

БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ С МИКРООРГАНИЗМАМИ-УБИКВИСТАМИ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

Аннотация.

Актуальность и цели. Исследования, лежащие в основе настоящей работы, посвящены изучению конкурентных взаимоотношений мицелиальных культур базидиомицетов и представителей контаминантной микрофлоры, в подавляющем большинстве реализующих убиквистическую стратегию существования. Данная проблема актуальна как с теоретических позиций, поскольку иллюстрирует важнейшие аспекты межвидовых взаимодействий на микробном уровне, так и с практических, поскольку ее решение будет способствовать оптимизации процессов работы с чистыми культурами микроорганизмов. Такой подход позволяет смоделировать взаимодействия, возникающие при совместном обитании (конкурентные, аллелопатические и другие топические связи), которые способны оказывать влияние на распространение в субстрате, ход развития, биосинтетическую активность и другие стороны жизнедеятельности мицелия дереворазрушающих грибов в природе.

Материалы и методы. Объектами лабораторных экспериментов стали штаммы ксилотрофных грибов *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr., *Sparassis crispa*, известные своими лечебно-профилактическими свойствами и имеющие статус редких видов в составе микобиоты в Пензенской области. Методом прямых пассажей проводилось искусственное заражение культур базидиомицетов контаминантами (мезофильными быстрорастущими культурами плесневых грибов родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma*, актиномицетов рода *Streptomyces* и бактерий родов *Staphylococcus* и *Escherichia*). Эксперименты проводили с использованием общепринятых методов работы с мицелиальными культурами. Определение содержания эргостерина в мицелии грибов проводили газохроматографическим методом с дериватизацией в триметилсилильные производные. Статистическая обработка проводилась с помощью программы для обработки и анализа данных "Statistica 6.0".

Результаты. Проведенные исследования связаны с изучением межвидовых взаимоотношений культур видов базидиальных грибов с различными микроорганизмами-конкурентами (плесневыми грибами, актиномицетами, бактериями). Искусственное заражение культур мезофильными быстрорастущими культурами плесневых грибов родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma* выявило неоднозначные уровни конкурентоспособности у различных видов и на разных стадиях развития. Общей чертой для культур всех изученных видов была относительно низкая конкурентоспособность на стадии адаптации к субстрату и довольно значительная устойчивость на стадии логарифмического и стационарного роста. Установлено, что устойчивость к микробной контаминации и конкурентоспособность изученных видов базидиомицетов коррелируют с содержанием эргостерина в мицелии, что проявляется как на межвидовом и штаммовом уровнях, так и в динамике развития культур.

Выводы. Установлены различные уровни конкурентоспособности мицелия разных видов и штаммов ксилотрофных базидиомицетов по отношению

к микроорганизмам-убиквистам, показаны зависимость уровня толерантности от фазы развития культуры и его связь с содержанием эргостерина в мицелии.

Ключевые слова: ксилотрофные базидиомицеты, межвидовая конкуренция, грибные стерилы, чистые культуры.

G. V. Il'ina, D. Yu. Il'in, V. Yu. Il'in

BIOCHEMICAL ASPECTS OF INTERACTION BETWEEN XYLOTROPHIC BASIDIOMYCETES WITH UBIQUITOUS MICROORGANISMS IN THE CULTURE

Abstract.

Background. The present work is devoted to the study of competitive relationships between mycelial cultures of basidiomycetes and representatives of contaminant germs, which realize the ubiquitous strategy of existence in the vast majority. This problem is more relevant both from the theoretical positions, as it illustrates most important aspects of interspecific interactions at the microbial level, and from the practical ones – its solution will help to optimize the process of working with pure cultures of microorganisms. This approach allows to simulate the interactions that occur at cohabitation (competitive, allelopathic and other topical communication), which are able to influence the distribution of the substrate, the course of development, the biosynthetic activity and other aspects of life of the mycelium of wood-destroying fungi in the nature.

Materials and methods. The research objects of laboratory experiments were strains of xylotrophic fungi *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr., *Sparassis crispa*, known for their curative properties and having the status of rare species in the microbiota of Penza region. Using the method of direct passages the basidiomycete cultures were artificially infected by contaminants (mesophilic cultures of fast-growing fungi *Penicillium* genera, *Fusarium*, *Trichoderma*). Experiments were performed using standard methods with mycelial cultures. Ergosterol in the fungal mycelium was determined by gas chromatography with derivatization to trimethylsilyl derivatives. A statistical analysis was performed using the "Statistica 6.0" data processing and analyzing program.

Results. The research related to the study of interspecies relationships of crop species of basidiomycetes with various microorganism competitors (fungi, actinomycetes, bacteria). Artificial infecting of the cultures with mesophilic fast-growing culture of mold fungi genera *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma* has revealed mixed levels of competitiveness in different species and at different stages of development. A common feature for all crop species studied was relatively low competitiveness at the stage of adaptation of the substrate and fairly significant resistance at the stage of logarithmic and stationary growth. It has been found that the resistance to microbial contamination and competitiveness of Basidiomycete species studied correlates with the content of ergosterol in the mycelium, which is manifested at interspecies and strain levels, as well as in the dynamics of crop development.

Conclusions. The authors have established different levels of competitiveness of mycelia of different species and strains of xylotrophic basidiomycetes to ubiquitous microorganisms, showing the dependence of the level of tolerance at the stage of development of the culture and its relation to the content of ergosterol in the mycelium.

Key words: xylotrophic basidiomycetes, interspecific competition, fungal sterols, pure cultures.

Введение

Ксилотрофные грибы (разрушители древесины) – эколого-трофическая группа грибов, развивающихся в природных сообществах на древесном материале и участвующих в его разложении. Преимущественно ксилотрофы представлены макромицетными жизненными формами и широко распространены по всему земному шару. Они играют важную роль в процессах массо- и энергопереносов в лесных экосистемах, осуществляют минерализацию древесины, мобилизуя огромные депонированные запасы углерода в биогенный круговорот веществ, и, кроме того, способствуют формированию типичных лесных почв.

Значимость проводимых исследований, направленных на выявление и раскрытие многостороннего потенциала ксилотрофов, связана прежде всего с уникальными особенностями представителей этой группы. Многие современные работы, проводимые в этом направлении, ставят перед собой задачу поиска способов и возможностей культивирования грибов с высоким практическим потенциалом. При этом особое внимание со стороны ученых среди обширной группы ксилотрофов уделяется базидиомицетам рода *Ganoderma* Karst, которые характеризуются большим набором ценных фармакологических свойств и используются в качестве продуцентов веществ с выраженной физиологической активностью [1–4]. Одну из групп веществ, содержащихся во многих вегетативных частях грибного мицелия и являющихся биополимерами этих грибов, представляют глюкоканы, обладающие иммуномодулирующими, противоопухолевыми, противовирусными, гипогликемическими свойствами. Наиболее актуальными объектами современных исследований являются виды *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr., *Sparassis crispa*, известные своими лечебно-профилактическими свойствами. Кроме того, они имеют статус редких видов в составе микобиоты природных сообществ Пензенской области [5–7].

Исследования, лежащие в основе настоящей работы, посвящены изучению конкурентных взаимоотношений мицелиальных культур базидиомицетов и представителей контаминантной микрофлоры, в подавляющем большинстве реализующих убиквистическую стратегию существования. Реализация такого научного подхода позволяет создать модель, воспроизводящую характерные механизмы межвидовых связей, складывающихся у различных видов микроорганизмов при их совместном обитании в естественных ценозах (конкурентные, аллелопатические и другие топические связи). Эти взаимодействия могут играть определяющую роль в распространении и распределении живых объектов в субстрате, направлять ход развития, биосинтетическую активность и влиять на другие аспекты жизнедеятельности мицелия деструктивных грибов в природе. Кроме того, выявленные особенности взаимодействия микроорганизмов могут приниматься во внимание в ходе реализации процессов реинтродукции коллекционных видов грибов в природные сообщества. В этом случае учет и прогноз фазово-возрастного статуса культуры, непосредственно обусловленного соответствующими биохимическими процессами и, как следствие, способностью к поддержанию своей биологической целостности и индивидуальности, могут играть определяющую роль в успешном достижении поставленной цели.

Материалы и методы исследования

Серия лабораторных экспериментов предполагала использование трех природных изолятов *G. lucidum* (штаммы Gl+, GD-10, GM-11), трех изолятов *S. crispa* (штаммы SC-10, AI-10, AI-11), изолят *G. frondosa* (штамм Grf-11). Посредством микробиологических пассажей проводилось целенаправленное заражение культур базидиомицетов контаминантной микрофлорой, а именно: мезофильными быстрорастущими культурами плесневых грибов родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma*. Изучение развития грибов проводилось с использованием общепринятых в микологии методов [8–10].

Содержание эргостерина в мицелии изучали газохроматографическим методом в виде триметилсилильных дериватов. В качестве хроматографического стандарта использовали препарат эргостерина фирмы «Мерк». Исходные образцы в виде воздушно-сухого мицелия измельчали с кварцевым песком, затем проводили омыление 25 % КОН при кипячении с обратным холодильником. Следующей процедурой была пятикратная последовательная экстракция эфиром, затем растворяли пробы в пиридине и обрабатывали триметилхлорсиланом. В работе использовались хроматографы «Кристалл-2000М», колонки диаметром 3 мм, неполярная фаза SE-30. Повторность определений трехкратная. Статистическая обработка проводилась с помощью программы для обработки и анализа данных “Statistica 6.0”.

Результаты и их обсуждение

В нативных условиях мицелий дереворазрушающих грибов находится в постоянном контакте с обширным комплексом микроорганизмов различных эколого-трофических групп, локализованных на разных природных объектах: участвующих в разложении древесины, микроорганизмами – сапрофитами, почвенными, условно-патогенными, населяющими шерсть, кожные и слизистые покровы животных, обитающих в лесных биотопах. При этом взаимодействия, возникающие при совместном обитании (конкурентные, аллелопатические и другие топические связи), способны влиять на распространение в субстрате, ход и направление развития, биосинтетическую активность и другие стороны жизнедеятельности мицелия грибов – ксилотрофов. По этой причине интерес представляет собой выявление различных сторон взаимодействия и прежде всего способности к конкуренции штаммов изученных видов по отношению к культурам контаминантов.

Заражение культур базидиомицетов контаминантной микрофлорой (мезофильными быстрорастущими культурами плесневых грибов родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma*) выявило неоднозначную конкурентоспособность макромицетов. Причем, помимо систематической принадлежности, конкурентный потенциал определялся стадиями развития культур. Так, культура штамма Grf-11 *G. frondosa* после совместного инкубирования с видами – контаминантами – долгое время сосуществовала с большинством конкурентов. Серии опытов с контаминантами разной систематической принадлежности свидетельствуют, что культура ксилотрофа не погибает, но снижает свой жизненный статус и заметно теряет способность к самоочищению. В проводимых экспериментах результатом было получение устойчивых смешанных культур. В ходе проводимых наблюдений фиксировались факты, что при

совместном пребывании двух видов на одной среде, при достаточно низких скоростях роста культура штамма Grf-11 *G. frondosa* перекрывала колонии контаминантов, например актиномицетов, подавляя их развитие. Тем не менее культура оставалась совместной, и последующие пассажи в большинстве случаев приводили к росту контаминанта.

Цикл экспериментов по искусственной контаминации штаммов вида *S. crispa* показал, что использованные в работе плесневые формы затормаживают развитие культур всех изученных штаммов в лаг-фазе и тропофазе. На стадии перехода культуры к идиофазе рост контаминанта практически полностью подавлялся. При изучении взаимодействия изолята SC-10 *S. crispa* с модельными культурами *Penicillium* sp. и *Fusarium* sp. установлены выраженные взаимозависимости в реализации динамических стратегий развития культур (рис. 1, 2).

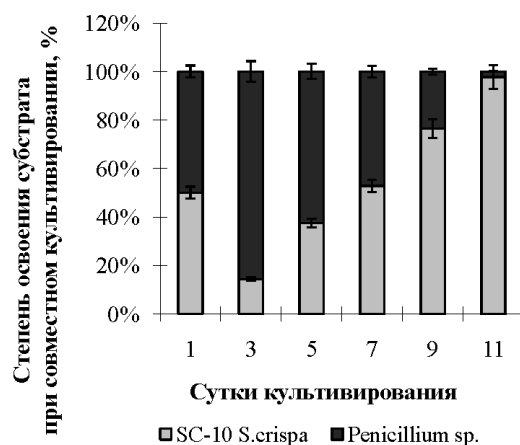


Рис. 1. Динамика совместного развития культур грибов *Penicillium* sp. на агаре (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

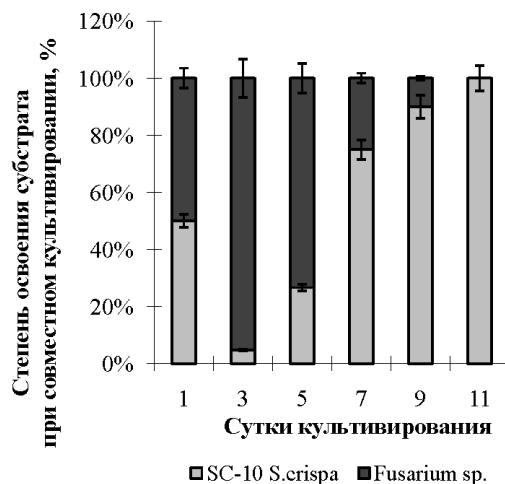


Рис. 2. Динамика совместного развития культур грибов *Fusarium* sp. на агаре (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

Обнаруженные особенности можно рассматривать как демонстрацию взаимодействия видов по типу «эксплерент-виолент». Совместное выращивание других коллекционных изолятов вида *S. crispa* поочередно с различными представителями, позиционируемыми как контаминантная микрофлора, как актиномицетами, так и истинными бактериями, позволило получить сходные, по сути, итоговые результаты. Конкретно, в ходе серии экспериментов с разными контаминантами неоднократно обнаруживалось самостоятельное полное очищение культур *S. crispa*. Последующие пассажи такой культуры, сопровождающиеся микробиологическим контролем, подтвердили действительную чистоту культуры. Это может свидетельствовать в пользу имеющихся в литературе сведений о выраженном антибиотическом действии спарассола – метаболита *S. crispa*, относимого к вторичным и имеющим онтогенетическую принадлежность к идиофазе [11–13].

Самостоятельным направлением исследований было изучение устойчивости к контаминантам культуры *G. lucidum*. Причиной выделения в приоритетную категорию культур данного вида является то, что штаммы данного вида могут иметь склонность к плодоношению в искусственных условиях. Тем не менее разработка режимов культивирования с целью получения плодовых тел предполагает учет всех возможных факторов, потенциально способных влиять на жизненный статус мицелия, проявляющегося в скорости субстрата, формировании базидиом, и урожайность плодовых тел [14]. При этом важным биотическим фактором, определяющим развитие гриба в культуре, может быть эксплерентная мезофильная микрофлора. В этой связи представляется важным проведение исследований конкурентоспособности. На начальном этапе совместного развития штаммов *G. lucidum* с культурами контаминантов, а именно, в период лаг-фазы, установлено, что первые имеют низкую конкурентоспособность и их развитие легко подавляется плесневыми грибами, причем самой агрессивной конкурентной формой оказалась культура рода *Trichoderma* sp. (рис. 3).

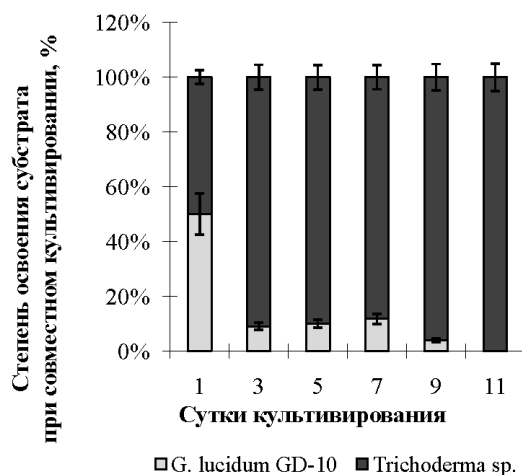


Рис. 3. Динамика совместного развития культур грибов *Trichoderma* sp. на агаре (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

Осуществление заражения контаминантными видами чистых культур *G. lucidum*, находящихся на логарифмической или стационарной стадии роста, позволило установить факт значительной устойчивости штаммов базидиомицета, формирования равновесной совместной культуры, обусловленной остановкой распространения колонии конкурента (рис. 4).

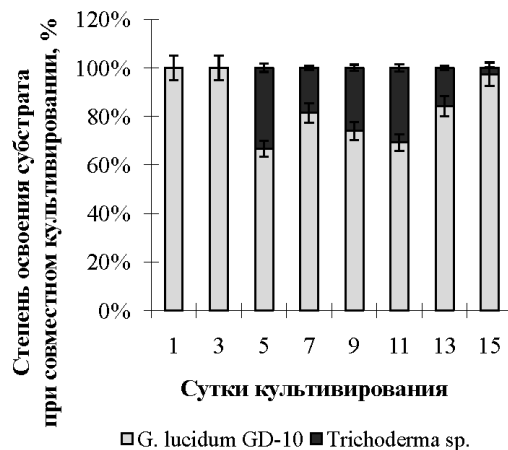


Рис. 4. Динамика совместного развития культур грибов на агаре, контаминант инокулирован на пятые сутки роста базидиомицета (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

Из полученных результатов следует, что биосинтез метаболитов антибиотической природы в мицелии *G. lucidum* активизируется на этапе динамической стабилизации развития культуры. По-видимому, это зависит от общей перестройки у культуры обменных процессов, обусловленных истощением основных трофических ресурсов, а также влиянием метаболитов со стороны контаминанта, что также может обеспечивать «триггерный» эффект в переключении обменных процессов на биохимические пути определенной направленности.

Установление биохимических основ взаимодействия между различными культурами может способствовать выработке прогрессивного подхода к выращиванию, а также установлению ряда механизмов топических взаимодействий микроорганизмов в естественной среде обитания. Поэтому для установления причинно-следственных связей, лежащих в основе приведенных ранее фактов, обусловленных биохимическими перестройками, происходящими в мицелии базидиомицетов при взаимодействии с контаминантами, были проведены исследования, касающиеся биохимических превращений важнейшего грибного метаболита – эргостерина. Важнейшими маркерными веществами *G. Lucidum*, относимыми к вторичным метаболитам, являются различные производные данного стерина. У веществ данной категории отмечается, в первую очередь, различная величина окисленности и замещенности углеводородной цепи эргостерина в положении С-17. Как правило, они объединяются общим определением – ганодеровые кислоты [15]. Они могут играть разностороннюю роль в обменных процессах и определять физиолого-биохимический статус грибного организма, в том числе вносить вклад

в формирование конкурентного потенциала по отношению к контаминантной микрофлоре. В этой связи актуально изучение некоторых сторон метаболизма эргостерина и, в первую очередь, интенсивности его биосинтеза и накопления в соответствующих грибных структурах. Авторами были проведены исследования по изучению динамики и накопления этого стерина в грибном мицелии, выращенном в условиях как чистой культуры, так и в сочетании с контаминантами, относящимися к разным систематическим категориям. Итоги исследования выявили в ряде случаев отчетливую зависимость между возрастными фазами развития мицелия, его морфологическими особенностями и, соответственно, биохимическим статусом. Так, было отмечено, что на начальных этапах культивирования мицелия *G. lucidum* отмечается относительно невысокое содержание эргостерина. При этом обнаруживалась слабая конкуренция к большинству модельных контаминантных видов. По прошествии нескольких суток содержание эргостерина возрастало (рис. 5).

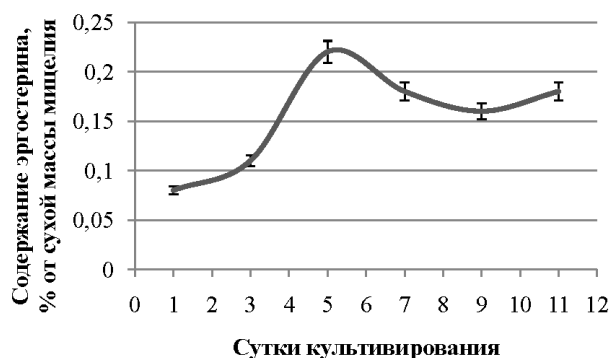


Рис. 5. Динамика содержания эргостерина в мицелии *G. lucidum* штамм GD-10 (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

При этом фиксировалось незначительное увеличение устойчивости. Также следует отметить, что на этих этапах развития в мицелии не происходило каких-либо морфологических изменений. Формирование максимального конкурентного потенциала отмечалось после некоторого снижения эргостерина в мицелии при одновременном изменении культурально-морфологических свойств, а именно: на этом этапе развития отмечалось образование коричневого пленки на поверхности колонии.

Выявленные особенности взаимного влияния мицелия изученных видов ксилотрофных базидиомицетов с культурами – контаминантами, проявляющимися преимущественно эксплерентную жизненную стратегию развития, следует принимать во внимание при разработке и осуществлении мероприятий в сфере реинтродукции редких видов базидиомицетов в природные сообщества.

Выводы

1. Установлены различные уровни конкурентоспособности мицелия разных видов и штаммов ксилотрофных базидиомицетов по отношению к микроорганизмам-убиквистам.

2. Конкурентоспособность мицелия *G. lucidum* изменяется в зависимости от фазы развития мицелия: от минимальной на этапе фазы адаптации к субстрату до высокой на стадии стационарного роста.

3. Показана связь уровня толерантности *G. lucidum* к контаминантной микрофлоре с динамикой содержания эргостерина в мицелии.

Библиографический список

1. **Shiao, M. S.** Natural products and biological activities of *Ganoderma lucidum* / M. S. Shiao / Am. Chem. Soc. – 1994. – P. 342–354.
2. **Sliva, D.** Ganoderma lucidum cancer research / D. Sliva // Leuk. Res. – 2006. – Vol. 30. – P. 767, 768.
3. **Краснопольская, Л. М.** Система скрининга экстрактов базидиальных грибов, обладающих противоопухолевой активностью / Л. М. Краснопольская, И. В. Белицкий, А. В. Автономова // Успехи медицинской микологии. – 2005. – Т. 5. – С. 192–195.
4. **Zhong, J. J.** Secondary metabolites from higher fungi: discovery, bioactivity, and bioproduction / J. J. Zhong, J. H. Xiao // Adv. Biochem. Eng. Biotechnol. – 2009. – P. 139–150.
5. **Гарибова, Л. В.** Региональные коллекции мицелиальных культур как возможность сохранения природного разнообразия базидиомицетов, а также их физиолого-биохимических особенностей / Л. В. Гарибова, Г. В. Ильина // Иммунопатология, аллергология, инфектология. – 2009. – № 1. – С. 38, 39.
6. Проблемы сохранения видов ксилотрофных базидиомицетов, занесенных в Красную книгу Пензенской области / Г. В. Ильина, Д. Ю. Ильин, М. И. Морозова, А. И. Иванов, Л. В. Гарибова // Нива Поволжья. – 2012. – № 4 (25). – С. 20–26.
7. **Ильина, Г. В.** Ксилотрофные базидиомицеты в чистой культуре : моногр. / Г. В. Ильина, Д. Ю. Ильин. – Пенза : РИО ПГСХА, 2013. – 206 с.
8. **Бухало, А. С.** Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре / А. С. Бухало. – Киев : Наукова думка, 1988. – 144 с.
9. **Бисько, Н. А.** Высшие съедобные базидиомицеты в поверхностной и глубокой культуре / Н. А. Бисько, А. С. Бухало, С. П. Вассер. – Киев : Наукова думка, 1983. – 312 с.
10. **Stalpers, J. A.** Identification of wood – inhabiting Aphyllophorales in pure culture / J. A. Stalpers // Stud. Mycol. – 1978. – № 16. – 248 p.
11. **Степанова, Н. Т.** Основы экологии дереворазрушающих грибов / Н. Т. Степанова, В. А. Мухин. – М. : Наука, 1979. – 100 с.
12. Устойчивость к микробной контаминации и антибиотическая активность культур ксилотрофных базидиомицетов / Д. Ю. Ильин, Г. В. Ильина, С. А. Сашенкова, Н. А. Митрофанова, Н. В. Шкаев, О. А. Дворянинова // Нива Поволжья. – 2014. – № 2 (31). – С. 15–21.
13. **Ильина, Г. В.** Изучение антимикробной активности местных штаммов *Laetigium sulphureus* Bond, et Sing / Г. В. Ильина, Ю. С. Лыков, А. А. Костычев // Иммунопатология, аллергология, инфектология. – 2009. – № 2. – С. 178, 179.
14. **Ильина, Г. В.** Эколого-физиологический потенциал природных изолятов ксилотрофных базидиомицетов : дис. ... д-ра биол. наук / Ильина Г. В. – 2011. – 432 с.
15. **Smith, J. E.** Medicinal mushrooms: their therapeutic properties and current medical usage with special emphasis on cancer treatments / J. E. Smith, N. J. Rowan, R. Sullivan. – Glasgow : University of Strathclyde, 2002. – 256 p.

References

1. Shiao M. S. *Am. Chem. Soc.* 1994, pp. 342–354.
2. Sliva D. *Leuk. Res.* 2006, vol. 30, pp. 767, 768.
3. Krasnopol'skaya L. M., Belitskiy I. V., Avtonomova A. V. *Uspekhi meditsinskoy mikologii* [Advances of medical mycology]. 2005, vol. 5, pp. 192–195.
4. Zhong J. J., Xiao J. H. *Adv. Biochem. Eng. Biotechnol.* 2009, pp. 139–150.
5. Garibova L. V., Il'ina G. V. *Immunopatologiya, allergologiya, infektologiya* [Immunopathology, allergology, infectology]. 2009, no. 1, pp. 38, 39.
6. Il'ina G. V., Il'in D. Yu., Morozova M. I., Ivanov A. I., Garibova L. V. *Niva Povolzh'ya* [Fields of Volga region]. 2012, no. 4 (25), pp. 20–26.
7. Il'ina G. V., Il'in D. Yu. *Ksilotrofnye bazidiomitsety v chistoy kul'ture: monogr.* [Xylo-trophic basidiomycetes in the pure culture: monograph]. Penza: RIO PGSKhA, 2013, 206 p.
8. Bukhalo A. S. *Vysshie s"edobnye bazidiomitsety v chistoy kul'ture* [Higher edible basidiomycetes in the pure culture]. Kiev: Naukova dumka, 1988, 144 p.
9. Bis'ko, N. A., Bukhalo A. S., Vasser S. P. *Vysshie s"edobnye bazidiomitsety v poverkhnostnoy i glubinnoy kul'ture* [Higher edible basidiomycetes in the surface and submerged cultures]. Kiev: Naukova dumka, 1983, 312 p.
10. Stalpers J. A. *Stud. Mycol.* 1978, no. 16, 248 p.
11. Stepanova N. T., Mukhin V. A. *Osnovy ekologii derevorazrushayushchikh gribov* [Basic ecology of tree-destructing fungi]. Moscow: Nauka, 1979, 100 p.
12. Il'in D. Yu., Il'ina G. V., Sashenkova S. A., Mitrofanova N. A., Shkaev N. V., Dvoryaninova O. A. *Niva Povolzh'ya* [Filed of Volga region]. 2014, no. 2 (31), pp. 15–21.
13. Il'ina G. V., Lykov Yu. S., Kostychev A. A. *Immunopatologiya, allergologiya, infekto-logiya* [Immunopathology, allergology, infectology]. 2009, no. 2, pp. 178, 179.
14. Il'ina G. V. *Ekologo-fiziologicheskii potentsial prirodnykh izolyatov ksilotrofnykh bazi-diomitsetov: dis. d-ra biol. nauk* [Ecological and physiological potential of isolates of xylo-trophic basidiomycetes: dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. 2011, 432 p.
15. 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.

Ильина Галина Викторовна

доктор биологических наук, профессор,
кафедра биологии животных
и ветеринарии, Пензенский
государственный аграрный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30)

E-mail: g-ilyina@yandex.ru

Il'ina Galina Viktorovna

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of animal biology
and veterinary science, Penza State
Agrarian University (30 Botanicheskaya
street, Penza, Russia)

Ильин Дмитрий Юрьевич

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра биологии животных
и ветеринарии, Пензенский
государственный аграрный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30)

E-mail: g-ilyina@yandex.ru

Il'in Dmitriy Yur'evich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of animal biology
and veterinary science, Penza State Agrarian
University (30 Botanicheskaya street,
Penza, Russia)

Ильин Владимир Юрьевич

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: iljin_bat@mail.ru

Il'in Vladimir Yurievich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

УДК 574.24

Ильина, Г. В.

**Биохимические аспекты взаимодействия ксилотрофных базидио-
мицетов с микроорганизмами-убиквиситами в условиях культуры /**
Г. В. Ильина, Д. Ю. Ильин, В. Ю. Ильин // Известия высших учебных заведе-
ний. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 39–49.
DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-5