

УДК 582.284+574

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЛЕСОСТЕПИ ПРАВОБЕРЕЖНОГО ПОВОЛЖЬЯ *IN SITU* И *EX SITU*

Г.В. Ильина, Ю.С. Лыков

Пензенская государственная сельскохозяйственная академия

Россия, 440014, Пенза, Ботаническая, 30

E-mail: g-ilyina@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.06.09 г.

Биологические особенности видов ксилотрофных базидиомицетов лесостепи Правобережного Поволжья *in situ* и *ex situ*. – Ильина Г.В., Лыков Ю.С. – Изучены особенности роста и развития распространенных на территории лесостепи правобережного Поволжья видов дереворазрушающих базидиомицетов в природных условиях чистой культуры. Установлено, что штаммы паразитических видов характеризуются низкими скоростями роста, повышенной потребностью в легкодоступных источниках углерода. Штаммы сапротрофных видов, даже имеющие разное субстратное происхождение, хорошо растут в условиях культуры. Установлено позитивное влияние на рост сапротрофных штаммов дополнительных источников целлюлозы и лигнина.

Ключевые слова: ксилотрофные базидиомицеты, чистая культура, источники целлюлозы и лигнина.

Biological peculiarities of xylotrophic basidiomycetes species in the forest-steppe of the Right-Volga-Bank region *in situ* and *ex situ*. – Il'ina G.V. and Lykov Yu.S. – The growth and development features of wood-destructive basidiomycetes prevalent in the Right-Volga-Bank forest-steppe were studied in natural conditions and in pure culture. The strains of parasitic species are characterized by low growth rates and an increased demand for easily accessible carbon sources. The strains of saprotrophic species, even those of different substrate origin, grow well in pure culture. The positive effect of extra sources of cellulose and lignin on the growth of saprotrophic strains was found.

Key words: xylotrophic basidiomycetes, pure culture, cellulose and lignin sources.

ВВЕДЕНИЕ

Дереворазрушающие базидиомицеты (ксилотрофы) все чаще становятся объектом пристального внимания специалистов. Это определяется уникальными экосистемными функциями и физиолого-биохимическими особенностями грибов этой группы. Высшие базидиальные грибы осуществляют в природе деструкцию таких сложных биополимеров, как целлюлоза, гемицеллюлозы, лигнин, пектиновые вещества. В пределах группы ксилотрофов особое место занимают грибы белой гнили, обладающие спектром лигнолитических ферментов. В процессе ферментативного разложения субстратов, содержащих лигнин, образуются разнообразные соединения как фенольной, так и нефенольной природы (Королева, 2006). Ксилотрофные базидиомицеты и их культивирование привлекают все большее внимание исследователей и практиков как продуценты профилактических и лечебных препаратов (Автономова, Краснопольская, 2007; Бабицкая и др., 2008; Бойко, 2008;

Smith et al., 2002). Логично, что происхождение штамма (географическое, субстратное) должно сказаться и на особенностях его обмена веществ и, как следствие, на метаболической активности. Поэтому исследовательские работы с максимальным количеством штаммов имеют существенное значение и для раскрытия природного потенциала видов. При этом чем выше уровень разнообразия исследуемых штаммов по их происхождению, тем более значительной становится возможность их скрининга в отношении некоторых физиологических особенностей (способность к утилизации компонентов субстрата, трофические потребности в культуре и т.п.), что косвенно может способствовать оптимизации работы с биотехнологически ценными культурами.

Регион правобережного Поволжья как зона экотона обладает рядом специфических природных особенностей, что не может не отражаться на видовом составе дереворазрушающих базидиомицетов.

Цель настоящей работы – изучение трофической специализации доминирующих видов дереворазрушающих базидиальных макромицетов на исследованной территории, создание коллекции мицелиальных культур и изучение особенностей их развития и трофических потребностей в условиях чистой культуры с учетом субстратного происхождения того или иного штамма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на базе Пензенской сельскохозяйственной академии в период с 2005 по 2009 г. Наблюдения и сбор плодовых тел дереворазрушающих базидиомицетов проводились с использованием маршрутного метода на территориях Пензенской, Саратовской, Самарской и Ульяновской областей. Определение образцов производилось с использованием соответствующих определителей (Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, 1998). Узкая трофическая специализация видов устанавливалась на основе анализа собственных наблюдений, причем за основу были приняты взгляды В.Г. Стороженко (2002). Сбор базидиом, этикетирование, выделение и хранение чистых культур проводились по методикам А.С. Бухало (1988). В качестве базовой плотной питательной среды для поверхностного выращивания мицелия использовался картофельно-глюкозный агар, для глубинного культивирования – среда Сабуро (160 мМ глюкозы, пептон в пересчете на элементарный азот 200 мМ).

Для каждого штамма устанавливалось значение ростового коэффициента (РК): $PK = dhg/t$, где d – диаметр колонии, h – высота колонии, g – плотность колонии по трехбалльной системе и t – возраст колонии, сут. (Бухало, 1988). Культуры, ростовой коэффициент которых больше 100, относятся к быстрорастущим, у культур со средней интенсивностью роста значение РК колеблется от 50 до 100, у медленнорастущих культур РК не превышает 50. В настоящей работе РК определялся по мере освоения мицелием всей поверхности питательной среды. Средняя скорость роста на плотной питательной среде рассчитывалась как отношение определенного методом линейного измерения диаметра колонии (в мм) к количеству суток развития мицелия. Измерения проводились на 3-и, 5-е и 7-е сутки культивирования, после чего производился расчет средних показателей.

Глубинное культивирование осуществлялось на круговой микробиологической качалке с эксцентриситетом 2.5 см и регулируемыми параметрами освещения и температуры. Для культивирования использовались колбы объемом 500 мл. Накопление биомассы оценивалось по воздушно-сухой массе отфильтрованного от культуральной жидкости мицелия.

Скорость утилизации мицелием глюкозы из питательной среды определялась в культуральной жидкости с помощью глюкозооксидазного метода (Практикум по биохимии, 1989). Содержание метоксильных групп (компонентов лигниноподобных веществ) в культуральной жидкости на разных этапах культивирования определялось по методу Цейзеля (модифицированному, с применением ГЖХ) (Закис, 1987). Достоверность различий между выборками оценивали при помощи критерия Стьюдента. Статистическая обработка данных проводилась с использованием пакетов компьютерных программ «Excel 2003», «Statistica V5.5A».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое разнообразие ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах территории лесостепи Правобережного Поволжья довольно велико (Иванов, 1992; Скобанев, Ильина, 2008). При этом наиболее распространенными видами (частота встречаемости зависит от типа леса, года исследования) чаще являются: *Fomes fomentarius* (L.) J.J. Kickx, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst, *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref., *Lenzites warnieri* Durieu and Mont., *Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev and P.N. Borisov, *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst., *Schizophyllum commune* Fr., *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers. и *T. hirsuta* (Wulfen) Pilát.

В соответствии с современными представлениями (Стороженко, 2002) базидиальные грибы-дереворазрушители по трофической специализации могут быть отнесены или к сапротрофам, питающимся только мертвой древесиной, или к группе видов, являющихся факультативными сапротрофами или факультативными паразитами. Истинных, облигатных паразитов, по данным В.Г. Стороженко (2002), среди дереворазрушающих грибов практически нет, но истинных, облигатных сапротрофов достаточно много. Поэтому в микологии используется термин «биотрофы», который употребляется для обозначения групп дереворазрушающих грибов, способных поражать и живые деревья. Многие из этих грибов поселяются только на живых деревьях, но, обладая факультативными свойствами, могут продолжать свое развитие после гибели деревьев, уже на мертвом субстрате. При этом факт использования веществ тканей растения, на котором они поселяются, хотя бы в течение небольшого промежутка времени находится под вопросом. Древесина как ткань (ксилема) не является живой по определению, и гриб, питаясь за ее счет, не может считаться паразитом. Однако тот факт, что гриб поселяется на живом растении, взаимодействует с ним и чаще всего, ослабляя, приводит к гибели, свидетельствует о том, что мы имеем дело с определенной паразитической стратегией. В этой связи термин «биотроф» представляется наиболее удачным. В настоящей работе для характеристики трофических особенностей видов за основу принята система В.Г. Стороженко (2002) в некоторой модификации авторов.

Трофическая специализация наиболее распространенных видов дереворазрушающих грибов в районе исследований характеризует их как комплекс биотрофов и сапротрофов, который обладает довольно сложной структурой (табл. 1). Наши данные свидетельствуют, что подавляющее большинство видов из приведенного перечня в соответствии с системой В.Г. Стороженко (2002) относятся к группам «сапротроф – факультативный сапротроф», либо «факультативный сапротроф – факультативный паразит». Кроме того, в числе распространенных на исследованной территории видов отмечаются облигатные паразиты. Это вид *P. tremulae*, поражающий в районе исследований только живые деревья осины. Обширные участки лесных экосистем несут характер восстановительных сукцессионных серий с заметным участием осины, что определяет наличие субстрата для данного вида. В растительных сообществах сосновых лесов района исследований распространен паразит сосны – *H. annosum*. Известно, что в зоне экотона иммунный статус организмов реализуется не в полной мере (Наумов, 1963; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Заметная доля паразитов, на наш взгляд, определяется экологическими особенностями района исследований, обладающего всеми свойствами зоны экотона.

Таблица 1

Трофическая специализация доминантных в лесостепи Правобережного Поволжья видов дереворазрушающих базидиомицетов

№ п/п	Вид гриба	Преимущественный субстрат в природе	Трофическая специализация
1	<i>Fomes fomentarius</i>	Л, 60% находок – на валежной древесине, 40% – на живых деревьях	Факультативный биотроф (факультативный сапротроф – факультативный паразит)
2	<i>Fomitopsis pinicola</i>	Х (Л), 99% находок – на валежной древесине, 1% – на ослабленных деревьях	Сапротроф (факультативный сапротроф)
3	<i>Ganoderma applanatum</i>	Л, 75% находок – на валежной древесине, 25% – на живых деревьях	Факультативный биотроф (факультативный сапротроф – факультативный паразит)
4	<i>Heterobasidion annosum</i>	Х, находок на валежной древесине нет, 100% – на живых деревьях	Биотроф (облигатный паразит)
5	<i>Lenzites warnieri</i>	Л, 90% находок – на валежной древесине, 10% – на живых деревьях	Сапротроф (факультативный сапротроф)
6	<i>Phellinus tremulae</i>	Л, находок на валежной древесине нет, 100% – на живых деревьях различной степени ослабленности	Биотроф (облигатный паразит)
7	<i>Piptoporus betulinus</i>	Л, 90% находок – на живых ослабленных деревьях, 10% – на валежной древесине	Факультативный биотроф (факультативный сапротроф – факультативный паразит)
8	<i>Schizophyllum commune</i>	Л, 70% находок – на отмерших участках древесины живых деревьев или сухостое, 25% – на валеже первых стадий разложения, 5% – на валеже более поздних стадий разложения	Сапротроф (факультативный сапротроф)
9	<i>Stereum hirsutum</i>	Л (Х), 95% находок – на валежной древесине, 5% – на живых деревьях	Сапротроф (факультативный сапротроф)
10	<i>Trametes hirsuta</i>	Л (Х), 85% находок – на валежной древесине, 15% – на живых деревьях	Факультативный биотроф (факультативный сапротроф – факультативный паразит)

Примечание. Л – лиственные растения, Х – хвойные растения.

Для выделения штаммов в чистую культуру отбирались плодовые тела одних и тех же видов, развивающиеся как на живом, так и на мертвом древесном субстрате (за исключением облигатных паразитов, обнаруженных только на живых деревьях). Подходы, описанные выше и используемые при определении трофической группировки вида, не вполне применимы при определении таковой для конкретного штамма, поскольку субстрат у каждого штамма индивидуален и не имеет альтернативы. Поэтому каждому штамму нами присваивался определенный трофический статус в соответствии с особенностями субстрата, с которого он был получен. Если штамм был выделен из плодового тела, развивающегося на живом дереве, но при этом известно, что вид способен развиваться и на древесине мертвого растения, его номинировали как «факультативный паразит». Штаммы, выделенные из плодовых тел тех же видов, но собранных с валежных деревьев или сухостоя, отмерших частей живого растения, определяли как «сапротрофы». Созданная за период исследований коллекция мицелиальных культур включает более 200 штаммов 65-ти видов ксилотрофных базидиомицетов, выделенных из плодовых тел, собранных в районе лесостепи Правобережного Поволжья (Ильина и др., 2009 а).

В ходе наших исследований в лабораторных условиях были изучены культуры наиболее распространенных в районе исследований видов ксилотрофных базидиомицетов, указанных выше.

Исходное описание культурально-морфологических свойств штаммов проводилось с использованием в качестве питательной среды картофельно-глюкозного агара (КГА) при температуре 26°C. У большинства взятых в эксперимент видов, за исключением паразитов, изучены культуры, выделенные из базидиом, развивающихся в природе как на живых, так и на валежных деревьях. Среди них обнаружены быстрорастущие и медленно растущие на искусственной питательной среде штаммы (табл. 2). Темпы развития мицелия на искусственной питательной среде связаны с трофическими особенностями штамма (рис. 1, 2). Средние значения ростовых коэффициентов (РК) у облигатных паразитов существенно ниже (см. рис. 1), чем у факультативных паразитов ($P = 0.001$) и сапротрофов ($P = 0.004$). Различия между последними группами недостоверны ($P = 0.24$), хотя средние значения выше у сапротрофов.

Таблица 2

Природные субстраты штаммов видов дереворазрушающих базидиомицетов и особенности роста их мицелия на КГА при 26°C

Вид	Штамм	Растение-субстрат в природе (статус штамма)	РК, баллы	Средняя скорость роста, мм/сут±Δ
1	2	3	4	5
<i>Fomes fomentarius</i>	АН-00	Береза повислая (ФП)	82.2	3.8±0.3
	Nic-02	Валежная древесина березы повислой (С)	96.5	6.1±0.1
	Nic-03	Дуб черешчатый (ФП)	103.7	7.1±0.8
<i>Fomitopsis pinicola</i>	Fpi-1	Валежная древесина дуба черешчатого (С)	39.8	4.8±0.4
	Fpi-2	Ослабленное дерево березы повислой (ФП)	52.3	7.9±0.4
	Fpi-5	Валежная древесина сосны обыкновенной (С)	28.4	5.0±0.6

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
<i>Ganoderma planatum</i>	G-1	Валежная древесина березы повислой (С)	88.2	7.1±0.6
	G-2	Дуб черешчатый (ФП)	106.8	6.9±0.8
	G-3	Сухостойное дерево липы сердцевидной (С)	109.7	10.8±0.5
<i>Heterobasidion annosum</i>	Han-1	Сосна обыкновенная (ОП)	18.0	1.1±0.1
	Han-2	То же	24.3	2.3±0.2
	Han-3	«	16.1	1.8±0.1
<i>Lenzites warnieri</i>	Lzw-1	Валежная древесина вяза шершавого (С)	84.6	6.2±0.9
	Lzw-2	Вяз шершавый (ФП)	41.8	5.9±0.7
	Lzw-3	Валежная древесина вяза шершавого (С)	133.6	11.3±0.8
<i>Phellinus tremulae</i>	Pht-1	Тополь дрожащий (ОП)	22.8	2.6±0.2
	Pht-2	То же	18.1	2.1±0.6
	Pht-3	«	14.9	2.2±0.1
<i>Piptoporus betulinus</i>	Pi-1	Береза плакучая (ФП)	100.3	8.1±0.6
	Pi-2	Сухая ветвь березы плакучей (С)	99.0	8.5±0.4
	Pi-3a	Береза плакучая (ФП)	101.7	9.4±1.2
<i>Schizophyllum commune</i>	SZ-1	Вишня садовая (ФП)	24.4	3.3±0.1
	SZ-2	Валежная древесина тополя дрожащего (С)	75.7	7.9±0.9
	SZ-3	Валежная древесина лещины обыкновенной (С)	83.9	8.6±0.3
<i>Stereum hirsutum</i>	Sth-1	Дуб черешчатый (С)	115.5	11.4±1.1
	Sth-2	Лещина обыкновенная (ФП)	47.9	5.1±0.7
	Sth-3	Валежная древесина вяза шершавого (С)	52.8	6.9±0.8
<i>Trametes hirsuta</i>	Trh-1	Валежная древесина березы повислой (С)	84.2	12.9±0.7
	Trh-2	Сухостойное дерево липы сердцевидной (С)	101.7	13.4±1.9
	Trh-3	Кора живого дерева ольхи клейкой (ФП)	79.0	12.2±1.2

Примечание. РК – ростовой коэффициент, ФП – факультативный паразит, С – сапротроф, ОП – облигатный паразит.

Средние скорости роста (см. рис. 2) штаммов факультативных паразитов почти в 3.5 раза ($P = 0.0001$), а сапротрофов – в 4 раза ($P = 0.001$) выше, чем средние скорости роста у облигатных паразитов. При этом заметна разница в скоростях

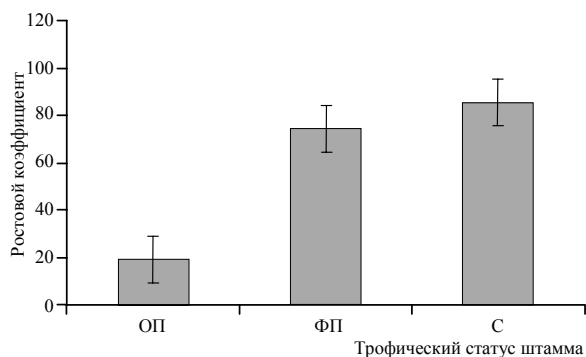


Рис. 1. Средние значения ростовых коэффициентов у штаммов ксилотрофных базидиомицетов разных трофических статусов: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы. Планки погрешностей – ошибка средней

роста двух первых группировок, однако отличия вновь недостоверны ($P = 0.27$).

Визуально заметное (хотя и недостоверное), более интенсивное развитие сапротрофов, по сравнению с факультативными паразитами, может объясняться лимитированностью питательной среды и особенностями динамики роста у разных трофических группировок. Скорость роста штаммов меняется со временем. Быстрое освоение питательного субстрата сапротрофами определяется относи-

тельно коротким периодом лаг-фазы, что может объясняться более стабилизированной и активной ферментативной системой (рис. 3). Однако активизация конститутивных ферментативных систем у культур при инокуляции на новый субстрат может быть сильно растянута, поэтому отсутствие достоверных различий у штаммов факультативных паразитов и сапротрофов не обнаруживается. В этом ключе определенным интерес представляет скорость утилизации питательных веществ из искусственной среды. С целью выявления отличий в этом процессе у представителей различных трофических группировок проводили культивирование штаммов в глубинных условиях, что позволяло провести анализ состава культуральной жидкости в динамике.

Известно, что одним из основных источников углерода в питательных средах для грибов является глюкоза или некоторые ее полимеризованные производные. Интерес представляет выяснение аспектов развития штаммов-ксилотрофов разных трофических группировок на средах, содержащих, помимо глюкозы, альтернативные источники углерода, например, метанолизные опилки, обогащенные метоксильными группами (Ильина и др., 2009 б). Этот источник целлюлозы и лигнина отличается от нативного вещества более рыхлой структурой, которая обеспечивается процессом метанолиза. Таким образом, метоксильные группировки лигнина становятся более доступными для ферментов дереворазрушающих грибов. Для оценки скорости утилизации глюкозы из питательного субстрата, а также степени ее трофического значения для штаммов различного происхождения проводили глубинное культивирование в двух вариантах опыта: в первом варианте использовалась среда Сабуро, содержащая по прописи 160 мМ глюкозы, во втором случае – обедненная глюкозой среда (16 мМ глюкозы). В обоих

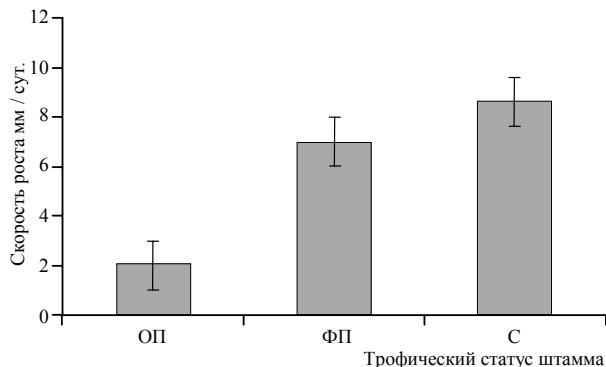


Рис. 2. Средние значения скорости роста у штаммов ксилотрофных базидиомицетов разных трофических статусов: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы. Планки погрешностей – ошибка средней

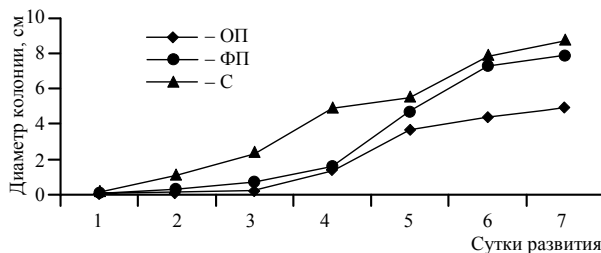


Рис. 3. Динамика освоения питательной среды штаммами ксилотрофных базидиомицетов разных трофических статусов: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы

вариантах опыта в качестве добавки использовались метанолизные опилки, доля метоксильных групп лигнина в которых составляла 150 мМ /л питательной среды. Контролем служила среда Сабуро базового состава. Для эксперимента были отобраны наиболее яркие (исходя из их природного происхождения) представители различных трофических группировок изученного комплекса видов. Это штаммы облигатных паразитов *Ph. tremulae* (Pht-1, Pht-2), *H. annosum* (Han-1, Han-2), факультативных паразитов *F. fomentarius* (AH-00, Nic-03), *P. betulinus* (Pi-1, Pi-3a) и сапротрофов *S. hirsutum* (Sth-1, Sth-3), *S. commune* (SZ-2, SZ-3).

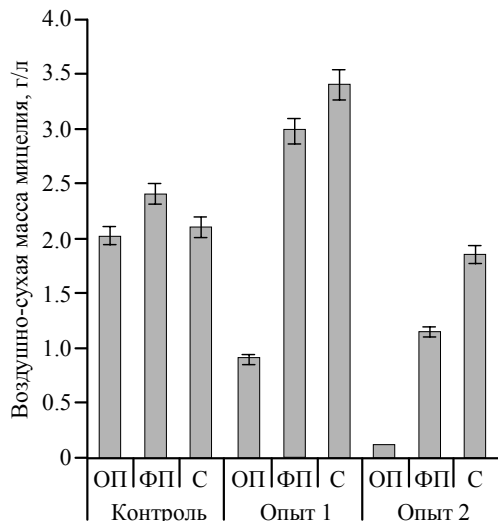


Рис. 4. Накопление биомассы мицелия штаммами различных трофических статусов на 5-е сутки глубинного культивирования: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы. Планки погрешностей – ошибка средней

разница между группировками факультативных паразитов и сапротрофов несущественна. На фоне недостатка глюкозы заметна разница в накоплении биомассы и между факультативными паразитами и сапротрофами в пользу последних ($P = 0.005$).

Содержание глюкозы в культуральной жидкости изменялось у разных штаммов различными темпами (рис. 5). Максимальной скоростью ассимиляции глюкозы во всех вариантах опыта обладали штаммы облигатных паразитов, в меньшей степени – факультативных паразитов и сапротрофов. Длина лаг-фазы у всех изученных штаммов увеличивалась в присутствии источников лигнина, что связано с адаптацией к субстрату, содержащему источники целлюлозы и лигнина, активизацией ферментативных комплексов. Результаты исследований свидетельствуют, что концентрация метоксильных групп в культуральной жидкости практически не

Результаты исследования выявили, что накопление биомассы мицелия в разных вариантах опыта у разных трофических группировок существенно отличалось (рис. 4). В контроле наиболее активно биомассу накапливали факультативные паразиты и сапротрофы, в меньшей степени – облигатные паразиты, однако разница недостоверна ($P > 0.05$). Однако при добавлении в питательную среду метанолизных опилок развитие облигатных паразитов затормаживается, а в случае снижения при этом концентрации глюкозы накопления биомассы у них практически не происходит. Напротив, внесение опилок в среду стимулирует накопление биомассы факультативных паразитов и, в большей степени, сапротрофов. Различия в накоплении биомассы мицелия у штаммов разных трофических группировок достоверны за исключением первого варианта опыта, где

изменялась у штаммов облигатных паразитов, тогда как у штаммов факультативных паразитов к исходу периода культивирования их содержание уменьшилось почти вдвое, а у сапротрофов – почти втрое по сравнению с исходными цифрами ($P < 0.05$) (рис. 6). Таким образом, на фоне накопления биомассы мицелия в условиях дефицита глюкозы установлен факт активного потребления углерода метоксильных групп штаммами факультативных паразитов и сапротрофов.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о наличии достоверных различий в особенностях трофических стратегий у штаммов с различным трофическим статусом в природе. Отмечено, что культуральные и физиологические характеристики штаммов видов облигатных паразитов отличаются от прочих группировок наиболее существенно. Если сопоставлять особенности роста и развития в культуре штаммов факультативных паразитов и сапротрофов, то очевидно, что обнаруженные различия в большинстве случаев не существенны и, вероятно, определяются лишь шириной нормы реакции в работе ферментативных комплексов этих организмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенных исследований был проанализирован трофический спектр распространенных на территории лесостепи Правобережного Поволжья видов дереворазрушающих базидиальных макромицетов. Значительное количество штаммов выделено в чистую культуру. Выявлены достоверные отличия в интенсивности развития мицелия и скоростях роста на искусственной питательной среде у штаммов с различными трофическими стратегиями: так, штаммы видов облигатных паразитов отличаются низкими скоростями роста на искусственной питательной среде. Штаммы видов с факультативной трофикой существенных отличий в скоростях роста не продемонстрировали. Отмечены зависимости между трофическими особенностями штаммов и их потребностями в условиях чистой культуры: выявлена повышенная потребность в легкодоступных источниках углерода у истинных биотрофных штаммов – облигатных паразитов, на фоне способности к активному усвоению углерода целлюлозо-лигнинного комплекса у сапротрофных штаммов. Определенный интерес представляет изучение развития штаммов различных трофических группировок в лабораторных условиях в динамике, а также

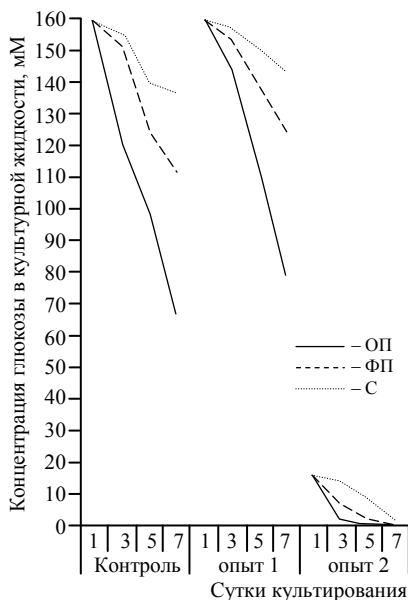


Рис. 5. Динамика утилизации глюкозы мицелием штаммов различных трофических статусов за период глубинного культивирования: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы

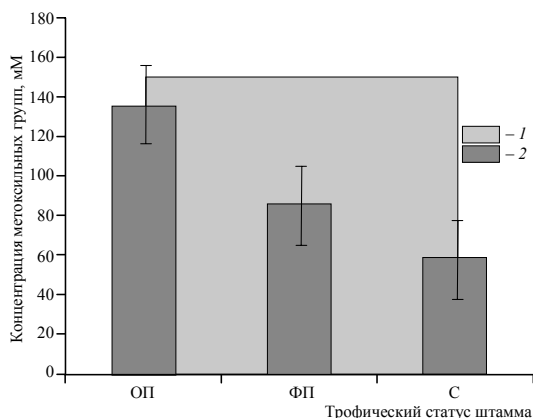


Рис. 6. Утилизация метоксильных групп мицелием штаммов различных трофических статусов на 7-е сутки глубинного культивирования: ОП – облигатные паразиты, ФП – факультативные паразиты, С – сапротрофы; 1 – исходная концентрация метоксильных групп в питательной среде, 2 – концентрация метоксильных групп в культурной жидкости на 7-е сутки роста мицелия. Планки погрешностей – ошибка средней

возможностей изменения трофических потребностей при многократном пассировании на средах определенных составов. В частности, перспективными могут быть исследования изменения энзиматической активности в ряду поколений штаммов на средах, содержащих источники лигнина.

Совокупность полученных данных свидетельствует о целесообразности создания коллекций базидиальных макромицетов и обогащения их штаммами, различающимися происхождением, особенностями экологии, трофическими предпочтениями. Такой подход, на наш взгляд, актуален при поиске закономерностей, связанных с распространением и экологией видов в природе, а также при изучении практической ценности штаммов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Автономова А.В., Краснополяская Л.М. Противоопухолевые и иммуномодулирующие свойства гриба бессмертия *Ganoderma lucidum* // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты / Рос. акад. естеств. наук. М., 2007. С. 8 – 15.
- Бабицкая В.Г., Бисько Н.А., Смирнов Д.А., Щерба В.В., Пучкова Т.А., Осадчая О.В., Поединок Н.Л. Биологически активные соединения грибов рода *Cordiceps* // Современная микология в России: Тез. докл. II съезда микологов России. М: Изд-во МГУ, 2008. С. 324.
- Бойко С.М., Филиппова Ю.О., Древаль К.Г. Возможность использования базидиальных грибов для биотехнологического получения препаратов мацерующего действия // Современная микология в России: Тез. докл. II съезда микологов России. М: Изд-во МГУ, 2008. С. 325 – 326.
- Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1998. Вып. 2. 391 с.
- Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х. Определитель грибов СССР. Порядок Афиллофоровые. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. Вып. 1. 191 с.
- Бухало А.С. Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре. Киев: Наук. думка, 1988. 144 с.
- Закис Г.Ф. Функциональный анализ лигнинов и их производных. Рига: Зинатне, 1987. 230 с.
- Иванов А.И. Биота макромицетов лесостепи правобережного Поволжья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 46 с.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Ильина Г.В., Ильин Д.Ю., Скобанев А.В. Коллекция культур базидиальных макромицетов (Basidiomycota) Пензенской ГСХА. Каталог видов и штаммов. Пенза: Изд-во Пенз. гос. с.-х. акад., 2009 а. 60 с.

Ильина Г.В., Ильин Д.Ю., Лыков Ю.С. Роль специфики лигнинсодержащих субстратов при культивировании ксилотрофных грибов *in vitro* // Микология и фитопатология. 2009 б. Т. 43, № 2. С. 35 – 40.

Королева О.В. Лакказы базидиомицетов: свойства, структура, механизм действия и практическое применение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 50 с.

Наумов Н.П. Экология животных. М.: Наука, 1963. 487 с.

Практикум по биохимии: Учеб. пособие / Под ред. С.Е. Северина, Г.А. Соловьевой. М.: Изд-во МГУ, 1989. 509 с.

Скобанев А.В., Ильина Г.В. Эколого-трофические особенности распространенных в Пензенской области видов лигнинразрушающих базидиомицетов в природе и искусственной культуре // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Материалы Междунар. науч. конф. Пенза: Изд-во Пенз. гос. пед. ун-та, 2008. С. 399 – 400.

Стороженко В.Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М.: Прогресс, 2002. 146 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

Smith J.E., Rowan N.J., Sullivan R. Medicinal mushrooms: their therapeutic properties and current medical usage with special emphasis on cancer treatments. Glasgow: University of Strathclyde, 2002. 256 p.