоустойчивости и pH-стабильности [5]. Значительным преимуществом биологически активных ингредиентов из грибов является их безопасность для потребления и применения, определяемая результатами долгосрочных исследований их влияния на здоровье человека [6].

Грибы играют ключевую роль в глобальном круговороте углерода, разлагая древесину и другие растительные остатки, что делает их ценными агентами в различных областях хозяйственной деятельности. В последние годы исследования ксилотрофных грибов становятся всё более востребованными, так как они являются объектами экологически безопасными и экономически эффективными и решают проблемы промышленности, сельского хозяйства и охраны окружающей среды.

Актуальность изучения хозяйственного применения ксилотрофных базидиомицетов обусловлена растущим спросом на природо-

подобные и экологически безопасные альтернативы традиционным технологиям. Их способность продуцировать широкий спектр ферментов (лигниназ, целлюлаз, ксиланаз и др.) открывает перспективы для использования в целлюлозно-бумажной промышленности, производстве биотоплива и переработке органических отходов. Кроме того, эти грибы служат источником биологически активных соединений с антимикробными, противовоспалительными и иммуностимулирующими свойствами, что делает их востребованными в фармацевтике. Отдельное направление исследований связано с применением мицелия для создания биоразлагаемых материалов, включая упаковку и биопластики, что отвечает принципам устойчивого развития.

Цель работы – на основе анализа современных данных о метаболизме ксилотрофных базидиомицетов изучить их роль в разложении лигноцеллюлозных отходов, перспективы получения ценных продуктов и разработки биоудобрений и биоразлагаемых материалов.

### Объекты и методы исследования

Публикации отбирались в научной электронной библиотеке eLIBRARY.RU, международных базах данных Web of Science, Scopus, ScienceDirect, а также в поисковой системе Google Scholar с использованием поисковых запросов: *xylotroph\* fungi, bioconversion, biodegradation, white rot, lignocellulose degradation, ферменты грибов, биопластик, грибы белой гнили, грибы бурой гнили*. Ключевые слова использовались в различных комбинациях в соответствии с правилами соответствующей базы данных. В обзоре обсуждаются и анализируются публикации ведущих отечественных и зарубежных учёных-исследователей из наиболее рейтинговых журналов и с высоким индексом цитирования. Основная часть проанализированных работ была опубликована в последние 10 лет (2015–2024 гг.). В обзоре было использовано 104 источника.

### Грибы белой и бурой гнили

Базидиомицеты, разлагающие древесину, традиционно классифицируются на основе визуально наблюдаемых признаков её разрушения [7]. Грибы белой гнили способны разрушать все компоненты клеточной стенки растений, и разрушенная древесина имеет характерный белый цвет и волокнистую структуру, обогащённую целлюлозой. Грибы бурой

гнили в основном разрушают полисахариды древесины, а лигнин только модифицируют, в результате чего остатки древесины выглядят бурными и имеют сухую консистенцию. Но существуют виды грибов, которые при разрушении древесины проявляют промежуточные свойства между белой и бурой гнилью, их называют грибами серой гнили [8–10].

В связи со способностью эффективно разрушать все компоненты клеточных стенок и даже минерализовать самый стойкий природный полимер – лигнин, грибы (*Agaricomycotina*), вызывающие белую гниль, играют особую роль в разложении растительной биомассы [11–13]. Процесс делигнификации обеспечивают углеводоактивные ферменты (CAZymes), продуцируемые грибами белой гнили, а также модифицирующие лигнин гемпероксидазы, лакказы и ферменты, способствующие продукции  $H_2O_2$  [13–15]. Представителями грибов белой гнили являются *Pleurotus ostreatus, Flammulina velutipes, Fomes fomentarius, Schizophyllum commune, Hericium erinaceus*, различные виды рода *Trametes (Coriolus)* и др. [16–22].

Грибы бурой гнили способны разлагать полисахариды лигноцеллюлозы, целлюлозу и гемицеллюлозу, в то время как фрагменты лигнина изменяются ими незначительно, оставляя после себя сухой коричневатый субстрат [23]. Древесина при этом теряет прочность и рассыпается на отдельные фрагменты. В отличие от грибов белой гнили грибы, вызывающие бурую гниль, утратили гены, кодирующие фермент пероксидазу класса II, и деполимеризация полисахаридов клеточной стенки растений происходит, в основном, путём не ферментативных реакций Фентона [24]. Примерами грибов бурой гнили могут служить *Laetiporus sulphureus, Fomitopsis pinicola, Irpex lacteus*, а также представители родов *Antrodia* и *Gloeophyllum* [25–28].

Традиционное деление видов ксилотрофных грибов на возбудителей белой и бурой гнили в последнее время было поставлено под сомнение из-за обнаружения видов, которые вызывают белую гниль, но не имеют генов, детерминирующих ферменты ключевых семейств для расщепления лигнина подобно грибам бурой гнили [8, 9]. Их способность разрушать древесину ограничена, что сближает их с аскомицетами (например, видами *Trichoderma* и *Xylaria*), вызывающими мягкую гниль. Они могут расщеплять полисахариды древесины в местах с повышенной влажностью или в водоёмах [10].

Эктомикоризные грибы имеют гены, кодирующие ферменты для разрушения клеточной стенки растений, однако их способность разлагать лигноцеллюлозу ниже, чем у большинства других ксилотрофных базидиомицетов. Некоторые виды эктомикоризных грибов разрушают древесину по механизму бурой гнили (например, род *Paxillus*), а другие – по механизму белой гнили (например, род *Cortinarius*). Кроме того, поражающие растения базидиальные грибы также могут разлагать лигноцеллюлозу, но менее эффективно, чем ксилотрофные виды [29–31].

### Ферменты грибов

Грибы являются гетеротрофами, которые получают питательные вещества только путём расщепления внешних органических источников. Они синтезируют множество гидролитических и окислительных ферментов, расщепляющих сложные органические вещества до простых форм [32]. Ферменты грибов синтезируются во время их активного роста и относятся к первичным метаболитам, необходимым для жизнедеятельности организма. Большинство выделяемых в окружающую среду ферментов (экзоферментов) расщепляют сложные полимерные соединения. Внутриклеточные ферменты (эндоферменты) остаются после синтеза в клеточной стенке и способствуют дальнейшему усвоению питательных веществ [33].

Древесина богата лигнином, который может быть расщеплён до фенольных соединений только ферментами грибов, вызывающих белую или бурую гниль. К таким ферментам можно отнести Mn-пероксидазу, лигнин-пероксидазу и лакказу [34].

Протеазы грибов участвуют в гидролизе белков растений и животных до превращения их в аминокислоты, которые могут усваиваться клетками грибов [35].

Хотя клетки грибов синтезируют и продуцируют ферменты для переработки огромного количества сложных органических веществ, эти ферменты широко используются в различных сферах человеческой деятельности. Известно, что более 50% промышленно важных ферментов многих производственных процессов получают из грибов [36]. Например, грибные целлюлазы используются в производстве бумаги, текстиля и моющих средств, а также соков и хлебобулочных изделий, для ферментации кормов животных [37].

Грибы способны перерабатывать и потреблять различные виды органических матери-

алов. В связи с этим использование органических отходов, особенно отходов сельского и лесного хозяйства, пищевой промышленности, для производства ферментов с помощью грибов способствует достижению целей устойчивого развития, таких как ответственное потребление и производство продукции за счёт переработки отходов в полезные продукты. Так, из биомассы жмыха и оболочек масличной пальмы, из остатков сердцевин саго с помощью грибов *Trichoderma asperellum* производят целлюлазу. Для получения грибных ферментов так же используются рисовые и пшеничные отруби, солома, горчичный жмых, фруктовая кожура, а также текстильные и жировые отходы [38]. Такой подход становится альтернативой применению очищенных и обработанных субстратов в современном ферментном производстве, потому что способно снизить затраты и обеспечить полезную утилизацию отходов.

### Питательная ценность грибов

Плодовые тела базидиальных грибов используются в рационе людей и животных. Они обладают высокой питательной ценностью и играют важную роль в экономике в целом и биотехнологиях в частности [39, 40]. В их составе много белка и целлюлозы, что обуславливает их питательную ценность. Также плодовые тела грибов насыщены минеральными элементами, витаминами группы В, витаминами D и К, и, в меньшей степени – С и А [41]. В социумах, исключая по тем или иным причинам потребление животных белков, грибы используются в качестве добавки к злакам, чтобы компенсировать нехватку в пище белка [42]. Различные пищевого производства компании добавляли плодовые тела грибов *Calocybe indica* и *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler в свои продукты для придания им оздоравливающих свойств, таких как регулирование уровня холестерина и сахара в крови [43–45].

Грибы также применяют в кормлении крупного рогатого скота, рыб и птицы. Они имеют большое значение в кормопроизводстве, так как способствуют улучшению состава кишечной микробиоты, укреплению иммунитета, ускорению роста, усилению антиоксидантной защиты и нормализации липидного обмена [41, 46]. В кормопроизводстве используются в основном такие ксилотрофные грибы как *Ganoderma lucidum* (увеличивает массу тела красной тилапии) [47–50], грибы рода *Pleurotus* (улучшает здоровье свиней) [51–53],

*Armillariella tabescens* (улучшает здоровье свиней) [54], *Lentinula edodes* (способствует росту рыбы) [55, 56] и *Tremella fuciformis* (увеличивает массу тела цыплят-бройлеров) [57].

Благодаря низкому содержанию калорий биомасса грибов становится уникальным источником биологически активных соединений и необходимых компонентов питательных веществ, таких как клетчатка, белки, минералы, витамины и нутрицевтики, что делает её пригодной для употребления как людьми, так и животными [40]. При этом процесс производства съедобных грибов характеризуется меньшей экологической нагрузкой на окружающую среду [58, 59], чем производство традиционных белковых продуктов, что снижает негативное влияние сельского хозяйства на экосистемы. Кроме того, благодаря органолептическим свойствам, включая вкус и текстуру [60], грибная биомасса может служить практически полноценной заменой мясу [61, 62].

Таким образом, ксилотрофные базидиальные грибы представляют собой уникальный биологический ресурс с разнообразным функционалом как для человека, так и для сельского хозяйства. Их высокая пищевая ценность, богатый биохимический состав и функциональные свойства позволяют рассматривать грибы как полноценный источник белка, витаминов и минералов, способный частично заменить мясо в рационе и эффективную кормовую добавку, улучшающую продуктивность и здоровье сельскохозяйственных животных.

### Грибы в фармацевтической промышленности

Базидиальные ксилотрофы представляют значительный интерес для фармацевтической промышленности, благодаря их уникальной способности синтезировать биологически активные соединения. Метаболиты базидиальных грибов обладают антибактериальными, противогрибковыми, противовирусными, иммуномодулирующими, противоопухолевыми, противовоспалительными, антиоксидантными и другими свойствами [63–65]. Развитие биотехнологических методов культивирования и экстракции делает их перспективными объектами для создания новых фармацевтических препаратов. Например, такие виды, как *Ganoderma lucidum* (рейши), *Trametes versicolor* (траметес разноцветный), *Flammulina velutipes* (опёнок зимний) и *Hericiium erinaceus* (ежовик гребенчатый), уже

нашли применение в создании препаратов для онкотерапии, иммунокорректоров и нейропротекторов [66–70].

Многие ксилотрофные грибы продуцируют метаболиты с выраженной антибактериальной активностью. Например, исследования подтвердили высокую антимикробную активность метаболитов *Fomitopsis officinalis* против *Staphylococcus aureus* [71]. А в опытах с базидиальными ксилотрофами *Lentinula edodes* и *Fomitopsis betulina* было отмечено антибактериальное действие против *Bacillus subtilis*, *Staphylococcus aureus* и *Escherichia coli* [72]. Эти данные подтверждают перспективность использования метаболитов базидиальных грибов в разработке новых антибактериальных препаратов.

Ксилотрофные грибы демонстрируют широкий спектр противовирусной активности. Особый интерес представляет меланин, выделенный из склероциев *Inonotus obliquus*, который показал эффективность против целого ряда вирусов, включая ВИЧ-1, вирус простого герпеса 2 типа, вирус гриппа, вирус осповакцины и вирус оспы обезьян [73]. Значительная противовирусная активность также обнаружена у водных экстрактов и полисахаридов, полученных из представителей родов *Lentinus* (*L. edodes*), *Pleurotus* (*P. eryngii*, *P. djamor*, *P. ostreatus*, *P. pulmonarius*) и *Ganoderma* (*G. lucidum*). Они эффективно подавляли репликацию как РНК-содержащего вируса Западного Нила, так и ДНК-содержащего вируса простого герпеса 2 типа, что подтверждает их потенциал в разработке новых противовирусных препаратов [74].

Предполагается, что грибные полисахариды в комплексе с другими веществами, обладающими криостатическими эффектами, такими как глицерин, диметилсульфоксид и пектин, проявляют криопротекторные свойства. Так, эндополисахариды *Trametes ochracea* при замораживании клеток крови усиливали криозащитный эффект глицерина, что приводило к более высокой сохранности лейкоцитов [75].

Источником полисахаридов с криозащитными свойствами является вид *Hericiium erinaceus*. Полисахаридная фракция штамма *H. erinaceus* ВР16 обеспечивала сохранность ядродержащих клеток крови человека в условиях отрицательных температур (–20 и –80 °С) [76], а также оказала влияние на показатели жизнеспособности сперматозоидов (интенсивность процессов перекисного окисления липидов, антиоксидантная активность, способность гамет к прогрессивно-

му движению, устойчивость сперматозоидов к гипоосмотическому стрессу) быков голштинской породы в условиях гипотермического (+4 °С) хранения [77]. Получены данные об эффективности применения полисахаридов гриба *Ganoderma applanatum* в составе среды для хранения спермы быков при температуре электрического морозильника –5 °С [78].

Таким образом, базидиальные ксилотрофные грибы являются ценным источником фармакологически активных соединений. Многочисленные исследования демонстрируют, что метаболиты грибов обладают комплексом терапевтических свойств, включая антибактериальную, противовирусную, иммуномодулирующую и противоопухолевую активность. Современные биотехнологические методы культивирования и экстракции позволяют стандартизировать процесс получения ценных метаболитов, что открывает новые перспективы для создания эффективных фармацевтических препаратов.

### Грибы в производстве удобрений

Благодаря способности эффективно обеспечивать растения необходимыми элементами питания, минеральные удобрения давно используются для повышения продуктивности сельскохозяйственных культур [79, 80]. Однако длительное использование таких удобрений приводит к физиологическому подкислению почв, дисбалансу в почве питательных веществ, потере биоразнообразия и к деградации почвы [81, 82].

Органические удобрения улучшают плодородие, структуру почвы и микробное разнообразие, но из-за медленного высвобождения элементов используются ограниченно [83, 84]. Их сочетание с минеральными удобрениями усиливает плодородие почвы и урожайность [85].

Биоудобрения, содержащие микро-организмы, повышают доступность азота, фосфора и калия, снижая зависимость от химических удобрений. Например, арбускулярные микоризные грибы (AMF) уменьшают потребность в фосфоре [86], но их производство сложно из-за облигатного симбиоза с растениями-хозяевами. Наиболее распространённый способ массового производства такого биоудобрения – выращивание грибов в горшках вместе с растением-хозяином. Этот метод остаётся основным, независимо от выбранной технологии или состава питательной среды [87, 88].

При производстве органических удобрений из биоразлагаемых материалов ключевую роль играет ферментативная активность грибов, которая способствует разложению биомассы и превращению её в компост, например, компост из листьев. В этом процессе отмершие листья под воздействием грибных ферментов превращаются в ценное удобрение, богатое питательными веществами [89].

При твёрдофазном культивировании базидиомицетов на растительных и древесных субстратах можно получить мицелиально-субстратный комплекс (МСК), в котором уменьшается содержание как легкогидролизуемых, так и трудногидролизуемых полисахаридов, а количество лигнина снижается [90–93]. При этом разлагаемая лигноцеллюлоза насыщается грибным мицелием, который естественным образом закрепляется на субстрате. Полученный МСК можно использовать в качестве биоудобрения, которое является стабилизатором биологической активности почвы, улучшает её агрофизические и агрохимические свойства. Так, например, при твёрдофазном культивировании ксилотрофных грибов *Trametes versicolor* и *Pleurotus ostreatus* на опилках и других растительных субстратах получено биоудобрение, которое можно использовать как самостоятельно, так и в качестве добавки к другим субстратам [94].

Субстрат, полученный путём биоконверсии *Lentinula edodes* отходов растениеводства, являлся продуктом, обогащённым белком, витаминами, макро- и микроэлементами и обеспечивал усиленное развитие активных штаммов-продуцентов полифункциональных биопрепаратов *Bacillus subtilis* В-10 и *Trichoderma asperellum* Т-36. Действие биопрепаратов положительно сказалось на развитии проростков огурца в вегетационных опытах в защищённом грунте и растений томата в органическом производстве открытого грунта. Во всех опытных вариантах биометрические показатели развития растений значительно превышали контрольные, что в большинстве случаев достоверно подтвердило стимулирующий эффект воздействия биопрепаратов [95].

Таким образом, применение базидиальных грибов в качестве биопрепаратов для переработки лигноцеллюлозных субстратов позволяет не только утилизировать растительные отходы, но и повышать продуктивность агроценозов за счёт естественных биологических процессов, обогащая почву доступными для растений формами органического азота, фосфора и микроэлементами. Кроме того,

мицелий улучшает структуру грунта, повышая его влагоудерживающую способность и аэрацию. Однако для широкого внедрения этой технологии необходимы дальнейшие исследования, направленные на оптимизацию состава грибных консорциумов, контроль скорости разложения и оценку долгосрочного влияния мико-субстратных комплексов на почвенные экосистемы.

### Ксилотрофные базидиомицеты в производстве биопластика и упаковочных материалов

В современном мире проблема загрязнения окружающей среды пластиком носит глобальный характер и поиск альтернативных, экологически безопасных материалов является актуальным. Одним из перспективных направлений является разработка биопластика на основе возобновляемых биологических ресурсов, способных к биодegradации. По своим физико-химическим характеристикам данные материалы приближаются к синтетическим аналогам, получаемым из углеводородного сырья, но обладают огромным преимуществом – способностью к быстрой биодegradации под действием природных факторов. Особый интерес в этом плане представляют ксилотрофные базидиальные грибы, обладающие уникальной способностью разлагать лигноцеллюлозные субстраты благодаря мощному ферментативному аппарату. Грибной мицелий может быть использован как в чистом виде, так и в составе биокомпозитов. Гифы гриба срастаются вместе в плотную однородную структуру, связываются с природными субстратами, например, отходами деревообработки и сельского хозяйства (опил, щепа, солома), в легкий композитный материал [96]. Преимуществами получаемого материала, помимо деградабельности, являются его низкая стоимость, пористость, эластичность, низкая плотность, универсальность применения в различных отраслях. Используемое сырьё и условия выращивания грибов полностью имитируют естественные метаболические процессы, протекающие в экосистеме, поэтому полученный биополимер полностью биоразлагаем [97]. Материалы на основе грибного мицелия можно использовать в качестве утеплителя и в производстве биоразлагаемой упаковки – ложементов для хрупких изделий (электроники, стекла), создания предметов интерьера и мебели.

Проведённые исследования выявили ряд ксилотрофных базидиомицетов, демонстри-

рующих способность к синтезу структурно-устойчивых биополимерных комплексов. Среди наиболее перспективных следует выделить *Ganoderma lucidum* [96], *Pleurotus ostreatus*, *P. eryngii* и *Trametes versicolor* [97, 98], *P. pulmonarius*, *Agrocybe aegerita* [99].

В работе по изучению влияния биотехнологических факторов на свойства биопластика, полученного из древесных опилок и *Lentinus tigrinus*, установлены технологические параметры его получения и определены рациональные физико-технические свойства такого биопластика. Наилучшие данные показали образцы биопластика из ели и смеси берёзы с сосной. Данные образцы можно использовать в мебельной промышленности [100, 101].

При проведении эксперимента по созданию биополимерного материала на основе мицелия ксилотрофного гриба *Pleurotus ostreatus* в прямоугольной форме был получен сросшийся блок, физико-механические характеристики которого изучаются [102]. Ещё в одном исследовании также был получен биокомпозит на основе *P. ostreatus*, который можно использовать в качестве упаковочного материала. Он обладает рядом свойств, сходных со свойствами пенопласта – огнестойкостью, ударопрочностью, звукоизоляционностью, низкой плотностью, малым удельным весом, и имеет такие преимущества, как экологичность, биодеградабельность и безопасность. Данный композит не представляет опасности для биоты и окружающей среды, после эксплуатации разлагается микроорганизмами и может применяться в качестве компоста для улучшения физико-химических и биологических свойств почвы в аграрных ландшафтах [103].

В результате исследования ряда видов ксилотрофных агарикомицетов – *Pleurotus eryngii*, *P. ostreatus*, *Trametes hirsuta*, *T. versicolor*, *T. pubescens*, *T. ochracea*, *Phellinus igniarius*, *Fomitopsis pinicola*, *F. betulina*, *Ganoderma lucidum*, *G. applanatum*, *Fomes fomentarius* на древесных отходах *Populus tremula* и *Betula pendula* получены прочные микополимеры на основе мицелия грибов *Ganoderma applanatum* и *Fomes fomentarius* [104].

Таким образом, получение биополимеров из отходов деревоперерабатывающей отрасли с использованием ксилотрофных грибов решает ряд проблем. Снизится нагрузка на окружающую среду благодаря уменьшению количества древесных отходов, сократятся объёмы пластиковых отходов за счёт замены

синтетических полимеров биоразлагаемыми аналогами. Полученные биополимеры обладают механическими свойствами, сопоставимыми с традиционными материалами, при этом они полностью биоразлагаемы и процесс производства их может быть адаптирован под различные виды древесных отходов.

### Заключение

Проведённый анализ научных работ показал, что ксилотрофные базидиомицеты представляют особую ценность для создания инновационных производственных технологий, важных для реализации национального проекта «Биоэкономика».

Наиболее значимым направлением практического использования дереворазрушающих грибов является их применение в переработке лигноцеллюлозных субстратов, образующихся в качестве отходов сельскохозяйственного производства и деревоперерабатывающей промышленности. В процессе биodeградации данных отходов получают ценные продукты, такие как биокomпозитные материалы, которые можно использовать как упаковочный, строительный, теплоизоляционный материал или в качестве биоудобрений, обогащённых грибным белком, которые используют для улучшения свойств и качества почвы.

Плодовые тела грибов используются в пищевых и кормовых рационах, так как имеют высокий энергетический потенциал, содержат большое количество белка, витаминов и минеральных элементов.

Фармакологический потенциал ксилотрофных базидиомицетов представляет особый научный и практический интерес, благодаря уникальной способности грибов к биосинтезу разнообразных метаболитов. Препараты на основе базидиальных грибов обладают противовирусными, иммуномодулирующими и нейропротекторными свойствами. Полисахариды многих видов ксилотрофных грибов перспективны при создании криопротекторов живых клеток. Использование ксилотрофных грибов в фармацевтике открывает перспективы для создания новых поколений лекарственных препаратов с улучшенными терапевтическими характеристиками.

Ксилотрофные базидиомицеты представляют собой перспективную основу для создания нового поколения биотехнологий, сочетающих высокую экономическую эффективность с экологической безопасностью.

*Исследование проведено в рамках государственного задания № 125021402208-5 ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН и Государственного задания № FNWE-2025-0008 ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока.*

### References

1. Pavlov I.N., Sineoky S.P., Litovka Yu.A., Yanenko A.S. Study of higher fungi – biotechnological potential, creation of bioresource centers, consolidation and coordination of research (based on the results of the Kurchatov Genomic Forum, October 21–22, 2024) // Chemistry of Plant Raw Materials. 2025. No. 1. P. 409–412 (in Russian). doi: 10.14258/jcprm.20250116727
2. Hibbett D.S., Binder M., Bischoff J.F., Blackwell M., Cannon P.F., Eriksson O.E., James T., Kirk P.M., Lücking R., Thorsten Lumbsch H., Lutzoni F., Matheny P.B., McLaughlin D.J., Powell M.J., Redhead S., Schoch C.L., Spatafora J.W., Stalpers J.A., Vilgalys R., Aime M.C., Aptroot A., Bauer R., Begerow D., Benny G.L., Castlebury L.A., Crous P.W., Dai Y.C., Gams W., Geiser D.M., Griffith G.W., Gueidan C., Hawksworth D.L., Hestmark G., Hosaka K., Humber R.A., Hyde K.D., Ironside J.E., Kõljalg U., Kurtzman C.P., Larsson K.H., Lichtwardt R., Longcore J., Miadlikowska J., Miller A., Moncalvo J.M., Mozley-Standridge S., Oberwinkler F., Parmasto E., Reeb V., Rogers J.D., Roux C., Ryvarden L., Sampaio J.P., Schüssler A., Sugiyama J., Thorn R.G., Tibell L., Untereiner W.A., Walker C., Wang Z., Weir A., Weiss M., White M.M., Winka K., Yao Y.J., Zhang N. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // Mycol. Res. 2007. V. 111. No. 5. P. 509–547. doi: 10.1016/j.my-cres.2007.03.004
3. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. 10<sup>th</sup> edn. Egham, Utrecht: CABI, 2008. 771 p. doi: 10.1079/9780851998268.0000
4. Dashtban M., Schraft H., Qin W. Fungal bioconversion of lignocellulosic residues; opportunities & perspectives // Int. J. Boil. Sci. 2009. V. 5. No. 6. P. 578–595. doi: 10.7150/ijbs.5.578
5. Hildén K., Hakala T.K., Lundell T. Thermotolerant and thermostable laccases // Biotechnol. Lett. 2009. V. 31. No. 8. P. 1117–1128. doi: 10.1007/s10529-009-9998-0
6. Li Y., Tuliguer, Khayin B., Shirokikh A.A., Shirokikh I.G., Egoshina T.L., Kirillov D.V. Medicinal mushrooms in traditional Chinese medicine and modern biotechnologies / Ed. V.A. Sysuev. Kirov: O-Kratkoe, 2009. 320 p. (in Russian).
7. Hildén K., Mäkelä M.R. Role of fungi in wood decay // Reference Module in Life Sciences. Elsevier, 2018. doi: 10.1016/B978-0-12-809633-8.12424-0
8. Riley R., Salamov A.A., Brown D.W., Nagy L.G., Floudas D., Held B.W., Levasseur A., Lombard V., Morin E., Otillar R., Lindquist E.A., Sun H., LaButti K.M., Schmutz J., Jabbour D., Luo H., Baker S.E., Pisabarro A.G., Walton J.D., Blanchette R.A., Henrissat B., Martin F., Cullen D., Hib-

- bett D.S., Grigoriev I.V. Extensive sampling of basidiomycete genomes demonstrates inadequacy of the white-rot/brown-rot paradigm for wood decay fungi // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 2014. V. 111. No. 27. P. 9923–9928. doi: 10.1073/pnas.1400592111
9. Floudas D., Held B.W., Riley R., Nagy L.G., Koehler G., Randsell A.S., Younus H., Chow J., Chiniquy J., Lipzen A., Tritt A., Sun H., Haridas S., LaButti K., Ohm R.A., Kues U., Blanchette R.A., Grigoriev I.V., Minto R.E., Hibbett D.S. Evolution of novel wood decay mechanisms in Agaricales revealed by the genome sequences of *Fistulina hepatica* and *Cylindrobasidium torrendii* // Fungal Genet. Biol. 2015. V. 76. P. 78–92. doi: 10.1016/j.fgb.2015.02.002
10. Nagy L.G., Riley R., Tritt A., Adam C., Daum C., Floudas D., Sun H., Yadav J.S., Pangilinan J., Larsson K.H., Matsuura K., Barry K., Labutti K., Kuo R., Ohm R.A., Bhattacharya S.S., Shirouzu T., Yoshinaga Y., Martin F.M., Grigoriev I.V., Hibbett D.S. Comparative genomics of early-diverging mushroom-forming fungi provides insights into the origins of lignocellulose decay capabilities // Mol. Biol. Evol. 2016. V. 33. No. 4. P. 959–970. doi: 10.1093/molbev/msv337
11. Kirk T.K., Higuchi T.M., Chang H.M. Recent advances in lignin biodegradation // Recent advances in lignin biodegradation research. Tokyo: UNI Publ. Co. Ltd., 1983. P. 1–11.
12. Eriksson K.E.L., Blanchette R.A., Ander P. Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components. Berlin: Springer, 1990. 407 p. doi: 10.1007/978-3-642-46687-8
13. Hatakka A. Biodegradation of lignin // Biopolymers. Biology, chemistry, biotechnology, applications. V. 1. Lignin, humic substances and coal / Eds. A. Steinbüchel, M. Hofrichter. Weinheim: WileyVCH, 2001. P. 129–180. doi: 10.1002/3527600035.bpl01005
14. Lombard V., Golaconda Ramulu H., Drula E., Coutinho P.M., Henrissat B. The carbohydrate-active enzymes database (CAZy) in 2013 // Nucleic Acids Res. 2014. V. 42. No. D1. P. D490–D495. doi: 10.1093/nar/gkt1178
15. Hammel K.E., Cullen D. Role of fungal peroxidases in biological ligninolysis // Curr. Opin. Plant Biol. 2008. V. 11. No. 3. P. 349–355. doi: 10.1016/j.pbi.2008.02.003
16. Danilyak N.I., Semichaevsky V.D., Dudchenko L.G., Trutneva I.A. Enzyme systems of higher basidiomycetes. Kiev: Naukova dumka, 1989. 280 p. (in Russian).
17. Kulikova N.A., Klein O.I., Stepanova E.V., Koroleva O.V. Use of basidiomycetes in industrial waste processing and utilization technologies: Fundamental and applied aspects (review) // Appl. Biochem. Microbiol. 2011. V. 47. P. 565–579. doi: 10.1134/S000368381106007X
18. Perevedentseva L.G. Mycology: fungi and mushroom-like organisms. Sankt-Peterburg: Lan, 2012. 272 p. (in Russian).
19. Green III F., Highley T.L. Mechanism of brown-rot decay: paradigm or paradox // Int. Biodeterior. Biodegrad. 1997. V. 39. No. 2–3. P. 113–124. doi: 10.1016/S0964-8305(96)00063-7
20. Martínez A.T., Speranza M., Ruiz-Dueñas F.J., Ferreira P., Camarero S., Guillén F., Martínez M.J., Gutiérrez A., del Río J.C. Biodegradation of lignocelluloses: microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin // Int. Microbiol. 2005. V. 8. No. 3. P. 195–204.
21. Berikashvili V., Khardziani T., Kobakhidze A., Kulp M., Kuhtinskaja M., Lukk T., Gargano M.L., Venturella G., Kachlishvili E., Metreveli E., Elisashvili V.I., Asatiani M. Antifungal activity of medicinal mushrooms and optimization of submerged culture conditions for *Schizophyllum commune* (Agaricomycetes) // Int. J. Med. Mushrooms. 2023. V. 25. No. 10. P. 1–21. doi: 10.1615/IntJMedMushrooms.2023049836
22. Wang Q., Zhang J., Li C., Wang B., Nong W., Bian Y., Xiao Y. Phenotypic and genetic diversity of the culinary-medicinal winter mushroom *Flammulina velutipes* (Agaricomycetes) in China // Int. J. Med. Mushrooms. 2018. V. 20. No. 6. P. 517–536. doi: 10.1615/IntJMedMushrooms.2018026253
23. Arantes W., Jellison J., Goodell B. Peculiarities of brown-rot fungi and biochemical Fenton reaction with regard to their potential as a model for bioprocessing biomass // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2012. V. 94. No. 2. P. 323–338. doi: 10.1007/s00253-012-3954-y
24. Hofrichter M., Ullrich R., Pecyna M.J., Liers S., Lundell T. New and classical families of secreted fungal heme peroxidases // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2010. V. 87. No. 3. P. 871–897. doi: 10.1007/s00253-010-2633-0
25. Dunaev A.V., Kalugina S.V. Sulfur-yellow polypore *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Bond. Et Sing. in the sprout oak stands // Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University. 2012. No. 6. P. 44–47 (in Russian).
26. Zahid M.T., Idrees M., Ying W., Zaki A.H., Abdullah I., Haiying B. Review of chemical constituents and pharmacology of brown-rot fungus *Fomitopsis pinicola* // J. Nat. Sci. Res. 2020. V. 10. No. 2. P. 58–68. doi: 10.7176/JNSR/10-2-07
27. Novotný Č., Cajthaml T., Svobodová K., Šušla M., Šašek V. *Irpex lacteus*, a white-rot fungus with biotechnological potential – review // Folia Microbiol. 2009. V. 54. No. 5. P. 375–390. doi: 10.1007/s12223-009-0053-2
28. Spirin V., Vlasák J., Niemelä T., Miettinen O. What is *Antrodia sensu stricto*? // Mycologia. 2013. V. 105. No. 6. P. 1555–1576. doi: 10.3852/13-039
29. Kohler A., Kuo A., Nagy L.G., Morin E., Barry K.W., Buscot F., Canbäck B., Choi C., Cichocki N., Clum A., Colpaert J., Copeland A., Costa M.D., Doré J., Floudas D., Gay G., Girlanda M., Henrissat B., Herrmann S., Hess J., Högberg N., Johansson T., Khouja H.R., LaButti K., Lahrmann U., Levasseur A., Lindquist E.A., Lipzen A., Marmeisse R., Martino E., Murat C., Ngan C.Y., Nehls U., Plett J.M., Pringle A., Ohm R.A., Perotto S., Peter M., Riley R., Rineau F., Ruytinx J., Salamov A., Shah F., Sun H.,

- Tarkka M., Tritt A., Veneault-Fourrey C., Zuccaro A., Mycorrhizal Genomics Initiative Consortium, Tunlid A., Grigoriev I.V., Hibbett D.S., Martin F. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists // *Nat. Genet.* 2015. V. 47. No. 4. P. 410–415. doi: 10.1038/ng.3223
30. Lindahl B.D., Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs // *New Phytol.* 2015. V. 205. No. 4. P. 1443–1447. doi: 10.1111/nph.13201
31. Rytioja J., Hildén K., Yuzon J., Hatakka A., de Vries R.P., Mäkelä M.R. Plant-polysaccharide-degrading enzymes from Basidiomycetes // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2014. V. 78. No. 4. P. 614–649. doi: 10.1128/MMBR.00035-14
32. Kour D., Rana K.L., Kaur T., Singh B., Chauhan V.S., Kumar A., Rastegari A., Yadav N., Yadav A.N., Gupta V.K. Extremophiles for hydrolytic enzymes productions: biodiversity and potential biotechnological applications // *Bio-processing for biomolecules production* / Eds. G. Molina, V.K. Gupta, B.N. Singh, N. Gathergood. Hoboken: John Wiley & Sons Ltd., 2019. P. 321–372. doi: 10.1002/9781119434436.ch16
33. Dhevagi P., Ramya A., Priyatharshini S., Thanuja K.G., Ambreetha S., Nivetha A. Industrially important fungal enzymes: productions and applications // *Recent Trends in mycological research* / Ed. A.N. Yadav. Cham: Springer, 2021. P. 263–309. doi: 10.1007/978-3-030-68260-6\_11
34. Kantharaj P., Boobalan B., Sooriamuthu S., Mani R. Lignocellulose degrading enzymes from fungi and their industrial applications // *Int. J. Cur. Res. Rev.* 2017. V. 9. No. 21. P. 1–12. doi: 10.7324/IJCRR.2017.9211
35. de Souza P.M., Bittencourt M.L., Caprara C.C., de Freitas M., de Almeida R.P., Silveira D., Fonseca Y.M., Ferreira Filho E.X., Pessoa Jr.A., Magalhães P.O. A biotechnology perspective of fungal proteases // *Braz. J. Microbiol.* 2015. V. 46. No. 2. P. 337–346. doi: 10.1590/S1517-838246220140359
36. Anisa S.K., Girish K. Pectinolytic activity of *Rhizopus* sp. and *Trichoderma viride* // *Int. J. Res. Pure Appl. Microbiol.* 2014. V. 4. No. 2. P. 28–31.
37. Kuhad R.C., Gupta R., Singh A. Microbial cellulases and their industrial applications // *Enzyme Res.* 2011. V. 2011. Article No. 280696. doi: 10.4061/2011/280696
38. Pervez M.N., Mahboubi A., Uwineza C., Sapmaz T., Zarra T., Belgiorno V., Naddeo V., Taherzadeh M.J. Feasibility of nanofiltration process for high efficient recovery and concentrations of food waste-derived volatile fatty acids // *J. Water Process. Eng.* 2022. V. 48. Article No. 102933. doi: 10.1016/j.jwpe.2022.102933
39. Wikandari R., Hasniah N., Taherzadeh M.J. The role of filamentous fungi in advancing the development of a sustainable circular bioeconomy // *Bioresour. Technol.* 2021. V. 345. Article No. 126531. doi: 10.1016/j.biortech.2021.126531
40. Wan-Mohtar W.A.A.Q.I., Ibrahim M.F., Rasdi N.W., Zainorahim N., Taufek N.M. Microorganisms as a sustainable aquafeed ingredient: a review // *Aquacult. Res.* 2022. V. 53. No. 3. P. 746–766. doi: 10.1111/are.15627
41. Kumar H., Bhardwaj K., Kuča K., Sharifi-Rad J., Verma R., Machado S.M.R., Kumar D., Cruz-Martins N. Edible mushrooms' enrichment in food and feed: a mini review // *Int. J. Food Sci. Technol.* 2022. V. 57. No. 3. P. 1386–1398. doi: 10.1111/ijfs.15546
42. Wikandari R., Kinanti D.A., Permatasari R.D., Rahmaningtyas N.L., Chairunisa N.R., Sardjono, Hellwig C., Taherzadeh M.J. Correlations between the chemical, microbiological characteristics and sensory profile of fungal fermented food // *Fermentation.* 2021. V. 7. No. 4. Article No. 261. doi: 10.3390/fermentation7040261
43. Ng S.H., Robert S.D., Wan Ahmad W.A.N., Wan Ishak W.R. Incorporation of dietary fibre-rich oyster mushroom (*Pleurotus sajor-caju*) powder improves post-prandial glycaemic response by interfering with starch granule structure and starch digestibility of biscuit // *Food Chem.* 2017. V. 227. P. 358–368. doi: 10.1016/j.foodchem.2017.01.108
44. Rathore H., Prasad S., Sharma S. Mushroom nutraceuticals for improved nutrition and better human health: a review // *PharmaNutrition.* 2017. V. 5. No. 2. P. 35–46. doi: 10.1016/j.phanu.2017.02.001
45. Wang L., Zhao H., Brennan M., Guan W., Liu J., Wang M., Wen X., He J., Brennan C. *In vitro* gastric digestion antioxidant and cellular radical scavenging activities of wheat-shiitake noodles // *Food Chem.* 2020. V. 330. Article No. 127214. doi: 10.1016/j.foodchem.2020.127214
46. Wan-Mohtar W.A.A.Q.I., Ilham Z., Jamaludin A.A., Rowan N. Use of zebrafish embryo assay to evaluate toxicity and safety of bioreactor-grown exopolysaccharides and endopolysaccharides from European *Ganoderma applanatum* mycelium for future aquaculture applications // *Int. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22. No. 4. Article No. 1675. doi: 10.3390/ijms22041675
47. Wan-Mohtar W.A.A.Q.I., Taufek N.M., Yerima G., Rahman J., Thiran J.P., Subramaniam K., Sabaratnam V. Effect of bioreactor-grown biomass from *Ganoderma lucidum* mycelium on growth performance and physiological response of red hybrid tilapia (*Oreochromis* sp.) for sustainable aquaculture // *Org. Agr.* 2021. V. 11. No. 2. P. 327–335. doi: 10.1007/s13165-020-00303-5
48. Liu Y., Zhao C., Lin D., Lan H., Lin Z. Effects of *Ganoderma lucidum* spent mushroom substrate extract on milk and serum immunoglobulin levels and serum antioxidant capacity of dairy cows // *Trop. J. Pharm. Res.* 2015. V. 14. No. 6. P. 1049–1055. doi: 10.4314/tjpr.v14i6.16
49. Li X.L., He L.P., Yang Y., Liu F.J., Cao Y., Zuo J.J. Effects of extracellular polysaccharides of *Ganoderma lucidum* supplementation on the growth performance, blood profile, and meat quality in finisher pigs // *Livest. Sci.* 2015. V. 178. P. 187–194. doi: 10.1016/j.livsci.2015.04.001

50. Willis W.L., Wall D.C., Isikhuemhen O.S., Jackson J.N., Ibrahim S., Hurley S.L., Anike F. Effect of level and type of mushroom on performance, blood parameters and natural coccidiosis infection in floor-reared broilers // *The Open Mycology Journal*. 2013. V. 7. No. 1. P. 1–6. doi: 10.2174/1874437001307010001
51. Adams S., Che D., Hailong J., Zhao B., Rui H., Danquah K., Qin G. Effects of pulverized oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) on diarrhea incidence, growth performance, immunity, and microbial composition in piglets // *J. Sci. Food Agric*. 2019. V. 99. No. 7. P. 3616–3627. doi: 10.1002/jsfa.9582
52. Toghyani M., Tohidi M., Gheisari A., Tabeidian S., Toghyani M. Evaluation of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) as a biological growth promoter on performance, humoral immunity, and blood characteristics of broiler chicks // *J. Poult. Sci*. 2012. V. 49. No. 3. P. 183–190. doi: 10.2141/jpsa.011068
53. Muin H., Taufek N.M., Abiodun R.A., Yusof H.M., Razak S.A. Effect of partial and complete replacement of fishmeal with mushroom stalk meal and soy bean meal on growth performance of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* fingerlings // *Sains Malaysiana*. 2015. V. 44. No. 4. P. 511–516. doi: 10.17576/jsm-2015-4404-05
54. Chen W.B., Cheng M.J., Tian Y.B., Wang Q.H., Wang B., Li M.J., Fang R.J. Effects of *Armillariella tabescens* mycelia on the growth performance and intestinal immune response and microflora of early-weaned pigs // *Anim. Sci. J*. 2017. V. 88. No. 9. P. 1388–1397. doi: 10.1111/asj.12765
55. Baba E., Uluköy G., Öntaş C. Effects of feed supplemented with *Lentinula edodes* mushroom extract on the immune response of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and disease resistance against *Lactococcus garvieae* // *Aquaculture*. 2015. V. 448. P. 476–482. doi: 10.1016/j.aquaculture.2015.04.031
56. Chitsaz H., Akrami R., Ahmadi Z. Effects of mushroom (*Lentinula edodes*) extract on growth performance, immune response and hemato-biochemical parameters of great sturgeon juvenile (*Huso huso* Linnaeus, 1754) // *Sustainable Aquaculture Health Manage. J*. 2018. V. 4. No. 1. P. 29–48. doi: 10.29252/ijaah.4.1.29
57. Guo F.C., Kwakkel R.P., Williams B.A., Parmentier H.K., Li W.K., Yang Z.Q., Verstegen M.W. Effects of mushroom and herb polysaccharides on cellular and humoral immune responses of *Eimeria tenella*-infected chickens // *Poult. Sci*. 2004. V. 83. No. 7. P. 1124–1132. doi: 10.1093/ps/83.7.1124
58. Rahmann G., Azim K., Brányiková I., Chander M., David W., Erisman J.W., Grimm D., Hammermeister A., Ji L., Kuenz A., Løes A.-K., Wan-Mohtar W.A.A.Q.I., Neuhoff D., Niassy S., Olowe V., Schoeber M., Shade J., Ullmann J., van Huis A. Innovative, sustainable, and circular agricultural systems for the future // *Org. Agr*. 2021. V. 11. No. 2. P. 179–185. doi: 10.1007/s13165-021-00356-0
59. Rahmann G., Grimm D., Kuenz A., Hessel E. Combining land-based organic and landless food production: a concept for a circular and sustainable food chain for Africa in 2100 // *Org. Agr*. 2020. V. 10. No. 1. P. 9–21. doi: 10.1007/s13165-019-00247-5
60. Hellwig C., Gmoser R., Lundin M., Taherzadeh M.J., Roustak K. Fungi burger from stale bread? A case study on perceptions of a novel protein-rich food product made from an edible fungus // *Foods*. 2020. V. 9. No. 8. Article No. 1112. doi: 10.3390/foods9081112
61. Roustak N., Hellwig C., Wainaina S., Lukitawesa L., Agnihotri S., Roustak K., Taherzadeh M.J. Filamentous fungus *Aspergillus oryzae* for food: from submerged cultivation to fungal burgers and their sensory evaluation – a pilot study // *Foods*. 2021. V. 10. No. 11. Article No. 2774. doi: 10.3390/foods10112774
62. Hellwig C., Taherzadeh M.J., Bolton K., Lundin M., Häggblom-Kronlöf G., Roustak K. Aspects that affect tasting studies of emerging food – a review // *Future Foods*. 2022. V. 5. Article No. 100109. doi: 10.1016/j.future.2021.100109
63. Gressler M., Löhr N.A., Schäfer T., Lawrinowitz S., Seibold P.S., Hoffmeister D. Mind the mushroom: Natural product biosynthetic genes and enzymes of Basidiomycota // *Nat. Prod. Rep*. 2021. V. 38. No. 4. P. 702–722. doi: 10.1039/D0NP00077A
64. Wasser S.P. Medicinal mushroom science: History, current status, future trends, and unsolved problems // *Int. J. Med. Mushrooms*. 2010. V. 12. No. 1. P. 1–16. doi: 10.1615/IntJMedMushr.v12.i1.10
65. Anke H., Sterner O. Nematicidal metabolites from higher fungi // *Curr. Org. Chem*. 1997. V. 1. P. 361–374.
66. Sharma C., Bhardwaj N., Sharma A., Tuli H.S., Batra P., Beniwal V., Gupta G., Sharma A.K. Bioactive metabolites of *Ganoderma lucidum*: Factors, mechanism and broad spectrum therapeutic potential // *J. Herb. Med*. 2019. V. 17–18. Article No. 100268. doi: 10.1016/j.hermed.2019.100268
67. He Z., Lin J., He Y., Liu S. Polysaccharide-peptide from *Trametes versicolor*: the potential medicine for colorectal cancer treatment // *Biomedicines*. 2022. V. 10. No. 11. Article No. 2841. doi: 10.3390/biomedicines10112841
68. Jiang S., Wang S., Sun Y., Zhang Q. Medicinal properties of *Hericium erinaceus* and its potential to formulate novel mushroom-based pharmaceuticals // *Appl. Microbiol. Biotechnol*. 2014. V. 98. No. 18. P. 7661–7670. doi: 10.1007/s00253-014-5955-5
69. Polezhaeva T.V., Shirokikh I.G., Sergushkina M.I., Nazarova Y.I., Shirokikh A.A., Khudyakov A.N., Zaytseva O.O., Solomina O.N., Paturova I.G. Influence of polysaccharides from *Hericium erinaceus* BP 16 on phagocytic activity of human blood neutrophils // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 2. P. 166–171 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-2-166-171
70. Ye J., Wang X., Wang K., Deng Y., Yang Y., Ali R., Chen F., Wu Z., Liao W., Mao L. A novel polysaccharide isolated from *Flammulina velutipes*, characterization, macrophage immunomodulatory activities and its impact

- on gut microbiota in rats // J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. 2020. V. 104. No. 2. P. 735–748. doi: 10.1111/jpn.13290
71. Mykchaylova O.B., Poyedinok N.L. Antimicrobial activity of *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer in pure culture // Innov. Biosyst. Bioeng. 2021. V. 5. No. 4. P. 220–227. doi: 10.20535/ibb.2021.5.4.246668
72. Krupodorova T.A., Barshteyn V.Yu., Kizitska T.O., Pokas E.V. Effect of cultivation conditions on mycelial growth and antibacterial activity of *Lentinula edodes* and *Fomitopsis betulina* // Czech Mycol. 2019. V. 71. No. 2. P. 167–186. doi: 10.33585/cmy.71204
73. Gashnikova N.M., Balakhnin S.M., Teplyakova T.V., Ananko G.G., Kosogova T.A., Sukhov A.S. Antiretroviral activity of melanins from natural and cultivated chaga (*Inonotus obliquus*) // Advances in medical mycology. 2014. V. 12. P. 299–301 (in Russian).
74. Teplyakova T.V., Kosogova T.A., Ananko G.G., Bardasheva A.V., Ilyicheva T.N. Antiviral activity of Basidiomycetes. Review of literature // Problems of medical mycology. 2014. V. 16. No. 2. P. 15–25 (in Russian).
75. Polezhaeva T.V., Khudyakov A.N., Sergushkina M.I., Shirokikh I.G., Shirokikh A.A., Bezmeltseva O.M., Solomina O.N., Zaytseva O.O. Polypores of the Russian Plain as a source of polysaccharides with cryoprotective properties // Theoretical and Applied Ecology. 2017. No. 3. P. 103–109 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2017-3-103-109
76. Shirokikh I.G., Polezhaeva T.V., Shirokikh A.A., Khudyakov A.N., Sergushkina M.I., Nazarova Ja.I., Paturova I.G. Cryoprotective properties of the polysaccharide fraction of the mushroom *Hericium erinaceus* BP 16 // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2020. V. 47. P. 1–6. doi: 10.1134/S1062359020010124
77. Solomina O.N., Sergushkina M.I., Shirokikh A.A., Polezhaeva T.V., Shirokikh I.G., Zaitseva O.O., Khudyakov A.N. *Hericium erinaceus* BP16 as a source of polysaccharides stabilizing the functions of bulls spermatozoa during hypothermic storage // Theoretical and Applied Ecology. 2021. No. 3. P. 212–218 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-3-212-218
78. Polezhaeva T.V., Solomina O.N., Khudyakov A.N., Shirokikh A.A., Popyvanov D.V., Sergushkina M.I., Zaitseva O.O., Shirokikh I.G. Basidial fungal polysaccharides increase the quality of bovine reproductive cells when frozen // Theoretical and Applied Ecology. 2024. No. 1. P. 40–53 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2024-1-040-053
79. Ishfaq M., Wang Y., Xu J., Hassan M.U., Yuan H., Liu L., He B., Ejaz I., White P.J., Cakmak I., Chen W.S., Wu J., van der Werf W., Li C., Zhang F., Li X. Improvement of nutritional quality of food crops with fertilizer: a global meta-analysis // Agron. Sustain. Dev. 2023. V. 43. No. 6. Article No. 74. doi: 10.1007/s13593-023-00923-7
80. Jiang M., Dong C., Bian W., Zhang W., Wang Y. Effects of different fertilization practices on maize yield, soil nutrients, soil moisture, and water use efficiency in northern China based on a meta-analysis // Sci. Rep. 2024. V. 14. No. 1. Article No. 6480. doi: 10.1038/s41598-024-57031-z
81. Krasilnikov P., Taboada M.A., Amanullah. Fertilizer use, soil health and agricultural sustainability // Agriculture. 2022. V. 12. No. 4. Article No. 462. doi: 10.3390/agriculture12040462
82. Wang C., Zheng M., Song W., Wen S., Wang B., Zhu C., Shen R. Impact of 25 years of inorganic fertilization on diazotrophic abundance and community structure in an acidic soil in southern China // Soil Biol. Biochem. 2017. V. 113. P. 240–249. doi: 10.1016/j.soilbio.2017.06.019
83. Cai A., Xu M., Wang B., Zhang W., Liang G., Hou E., Luo Y. Manure acts as a better fertilizer for increasing crop yields than synthetic fertilizer does by improving soil fertility // Soil Tillage Res. 2019. V. 189. P. 168–175. doi: 10.1016/j.still.2018.12.022
84. Ma P., Nan S., Yang X., Qin Y., Ma T., Li X., Yu Y., Bodner G. Macroaggregation is promoted more effectively by organic than inorganic fertilizers in farmland ecosystems of China – a meta-analysis // Soil Tillage Res. 2022. V. 221. Article No. 105394. doi: 10.1016/j.still.2022.105394
85. Qaswar M., Huang J., Ahmed W., Li D., Liu S., Lu Z., Cai A., Liu L., Xu Y., Gao J., Zhang H. Yield sustainability, soil organic carbon sequestration and nutrients balance under long-term combined application of manure and inorganic fertilizers in acidic paddy soil // Soil Tillage Res. 2020. V. 198. Article No. 104569. doi: 10.1016/j.still.2019.104569
86. Munda S., Shivakumar B.G., Rana D.S., Gangaiyah B., Manjaiah K.M., Dass A., Layek J., Lakshman K. Inorganic phosphorus along with biofertilizers improves profitability and sustainability in soybean (*Glycine max*) – potato (*Solanum tuberosum*) cropping system // J. Saudi Soc. Agric. Sci. 2018. V. 17. No. 2. P. 107–113. doi: 10.1016/j.jssas.2016.01.008
87. Kaewchai S., Soyong K., Hyde K.D. Mycofungicides and fungal biofertilizers // Fungal Divers. 2009. V. 38. P. 25–50.
88. Khaliq A., Perveen S., Alamer K., Zia Ul Haq M., Rafique Z., Alsudays I.M., Althobaiti A.T., Saleh M.A., Hussain S., Attia H. Arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis to enhance plant –soil interaction // Sustainability. 2022. V. 14. No. 13. Article No. 7840. doi: 10.3390/su14137840
89. Singh C., Vyas D. Biodegradation by fungi for humans and plants nutrition // Biodegradation technology of organic and inorganic pollutants / Eds. K.F. Mendes, R.N. de Sousa, K.C. Mielke. IntechOpen, 2022. doi: 10.5772/intechopen.99002
90. Kulikova N.A., Klein O.I., Stepanova E.V., Koroleva O.V. Use of basidiomycetes in industrial waste processing and utilization technologies: fundamental and applied aspects (review) // Appl. Biochem. Microbiol. 2011. V. 47. No. 6. P. 565–579. doi: 10.1134/S000368381106007X

91. Bondar P.N., Sadykova V.S. Using waste wood industry for creation biological products based on fungi of the genus *Trichoderma* // Conifers of the boreal area. 2015. No. 5–6. P. 286–290 (in Russian).
92. Pashenova N.V., Loskutov S.R., Permyakova G.V., Aniskina A.A. The effect of celandine decoction on the bioconversion of pine sawdust by cultures of basidiomycetes-xylotrophs // New achievements in chemistry and chemical technology of plant raw materials: materialy IV Vserossiyskoy konferentsii. Book 2. Barnaul: Izdatelstvo Altayskogo universiteta, 2009. P. 39–41 (in Russian).
93. Theoretical foundations of biotechnology of wood composites. In 2 books. I. Wood and its destructive fungi / Ed. M.L. Rabinovich. Moskva: Nauka, 2001. 264 p. (in Russian).
94. Bogorodskaya A.V., Kiseleva O. V. Use of wood waste bioconversion products as biofertilizers for remediation of degraded soils // Agrokhimiya. 2021. No. 2. P. 86–93 (in Russian). doi: 10.31857/S0002188421020046
95. Titova Yu.A., Krasnobaeva I.L. Multirecycled biologics for plant protection and the possibility of their use in organic farming // Tekhnologii i tekhnicheskie sredstva mekhanizirovannogo proizvodstvaprodukcii rastenievodstva i zhivotnovodstva. 2019. V. 2. No. 99. P. 164–183 (in Russian). doi: 10.24411/0131-5226-2019-10161
96. Jones M., Gandia A., John S., Bismarck A. Leather-like material biofabrication using fungi // Nat. Sustain. 2021. V. 4. P. 9–16. doi: 10.1038/s41893-020-00606-1
97. Appels F.V.W., Camere S., Montalti M., Karana E., Jansen K.M.B., Dijksterhuis J., Krijgsheld P., Wösten H.A.B. Fabrication factors influencing mechanical, moisture- and water-related properties of mycelium-based composites // Mater. Des. 2019. V. 161. P. 64–71. doi: 10.1016/j.matdes.2018.11.027
98. Holt G.A., McIntyre G., Flagg D., Bayer E., Wanjura J.D., Pelletier M.G. Fungal mycelium and cotton plant materials in the manufacture of biodegradable molded packaging material: Evaluation study of select blends of cotton byproducts // J. Biobased Mater. Bioenergy. 2012. V. 6. No. 4. P. 431–439. doi: 10.1166/jbmb.2012.1244
99. Attias N., Danai O., Ezov N., Tarazi E., Grobman Y.J. Developing novel applications of mycelium based biocomposite materials for design and architecture // Building with Biobased Materials: Best practice and Performance Specification: book of abstracts of international scientific conference. Zagreb, 2017. P. 76–78.
100. Kondrashchenko V.I., Tararushkin E.V., Gorshina E.S., Kesariiskiy A.G. Bioplastics are wood composition materials obtained by biotechnological methods // Proceeding of the Donbass National Academy of Civil Engineering and Architecture. 2012. No. 1 (93). P. 17–24 (in Russian).
101. Kondrashchenko V.I., Guseva A.Yu., Kudryavtseva V.D. Biotechnology of producing eco-friendly building pressed bar // Quality. Innovation. Education. 2017. No. 11 (150). P. 45–52 (in Russian).
102. Popyvanov D.V., Shirokikh A.A. Creation of biopolymer materials based on mycelium of basidial fungi // Environmental safety in the context of anthropogenic transformation of the natural environment: sbornik materialov vserossiyskoy shkoly-seminara, posvyashchennoy pamyati N. F. Reymersa i F. R. Shtilmarka. Perm: Perm State National Research University, 2021. P. 413–416 (in Russian).
103. Sirotiyuk E.A. The creation of an environmentally friendly composite on the bases of mycelium of basidiomycetes // Waste, causes of their formation and prospects for use: sbornik nauchnykh trudov po materialam Mezhdunarodnoy nauchnoy ekologicheskoy konferentsii. Krasnodar: Kuban State Agrarian University, 2019. P. 613–615 (in Russian).
104. Popyvanov D.V. Study of physical properties of mycopolymers based on xylotrophic agaricomycetes // Mycology and Phytopathology. 2025. V. 59. No. 2. P. 111–119 (in Russian). doi: 10.31857/S0026364825020028