

УДК 582.284:577.1

## ОСНОВНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ АНТИОКСИДАНТНОГО КОМПЛЕКСА ВЫСШИХ ГРИБОВ. ОБЗОР

© Е.С. Саврасов<sup>1</sup>, Д.В. Минаков<sup>1\*</sup>, Е.Ю. Егорова<sup>2</sup>, В.И. Маркин<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, Барнаул, 656049, Россия, MinakovD-1990@yandex.ru

<sup>2</sup> Алтайский государственный технический университет им. И.И. Ползунова, пр. Ленина, 46, Барнаул, 656038, Россия

Обзор посвящен систематизации научных данных в области антиоксидантной активности компонентов и препаратов, полученных из биомассы мицелия и плодовых тел разных представителей высших грибов. В работе освещены особенности химического состава, антиоксидантного профиля и концентрации большинства видов антиоксидантов в биомассе грибов. Представлены различные механизмы антиоксидантного действия биологически активных веществ грибов. Особое внимание уделено описанию веществам, проявляющим антиоксидантное действие – токоферолов, каротиноидов, стероидов, фенольных соединений, фенолокислот, дубильных веществ, лигнанов, стильтенов и терпенов. Показано, что состав гомологов токоферолов в одних грибах представлен преимущественно  $\alpha$ - и  $\beta$ -формами, в других – с преобладанием  $\gamma$ - и  $\delta$ -форм. Установлено, что за характерный желто-оранжевый цвет плодовых тел целого ряда видов высших грибов ответственны общеизвестные  $\beta$ -каротин, ликопин, лютеин и зеаксантины, а также специфические кантаксантины и кордиксантины. При характеристике состава стероидов высших грибов чаще всего отмечается наличие эргостерола и его производных, кампестерина и брацискастерина. В составе фенольных соединений высших грибов наиболее распространенными являются флавоноиды и фенолокислоты, а также *n*-гидроксибензойная, гентизиновая, галловая, *n*-кумаровая, бензойная, коричная, фумаровая и феруловая кислоты, определяющие антиоксидантную и другие виды активности. В составе грибов идентифицировано около 300 терпеноидов, основными в числе которых являются секвитетрены и тритерпены. Таким образом, большинство видов высших грибов, как произрастающих в естественных местообитаниях, так и выращенных биотехнологическими способами, содержат биологически активные вещества с высокой антиоксидантной активностью.

**Ключевые слова:** высшие грибы, биологически активные вещества, антиоксиданты, токоферолы, каротиноиды, стероиды, фенольные соединения, терпены.

**Для цитирования:** Саврасов Е.С., Минаков Д.В., Егорова Е.Ю., Маркин В.И. Основные представители антиоксидантного комплекса высших грибов. Обзор // Химия растительного сырья. 2026. №1. С. 45–75. <https://doi.org/10.14258/jcprm.20260117201>

### Введение

В последние десятилетия высшие грибы стали рассматриваться как пищевое сырье «нового поколения», пригодное к промышленному культивированию благодаря высокой скорости роста, продуктивности и хорошим вкусовым качествам, имеющее ценный с диетических позиций макрокомпонентный состав (низкое содержание жиров, близкий к полноценному белок, наличие пищевых волокон) и при этом способное удовлетворить ежедневные потребности человеческого организма в широком перечне микронутриентов, в том числе в исключительно «грибных» метаболитах, проявляющих антиоксидантную, противовирусную, противоопухолевую и другие типы биологической активности [1].

Одним из наиболее изученных классов веществ высших грибов являются азотсодержащие полисахариды, антиоксидантная активность которых обусловлена связыванием и удерживанием свободных радикалов в хитиновой матрице [1, 2]. В частности, этим обусловлена клинически подтвержденная способность амино-полисахаридной фракции трутовика лакированного (ганодермы, рейши; *Ganoderma lucidum* (Fr.) P. Karst.) защищать ткань мозга от повреждений активными формами кислорода [3]. Вместе с тем с активным кислородом связано множество патологических состояний и нарушений в работе целого ряда систем

\* Автор, с которым следует вести переписку.

человеческого организма [4]. Последствия окислительных процессов негативно отражаются на структуре и функционировании клеток, что сопровождается развитием многочисленных нарушений. Одной из наиболее активных форм кислорода считаются гидроксильные радикалы, способные вызывать повышенное окислительное повреждение ДНК, липидов и белков. Как следствие, все больше современных исследований направлено на выявление веществ антиоксидантного действия в составе разных видов и штаммов высших грибов, на анализ взаимосвязи их состава с выраженностью и эффективностью проявления антиоксидантных свойств продуктами переработки плодовых тел и мицелия, поскольку возможность своевременной инактивации свободных форм кислорода и так называемых свободных радикалов через питание способна обеспечить человечеству потенциал снижения риска развития таких заболеваний.

Кроме эффектов полисахаридов, проявление высшими грибами антиоксидантной активности связывают с присутствием таких важных вторичных метаболитов грибов, как жирорастворимые витамины и их предшественники (токоферолы, каротиноиды, стероиды), вещества фенольной (фенолокислоты, флавоноиды, дубильные вещества, лигнаны и стильтены) и терпеновой природы (рис. 1). Большинство из этих соединений относится к хромофорам или пигментам, обеспечивающим окраску плодовых тел и мицелия грибов, либо к их предшественникам [5]. Но, несмотря на широту приведенного перечня биологически активных соединений с подтвержденными антиоксидантными свойствами, наиболее мощными антиоксидантами высших грибов все же считаются токоферолы и фенольные соединения [6–9].

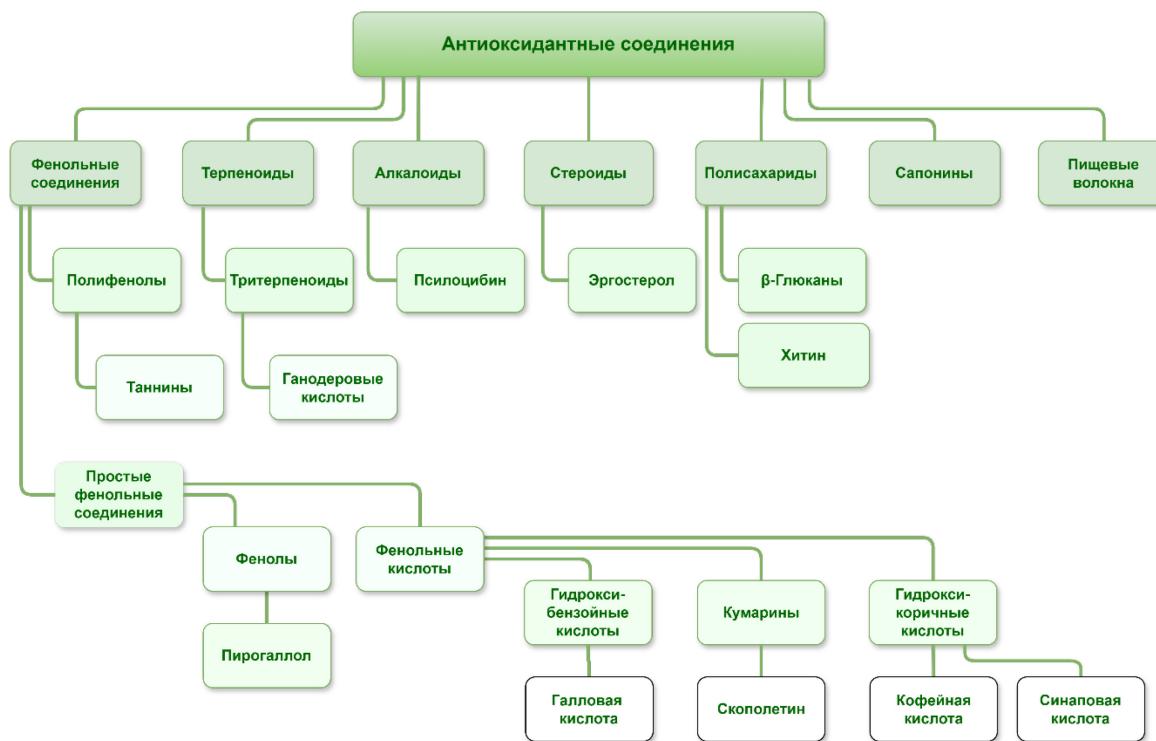


Рис. 1. Некоторые антиоксидантные соединения, входящие в состав съедобных и лекарственных грибов [10]

Ранее отмечалось, что химический состав, антиоксидантный профиль и концентрация большинства видов антиоксидантов в плодовых тела грибов зависят от процесса созревания: их уровень повышается вплоть до второй стадии созревания, после чего заметно снижается [11]. По другим данным, снижение основной категории антиоксидантов – фенольных соединений – может составлять не более 10%, оставаясь относительно постоянным до окончания всего процесса культивирования-ферментации [12]. При этом опубликованные данные о взаимосвязи между концентрацией только фенольных соединений и антиоксидантной активностью продуктов переработки грибов достаточно противоречивы, а также показано, что на антиоксидантные свойства грибов существенное влияние оказывают содержание и состав токоферолов, аскорбиновой кислоты и каротиноидов [9, 13]. Таким образом, значительный интерес представляет систематизация данных о качественном и количественном составе веществ антиоксидантной природы в отдельных

представителях высших грибов, сохранности этих компонентов в условиях воздействия различных агротехнических и технологических факторов. Одной из причин является активное обсуждение возможности использования экстрактов, полученных из плодовых тел и мицелия высших грибов, в качестве компонентов БАД и лекарственных препаратов, направленных на защиту организма от патологических последствий окислительного стресса, включая рак [12, 14].

Цель представленной работы – систематизация научных данных в области антиоксидантной активности компонентов и препаратов, полученных из плодовых тел и мицелиальной биомассы разных представителей высших грибов.

### Основная часть

Исследование антиоксидантной активности любого объекта предполагает, прежде всего, характеристику состава компонентов, обладающих антиоксидативным потенциалом, а также сопоставление результатов используемых методов оценки антиоксидантной активности. Наиболее часто исследовательский интерес привлекают антиоксиданты липидной природы – токоферолы, каротиноиды и стероиды высших грибов, выделенные из плодовых тел и мицелия преимущественно в форме водных или спиртовых экстрактов (табл. 1). С активностью этих классов веществ связывают возможность профилактики метаболического синдрома, сердечно-сосудистых, нейродегенеративных, дерматологических, хронических воспалительных и иных заболеваний, вызванных нарушениями липидного обмена и механизмов регенерации тканей [15].

Таблица 1. Биологически активные вещества грибов, обладающие антиоксидантной активностью [10, 16–19]

Вид грибов	Антиоксидантные соединения	Источник биоматериала			
1	2	3			
<i>Agaricus arvensis</i>	β-Каротин, аскорбиновая кислота, ликопин, фенольные соединения	Экстракты из плодовых тел			
<i>A. bisporus</i>	Пирогаллол, <i>L</i> -эрготионеин, $\alpha$ - и $\beta$ -глюканы, катехин, галловая кислота, рутин, кофейная кислота	Мицелий и плодовые тела, водные экстракты из плодовых тел			
<i>A. blazei</i>	Бензойная кислота, мирицетин, кверцетин, пирогаллол $\alpha$ - и $\beta$ -глюканы	Водные экстракты из мицелия и плодовых тел			
<i>A. silvicola</i>	$\beta$ -каротин, аскорбиновая кислота, ликопин, фенольные соединения	Экстракты из плодовых тел			
<i>Agrocybe cylindracea</i>	$\alpha$ -токоферол, $\beta$ -токоферол	Плодовые тела			
<i>Amanita rubescens</i>	Фенольные соединения, флавоноиды	Метанольный экстракт			
<i>Armillaria mellea</i>	Антиоксидантные вещества, аскорбиновая кислота, соединения флавоноидов и фенолов	Мицелий и культуральная жидкость			
<i>Auricularia auricula-judae</i>	Полисахариды, фенольные соединения	Плодовые тела			
<i>Boletus edulis</i>	$\beta$ -каротин, аскорбиновая кислота, флавоноиды, токоферолы	Экстракт плодовых тел			
<i>Coprinus comatus</i>	$\beta$ -каротин, аскорбиновая кислота, ликопин, фенольные соединения	Этанольный экстракт мицелия			
<i>Coriolus versicolor</i>	Галловая, <i>n</i> -кумаровая, протокатехиновая, кофейная и ванильная кислоты	Метанольный экстракт			
<i>Flammulina velutipes</i>	Галловая кислота, пирогаллол, гомогентизиновая кислота, 5-сульфосалициловая кислота, протокатехиновая кислота, кверцетин, кофейная кислота	Метанольный экстракт из плодовых тел и мицелия			
<i>Ganoderma applanatum</i>	Галловая, <i>n</i> -кумаровая, протокатехиновая, кофейная и ванильная кислоты	Метанольный экстракт			
<i>Ganoderma lucidum</i>	кверцетин, кемпферол, тритерпеноиды, полисахариды	Плодовые тела, мицелий			
<i>Grifola frondosa</i>	Фенольные соединения, $\beta$ -1,6 и $\beta$ -1,3-глюканы	Экстракт из плодовых тел			
<i>Hericium erinaceus</i>	Фенольные соединения	Экстракты из плодовых тел и мицелия			
<i>Hypholoma fasciculare</i>	Токоферолы, фенольная, аскорбиновая кислоты, флаваноиды, $\beta$ -каротин	Экстракт из плодовых тел			
<i>Inonotus obliquus</i>	<i>n</i> -гидроксибензойная кислота, кверцетин, кемпферол	Метанольный и водные экстракты из мицелия			

## Окончание таблицы 1

1	2	3
<i>Lactarius citriolens</i>	Свободные сахара, жирные кислоты, токоферолы и фенольные кислоты	Метанольный экстракт из плодовых тел
<i>Laetiporus sulphureus</i>	Галловая, <i>n</i> -кумаровая, протокатехиновая, кофейная и ванильная кислоты	Метанольный экстракт
<i>Leccinum spp</i>	Фенольные соединения, $\beta$ -каротин, ликопин	Водный и метанольные экстракты из плодовых тел
<i>Lentinula edodes</i>	Галловая, и протокатехиновая кислоты катехин, токоферолы $\beta$ -каротин, ликопин, флавоноиды	Плодовые тела, экстракт из плодовых тел
<i>Lentinus squarrosolus</i>	Бетулин А, бетулин В, бензохинон	Экстракт из плодовых тел
<i>Lenzites betulina</i>	Фосфорилэтаноламин, лизофосфатидилхолин	Экстракт из плодовых тел
<i>Lycoperdon molle</i>	Токоферолы, фенолы, флавоноиды, аскорбиновая кислота, $\beta$ -каротин	Экстракт из плодовых тел
<i>Macrolepiota mastoidea</i>	Галловая, <i>n</i> -кумаровая, протокатехиновая, кофейная и ванильная кислоты	Экстракт из плодовых тел
<i>Meripilus giganteus</i>	Галловая, <i>n</i> -кумаровая, протокатехиновая, кофейная и ванильная кислоты	Метанольный экстракт
<i>Panus tigrinus</i>	Галловая, <i>n</i> -кумаровая, протокатехиновая, кофейная и ванильная кислоты	Метанольный экстракт
<i>Phellinus igniarius</i>	Гиспидин	Плодовые тела
<i>Phellinus linteus</i>	$\beta$ -токоферол, протокатеховая кислота, галловая кислота; пирогаллол; гомогентизиновая кислота, $\alpha$ - и $\beta$ -глюканы.	Метанольные и этанольные экстракты из плодовых тел, водный экстракт из плодовых тел
<i>Pleurotus eryngii</i>	Галловая, и протокатехиновая кислоты, наргингенин, кемпферол, рутин, ресвератрол, катехин $\beta$ -глюканы, галловая кислота, гомогентизиновая кислота, наргингенин, мирицетин, токоферолы, гликопротеины, $\beta$ -D-глюканы (плеуран), лектин	Метанольный экстракт из плодовых тел
<i>Pleurotus ostreatus</i>	Токоферолы, фенольные соединения, аскорбиновая кислота, $\beta$ -каротин	Метанольный экстракт из плодовых тел
<i>Ramaria botrytis</i>	Фенольные соединения	Экстракт из плодовых тел
<i>Russula brevipes</i>	$\beta$ -каротин, аскорбиновая кислота, ликопин, фенольные соединения	Экстракт из плодовых тел
<i>Sarcodon imbricatus</i>	$\alpha$ - и $\beta$ -глюканы, фенольные соединения	Экстракт из плодовых тел
<i>Schizophyllum commune</i>	Протокатеховая кислота, бензойная кислота, <i>n</i> -гидроксибензойная кислота	Экстракт из плодовых тел
<i>Sparassis crispa</i>	Фенольные соединения, $\beta$ -каротин	Плодовые тела
<i>Suillus bovinus</i>	Токоферолы, фенольные соединения	Водный и метанольные экстракты из плодовых тел
<i>Suillus collinitus</i>	3,4-дигидроксибензальдегид, ванильная кислота, кофейная кислота, сиреневая кислота и 3,4-дигидроксибензакетон	Экстракт из плодовых тел
<i>Tremella fuciformis</i>	Токоферолы, фенольные соединения, аскорбиновая кислота, $\beta$ -каротин	Этанольные и водные экстракты
<i>Tricholoma acerbum</i>	Фенольные соединения	Экстракт из плодовых тел
<i>Volvariella volvacea</i>	Фенольные соединения	Экстракт из плодовых тел
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	Фенольные соединения, $\beta$ -каротин	Водный и метанольные экстракты из сушеных плодовых тел

Аскорбиновая кислота, каротиноиды,  $\alpha$ - и  $\beta$ -глюканы, эрготионин, фенольные соединения, полисахариды, токоферолы и многие другие вещества, содержащиеся в грибах, способны к проявлению антиоксидантной активности (АОА). Большинство этих веществ в грибах исследованы с использованием современных методов анализа – ВЭЖХ, ГХ/МС, методов ИК- и УФ-спектроскопии. Химические структуры некоторых специфичных антиоксидантов грибов представлены на рисунке 2.

Механизм антиоксидантного действия большинства компонентов заключается в том, что они выступают в качестве восстанавливающих субстратов, необходимых для детоксикации перекисных соединений, свободных радикалов и азотсодержащих форм кислорода, образующихся в клетках высших растений в процессе фотосинтеза и других метаболических процессов [20, 21].

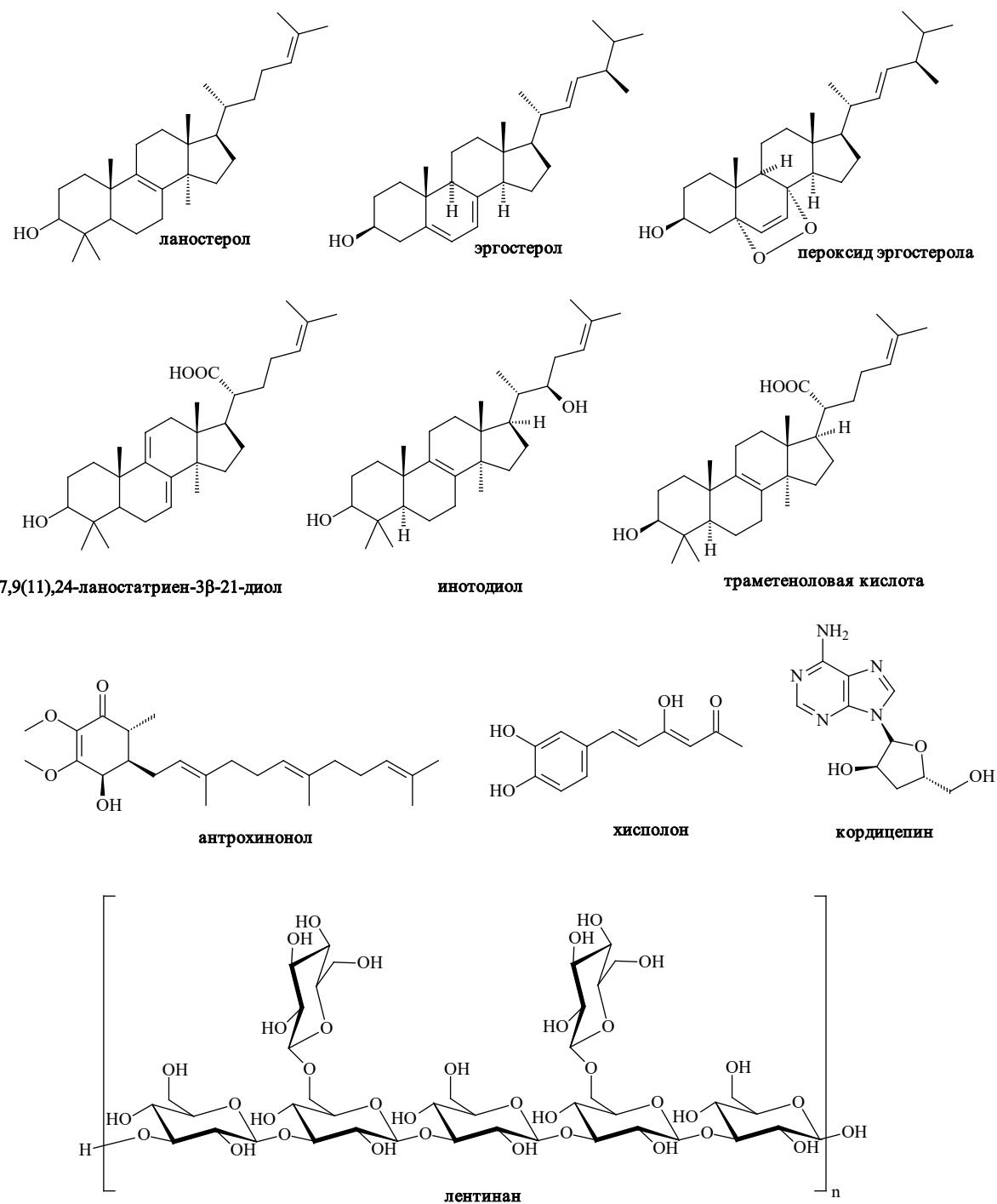


Рис. 2. Структура химических соединений, обладающих антиоксидантной активностью

Наиболее часто применяемыми способами измерения АОА биологически активных компонентов грибов являются электронный спиновый резонанс, гемолиз эритроцитов, хелатирование ионов железа и меди, методы, основанные на переносе электронов и атомов водорода, а также мониторинг активности редокс-ферментов – каталазы, глутатионпероксидазы и супероксиддисмутазы. Одной из важных характеристик антиоксидантной активности высших грибов является снижение содержания на фоне их введения в жировые продукты летучих соединений вторичного окисления [22].

**Токоферолы высших грибов.** Важнейшие биологические свойства токоферолов, выражаются в их способности снижать кровяное давление и уровень липидов в крови, снимать воспаление, проявлять нейропротекторные и иные полезные свойства, обусловлены участием этих веществ в блокировании различных форм активного кислорода и его метаболитов. Именно антиоксидантной активностью токоферолов

обеспечивается защита липопротеидов низкой плотности от окислительного стресса. Основной механизм антиоксидантного действия токоферолов состоит в «прерывании» цепных реакций перекисного окисления липидов в клеточных мембранах и различных липидных частицах. Различные гомологи токоферола способны также вступать в реакцию с гидроксильным радикалом, супероксидом и синглетным кислородом [15, 23].

Состав гомологов токоферолов в высших грибах считается типичным для растительного сырья в целом. В одних грибах представлены преимущественно  $\alpha$ - и  $\beta$ -гомологи (табл. 1), в других преобладает  $\gamma$ -токоферол, но, в целом, доля гомологов с более выраженным антиокислительным действием ( $\gamma$ - и  $\delta$ -) существенно менее значительна [7]. Как правило, сумма всех токоферолов не превышает нескольких микрограмм на 1 г веса плодового тела высших грибов. Например, общее содержание токоферолов в пяти видах грибов рода *Agaricus* (*A. silvicola*, *A. silvaticus*, *A. romagnesii*, *A. arvensis* и *A. bisporus*) варьирует от 1.16 до 3.23 мкг/г. По данным Abdelshafy и соавторов [24], самое высокое суммарное содержание токоферолов обнаружено в плодовых телах лаккарии (*Laccaria laccata*) – 8.04, миццены розовой (*Mycena rosea*) – 4.89 и клитопаксиллуса (*Clitocybe alexandri*) – 3.55 мг/г. В говорушке (*Lepista inversa*) обнаружено наибольшее количество  $\alpha$ -гомолога (0.28 мг/г), в лаккарии (*Laccaria laccata*) – наибольшее количество  $\beta$ -токоферола (7.06 мг/г), в клитопаксиллусе (*Clitocybe alexandri*) – самое значительное количество  $\gamma$ -токоферола (1.34 мг/г), в говорушке (*Lepista inversa*) – наибольшее количество  $\delta$ -токоферола – 0.64 мг/г [24]. Еще более значительно содержание  $\alpha$ -токоферола обнаружено в плодовых телах пилолистника чешуйчатого (*Neolentinus lepideus*) – 33.7 мкг/г, в то время как содержание второго по значимости гомолога –  $\gamma$ -токоферола – только 0.185 мкг/г сухого веса, а в плодовых телах древесного гриба (*Laetiporus sulfureus*) обнаружены  $\alpha$ -,  $\gamma$ - и  $\delta$ -токоферол – в количестве 1.1; 0.62 и 0.18 мкг/г сухого веса, соответственно [25]. Содержание  $\gamma$ -токоферола в таких популярных в странах Востока видах грибов, как вёшенка обыкновенная (*Pleurotus ostreatus*), рисовый гриб (*Volvariella volvacea*), ежовик гребенчатый (*Hericium erinaceus*) и шиитаке (*Lentinus edodes*) варьирует в диапазоне от 29.65±1.2 до 74.25±3.01 мкг/г сухого веса плодового тела (табл. 2) [26].

Отмечается, что более высокое содержание  $\alpha$ -токоферола характерно для грибов, выращенных в культивируемых условиях. По  $\beta$ -токоферолу существенных различий между культивируемыми и дикорастущими, в рамках одного ботанического вида, не выявлено [27].

Примечательно, что, кроме перечисленных гомологов токоферолов, в некоторых из высших грибов может присутствовать и ацетат токоферола [12], также обладающий антиоксидантным действием, но более устойчивый к окислению по сравнению с  $\alpha$ -токоферолом.

Таблица 2. Состав токоферолов дикорастущих и коммерческих грибов (в мкг/г сухого веса)

Вид грибов 1	$\alpha$ -токоферол 2	$\beta$ -токоферол 3	$\gamma$ -токоферол 4	Сумма токоферолов 5	Источник 6
				мкг/г	
<i>Agaricus campestris</i>	0.62	1.20	1.10	2.92	[29]
<i>A. citrina</i>	0.43	1.16	–	1.59	[29]
<i>A. comtulus</i>	0.55	0.96	–	1.51	[29]
<i>A. fulva</i>	0.41	1.42	–	1.83	[29]
<i>A. silvicola</i>	0.75	0.87	0.98	2.60	[29]
<i>A. arvensis</i>	0.65	1.24	1.12	3.01	[29]
<i>A. bisporus</i>	0.75	1.66	–	2.41	[27]
<i>A. silvaticus</i>	0.49	0.68	–	1.16	[27]
<i>A. silvicola</i>	1.30	1.93	–	3.23	[27]
<i>Amanita caesarea</i>	0.95	1.56	1.22	3.73	[29]
<i>Boletus edulis</i>	0.32	8.90	1.42	10.65	[27]
<i>Calocybe gambosa</i>	0.06	0.20	0.14	0.41	[27]
<i>Cantharellus cibarius</i>	0.12	0.03	0.03	0.18	[27]
<i>Cantharellus cibarius</i>	1.25	1.79	1.29	4.33	[29]
<i>Clitocybe alexandri</i>	0.04	2.17	1.34	3.55	[7]
<i>Conocybe tenera</i>	0.25	0.86	–	1.11	[29]
<i>Corticarius glaucopus</i>	0.11	0.29	0.52	0.92	[7]
<i>Craterellus cornucopioides</i>	0.24	1.55	0.08	1.87	[27]
<i>Fistulina hepatica</i>	0.12	1.73	0.41	2.26	[7]
<i>Gymnopilus junonius</i>	0.83	1.56	1.17	3.56	[29]

Окончание таблицы 2

1	2	3	4	5	6
<i>H. nivea</i>	0.41	0.70	—	1.11	[29]
<i>Hydnus repandum</i>	—	—	0.51	0.51	[7]
<i>Hygrocybe coccinea</i>	0.46	0.72	—	1.18	[29]
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	0.20	0.44	1.08	1.94	[7]
<i>Hypholoma capnoides</i>	0.17	0.19	0.35	0.71	[7]
<i>Inocybe splendens</i>	0.25	0.52	—	0.77	[29]
<i>Laccaria amethystina</i>	0.05	1.09	0.83	1.98	[7]
<i>Laccaria laccata</i>	0.35	1.17	—	1.52	[29]
<i>Laccaria laccata</i>	0.22	7.06	0.57	8.04	[7]
<i>Lactarius aurantiacus</i>	0.03	—	1.21	1.24	[7]
<i>Lactarius pubescens</i>	0.66	1.02	0.92	2.60	[29]
<i>Lactarius salmonicolor</i>	0.04	0.11	—	0.15	[7]
<i>Lentinus cladopus</i>	0.85	1.51	1.19	3.55	[29]
<i>Lepista inversa</i>	0.28	0.25	—	1.18	[7]
<i>Lepista nuda</i>	0.21	0.93	—	1.14	[29]
<i>Lepista sordida</i>	0.02	—	—	0.02	[7]
<i>Marasmius oreades</i>	0.06	0.19	1.30	1.55	[27]
<i>Mycena rosea</i>	0.11	3.86	0.92	4.89	[7]
<i>Pleurotus cystidiosus</i>	1.15	1.62	1.16	3.93	[29]
<i>R. mairei</i>	0.31	0.59	—	0.90	[29]
<i>Russula delica</i>	0.01	0.16	0.57	0.74	[7]
<i>Russula lepida</i>	0.32	0.65	—	0.97	[29]
<i>Russula vesca</i>	0.02	0.49	0.36	0.88	[7]
<i>Suillus collinitus</i>	0.06	0.22	0.55	0.83	[7]
<i>Suillus mediterraneensis</i>	0.04	0.07	—	0.11	[7]
<i>Tricholoma sulphureum</i>	0.06	0.40	0.07	0.52	[7]
мкг/100 г					
<i>Agaricus blazei</i>	77.79	—	46.47	124.25	[32]
<i>Aleurodiscus vitellinus</i>	8.09	—	—	8.09	[30]
<i>Cortinarius magellanicus</i>	30.65	59.03	—	89.68	[30]
<i>Cytaria hariotii</i>	2.98	—	—	2.98	[30]
<i>Fistulina antarctica</i>	3.08	—	—	3.08	[30]
<i>Fistulina endoxantha</i>	5.13	29.88	—	35.01	[30]
<i>Grifola gargal</i>	2.99	12.36	—	15.35	[30]
<i>Hericium coralloides</i>	30.10	—	—	110.97	[28]
<i>Hericium erinaceus</i>	46.10	54.90	11.28	112.28	[28]
<i>Hydropus dusenii</i>	—	—	—	—	[30]
<i>Lentinus edodes</i>	1.02	31.31	—	32.33	[32]
<i>Lepista nuda</i>	1.99	36.25	—	38.24	[30]
<i>Ramaria patagonica</i>	—	—	—	—	[30]
мкг/мл экстракта					
<i>Ganoderma lucidum</i>	15.2	272	68	718	[31]
<i>Pleurotus eryngii</i>	0.6	468	1.8	473	[31]
<i>Pleurotus ostreatus</i>	17.5	664	—	687	[31]

**Каротиноиды высших грибов.** Каротиноиды считаются эффективными антиоксидантами благодаря наличию в их структуре двойных связей. Поэтому отдельные виды высших грибов могут быть использованы для профилактики заболеваний, связанных с дефицитом витамина А и последствиями окислительного стресса. В отличие от токоферолов, каротиноиды грибов более разнообразны и специфичны, причем отмечаются особенности строения и состава каротиноидов как базидиомицетов, так и аскомицетов [33].

Установлено, что за характерный желто-оранжевый цвет плодовых тел целого ряда видов высших грибов ответственны общеизвестные  $\beta$ -каротин, ликопин, зеаксантин. Первые два в грибах находят наиболее часто [12, 27, 34], их выделяли (хотя и в незначительных количествах – порядка 2–3 мкг/г сухого веса гриба или 0.01–0.13 мг/100 г экстракта) даже из неокрашенных в характерный желто-оранжевый цвет плодовых тел вёшенки (*Pleurotus*), белого навозника (*Coprinus comatus*), саркодонии чешуйчатой (*Sarcodon imbricatus*) и полевого шампиньона (*Agaricus arvensis*) [12, 35]; желтые оттенки плодовых тел *Cordyceps sinensis* обусловлены повышенным содержанием лютеина [36, 37].

Подавляющее количество видов синтезирует относительно немного каротиноидов – от 0.10 (*Chaetoporus ambi quis*) до 2.67 мг/г (*Irpe x lacteus*) сухого веса грибов [38, 39]. На примере золотистой вёшенки (*Pleurotus citrinopileatus*) показано, что самое высокое содержание каротиноидов (в частности,  $\beta$ -каротина и ликопина) наблюдается на начальных фазах развития гриба [40]. В зрелых плодовых телах разных видов грибов содержание  $\beta$ -каротина может варьировать от десятых долей микрограмма до 40–55 мкг/г сухого веса гриба [11, 38, 41]. Чаще всего более высоким содержанием этого каротиноида характеризуются ярко окрашенные шляпки грибов – рамарии (*Ramaria thindii*), зеленушки (*Tricholoma equestre*), козляка (*Suillus bovinus*), ганодермы (*Ganoderma appianatum*, *Ganoderma lucidum*), трутовиков (*Laetiporus sulphureus*, *Fistulina hepatica*), некоторых видов сырорежек (*Russula gnathangensis*) и других, но бывают и исключения из данной закономерности (табл. 3). Так, характерный лимонно-желтый цвет золотистой вёшенки (*Pleurotus citrinopileatus*) обусловлен не каротиноидами, а флавоноидами [38, 40].

Однако в высших грибах встречаются и более специфичные представители этого класса антиоксидантов. В качестве такого примера можно привести кордиксантины грибов рода *Cordyceps* (более 80% от суммы каротиноидов этого гриба), отличающиеся от других кислородсодержащих каротиноидов меньшим количеством липофильных метильных групп и большим – гидроксильных заместителей [48] (рис. 3).

Антиоксидантная активность препаратов из *C. sinensis* и *C. militaris* чаще всего объясняется действием растворимых полисахаридов, аденоцина и нуклеозидподобного кордицепина [49–51], но определенный эффект, безусловно, обеспечивают и кордиксантины. В частности, в клинических исследованиях установлено, что выделенные и очищенные каротиноиды кордицепса защищают и повышают выживаемость обработанных перекисью водорода клеток человека от повреждений и апоптоза, вызванных окислительным стрессом, посредством усиления регуляции специфичных белков и ограничения выработки активных форм кислорода и малонового диальдегида (как маркера оксидативного стресса) в клетках [52]. Отмечается, что в плодовых телах *C. militaris* содержится больше каротиноидов, чем в других известных грибах – от 2.122 до 3.847 мг/г сухого веса в культивируемых условиях [36].

Таблица 3. Содержание каротиноидов в плодовых телах некоторых видов грибов

Вид гриба	Содержание каротиноидов		Источник данных
	$\beta$ -каротин	ликопин	
1	2	3	4
мкг/г			
<i>Agaricus bisporus</i>	1.95	0.91	[27]
<i>A. bisporus</i>	0.04–0.52	0.01–0.37	[11, 38]
<i>A. silvaticus</i>	5.42	2.63	[27]
<i>A. silvicola</i>	3.02	2.63	[27]
<i>Armillaria mellea</i>	0.08–0.58	0.05–0.39	[44]
<i>Boletus edulis</i>	2.73	1.14	[27]
<i>B. edulis</i>	0.01–1.35	0.02–0.26	[11]
<i>Calocybe gambosa</i>	6.41	3.30	[27]
<i>Cantharellus cibarius</i>	13.56	5.06	[27]
<i>Cantharellus cibarius</i>	0.50–5.8	0.10–1.9	[11, 27]
<i>Craterellus cornucopioides</i>	12.77	5.13	[27]
<i>Leccinum spp</i>	0.10–0.68	0.07–0.11	[11]
<i>Macrolepiota procera</i>	0.01–0.26	0.02–0.16	[11]
<i>Macrolepiota procera</i>	0.32–0.44	0.20–0.29	[44]
<i>Marasmius oreades</i>	1.99	0.54	[27]
<i>Paralepista flaccida</i>	0.30	0.23	[45]
<i>Pleurotus ostreatus</i>	0.001–0.31	0.01–0.19	[11]
<i>Ramaria thindii</i>	29.0	18.4	[41]
<i>Russula gnathangensis</i>	28.9	15.1	[41]
<i>Suillus bovinus</i>	3.38–15.25	3.46–15.39	[11]
<i>Suillus spp</i>	0.20–6.24	0.13–1.95	[11]
<i>Suillus variegatus</i>	0.02–7.73	0.05–1.22	[11]
<i>Tricholoma equestre</i>	0.44–18.65	0.001–0.12	[11]
<i>Tuber mesentericum</i>	0.10–0.23	0.001–0.08	[11]
<i>Xerocomus badius</i>	0.11–2.63	0.04–0.46	[11]
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	0.16–3.31	0.11–0.38	[11]

Окончание таблицы 3

1	2	3	4
МКГ/МГ			
<i>Agaricus bisporous</i>	74.2	49.6	[42]
<i>Auricularia auricular-judae</i>	32.04	12.68	[43]
<i>Cordyceps militaris</i>	24.51	3.42	[46]
<i>Lentinus sajor-caju</i>	5.35-6.39	2.16-3.10	[43]
<i>Lentinus squarrosulus</i>	48.15	18.32	[43]
<i>Lyophyllum decastes</i>	67.60	46.10	[42]
<i>Macrolepiota procera</i>	11.57	5.37	[43]
<i>Panus conchatus</i>	12.55	5.42	[43]
<i>Pleurotus florida</i>	49.46	31.40	[42]
<i>Polyporus tenuiculus</i>	37.10	15.02	[43]
<i>Russula delica</i>	73.60	48.90	[42]
МКГ/100 г			
<i>Agaricus campestris</i>	0.50	0.27	[29]
<i>A. citrina</i>	0.57	0.39	[29]
<i>A. comtulus</i>	0.70	0.30	[29]
<i>A. fulva</i>	0.39	0.21	[29]
<i>A. silvicola</i>	0.48	0.27	[29]
<i>A. arvensis</i>	0.75	0.38	[29]
<i>Amanita caesarea</i>	0.71	0.29	[29]
<i>Cantharellus cibarius</i>	0.79	0.33	[29]
<i>Conocybe tenera</i>	0.45	0.20	[29]
<i>Gymnopilus junonius</i>	0.70	0.31	[29]
<i>H. nivea</i>	0.38	0.22	[29]
<i>Hygrocybe coccinea</i>	0.37	0.25	[29]
<i>Inocybe splendens</i>	0.21	0.19	[29]
<i>Laccaria laccata</i>	0.40	0.30	[29]
<i>Lactarius pubescens</i>	0.47	0.33	[29]
<i>Lentinus cladopus</i>	0.75	0.30	[29]
<i>Lepista nuda</i>	0.39	0.20	[29]
<i>Pleurotus cystidiosus</i>	0.79	0.28	[29]
<i>R. mairei</i>	0.23	0.23	[29]
<i>Russula lepida</i>	0.27	0.20	[29]
МГ/100 мл			
<i>Agaricus bisporous</i>	3.06	1.07	[47]
<i>Boletus edulis</i>	0.69	0.50	[47]
<i>Chanterellus cibarius</i>	2.42	1.18	[47]
<i>Cortinarius sp</i>	1.64	1.08	[47]
<i>Hydnnum repandum</i>	3.40	2.52	[47]
<i>L. camphoratus</i>	2.02	2.35	[47]
<i>L. volemus</i>	3.30	2.24	[47]
<i>Lactarius delicious</i>	3.12	1.65	[47]
<i>Lactarius piperatus</i>	3.57	2.12	[47]
<i>Leatiporus sulphureus</i>	3.73	2.87	[47]
<i>Macrolepiota procera</i>	2.34	1.54	[47]
<i>Ramaria flava</i>	5.07	1.16	[47]

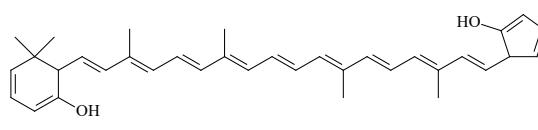
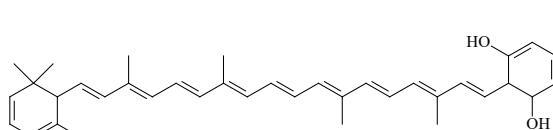


Рис. 3. Химическая структура кордиксантинов

В таком хорошо известном грибе, как лисичка обыкновенная (*Cantharellus cibarius*) также обнаружен специфичный красно-оранжевый кантаксантин, чаще встречающийся в водорослях, некоторых видах бактерий и рыб [53, 54]. Характерную окраску и общий антиоксидантный статус (TAS) лисички обыкновенной связывают с присутствием именно этого кетокаротиноида, в то время как  $\beta$ -каротин и ликопин присутствуют в плодовых телах гриба в количестве менее 6 и 2 мкг/г сухого веса соответственно [27, 53, 55].

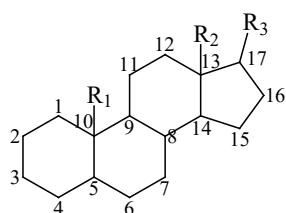
При оценке антиоксидантной активности метанольных экстрактов, выделенных из плодовых тел грибов, было установлено следующее: несмотря на то, что содержание ликопина в грибах, как правило, значительно ниже, чем содержание  $\beta$ -каротина, сам  $\beta$ -каротин не вносит заметного вклада в проявление антиоксидантной активности, в то время как ликопин вносит значительный вклад в способность экстрактов гасить активный катион-радикал 2,2'-азино-бис-3-этилбензоизазолин-6-сульфоновой кислоты (ABTS), используемый для измерения антиоксидантной способности пищевых продуктов [11]. Подобная корреляция между антиоксидантной активностью грибных экстрактов и содержанием в них ликопина отмечена и при изучении антиоксидантного потенциала рыжика обыкновенного (*Lactarius deliciosus*) в отношении перекисных соединений и активных форм азота [56].

**Стероиды высших грибов.** Растительные стероиды (стерины и станолы), по аналогии с холестерином животных, являются структурными компонентами клеточных мембран растений и грибов, и разница в выраженности их физиологических функций в организме человека обусловлена наличием (стерины) или отсутствием (станолы) двойной связи (рис. 4). Стероиды привлекают интерес ученых, прежде всего, благодаря эффекту снижения уровня холестерина: стерины и, в еще большей степени, станолы, более гидрофобны по сравнению с холестерином, благодаря чему способны вытеснить холестерин из мицеллярных структур биологических систем [57]. Избыток растительных стероидов в рационе противопоказан лишь при ситостеролемии – редком аутосомно-рецессивном заболевании, сопровождающемся усиленным всасыванием стеринов, провоцирующем гиперхолестеринемию и развитие атеросклероза [58].

К числу наиболее важных растительных стероидов традиционно относят  $\beta$ -ситостерин, кампстериин и стигмастерин (рис. 5). При характеристике состава стероидов высших грибов чаще всего отмечается наличие эргостерола и его производных [8, 51, 59], кампстерина и брассикастерина [60, 61]. Кроме этих стероидов, в составе отдельных базидио- и аскомицетов выявлено около трех десятков соединений эргостанового типа [62–64]. Многие грибные стероиды эргостанового типа представляют собой 5 $\alpha$ -спирты, содержащие другие гидроксигруппы в положении C-6, C-9 и/или C-14, ряд стероидов эргостанового типа имеют кетогруппы в положениях C-3 и C-6 [65].

Стелластерол (5,6-дигидроэргостерол) встречается во многих грибах, включая склероции трутовика зонтичного (*Polyporus umbellatus*), мицелий кордицепса китайского (*Cordyceps sinensis*) и стереума (*Stereum insigne*), плодовые тела вёшенки (*Pleurotus eryngii*), строфарии (*Stropharia rugosoannulata*), амауродермии (*Amauroderma amoiensis*, *Amauroderma subresinosum*), головача (*Lasiosphaera fenzlii*) и траметеса (*Trametes versicolor*); из плодовых тел трутовика лакированного (*Ganoderma lucidum*) стелластерол выделен в виде сложного эфира пентадеканоата [65]. Анализ кислородно-радикальной антиоксидантной способности разных компонентов съедобного паразитирующего на деревьях гриба *Meripilus giganteus* выявил самую высокую антиоксидантную активность (4.94 ммоль ТЕ/г) именно у этого стероида [66].

Андростерол (эргостатриенол), антиоксидантные эффекты которого авторы объясняют свойством повышать активность антиоксидантных ферментов – каталазы, супероксиддисмутазы и глутатионпероксидазы, найден в составе стероидов плодовых тел антродии камфарной (*Antrodia camphorata*), навозника (*Coprinus setulosus*), кордицепса (*Cordyceps militaris*), ганодермы (*Ganoderma resinaceum*) и ксилярии (*Xylaria nigripes*) [65].



холестан (C<sub>27</sub>): R<sub>1</sub>=R<sub>2</sub>=CH<sub>3</sub>, R<sub>3</sub>=CH(CH<sub>3</sub>)(CH<sub>2</sub>)<sub>3</sub>CH(CH<sub>3</sub>)<sub>2</sub>  
 прогнан (C<sub>21</sub>): R<sub>1</sub>=R<sub>2</sub>=CH<sub>3</sub>, R<sub>3</sub>=CH<sub>2</sub>CH<sub>3</sub>  
 андростан (C<sub>19</sub>): R<sub>1</sub>=R<sub>2</sub>=CH<sub>3</sub>, R<sub>3</sub>=H  
 эстран (C<sub>18</sub>): R<sub>1</sub>=H, R<sub>2</sub>=CH<sub>3</sub>, R<sub>3</sub>=H  
 гонан (C<sub>17</sub>): R<sub>1</sub>=R<sub>2</sub>=R<sub>3</sub>=H

Рис. 4. Основная структура стероидов и структуры названий стероидных основ [67]

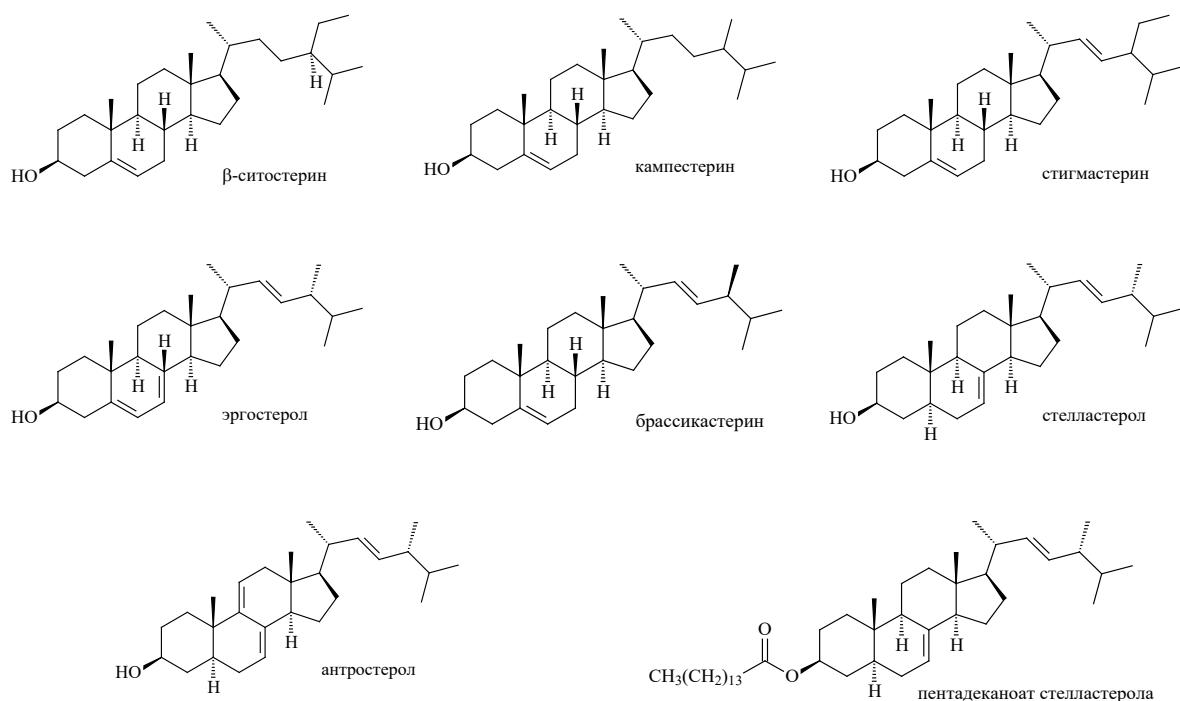


Рис. 5. Структура некоторых грибных стеролов и их производных [65]

В составе стероидов золотистой вёшенки (*Pleurotus citrinopileatus*), кроме эргостерола и различных производных эргостанового типа, обнаружены андростан,  $\gamma$ -ситостерол, ланостерол и стигмост-8(14)-ен-3 $\beta$ -ол, в общей сложности – более двух десятков стероидов различного строения; сумма эргостерола и его производных составляет 85.46% от суммы стероидов [59]. Из плодовых тел агроцибе цилиндрической (*Agrocybe aegerita*) выделен 5 $\alpha$ , 8 $\alpha$ -эпидиокси-(22E, 24R)-эргоста-6, 22-диен-3 $\beta$ ол, из трюфелей (*Tuber indicum*) – специфичный гликозид стерола, туберозид [68]. Из кальватии цитохромной (*Calvatia cyathiformis*) выделен цистистерол (8 $\beta$ -гидроксиэргоста-3-он) – гидроксикетон эргостанового типа, из спор трутовика лакированного *Ganoderma lucidum* извлечен ряд стероидов, содержащих звено 4,6,8(14),22-тетраен-3-он [65], из плодовых тел бутириболета розовоцветкового (*Butyriboletus roseoflavus*) изолирован спирозеофлостерол – 7(8 $\rightarrow$ 9)-abeо-эргостановый стероид, отличающийся уникальной спиро[4,5]декан-6-онной структурой [69], данных об антиоксидантной активности спирозеофлостерола пока нет. Стероиды редкой структуры – строфастеролы, названные так по названию гриба строфарии (*Stropharia rugosoannulata*), из которой были выделены впервые, позже обнаруженные и в плодовых тела паутинника (*Cortinarius glaucopus*) и королевской вёшенки (*Pleurotus eryngii*) [70–72].

Многие представители грибных стероидов представляют собой 5 $\alpha$ ,6 $\alpha$ -эпоксиды, имеющие гидрокси- или кетогруппу в положении C-7,  $\Delta^{8(9)}$ - или  $\Delta^{8(14)}$ -двойную связь, некоторые 5 $\alpha$ , 6 $\alpha$ -эпоксиды имеют функционализированное кольцо D. АОА этих производных стероидов протестирана различными методами, включая ингибиование выработки NO, ингибиование ацетилхолинэстеразы и  $\alpha$ -глюкозидазы [65]. В частности, биотестирование эринарола, выделенного из высущенных плодовых тел гриба-ежа (*Hericium erinaceum*) подтвердило активное ингибиование продукции NO, что объяснялось авторами присутствием в структуре грибного стероида 6,8-диоксабицикло[3,2,1]окт-2-енового фрагмента [73]. Из плодовых тел королевской вёшенки (*Pleurotus eryngii*) выделен 5,6-секостероид – эрингиацетал A, также продемонстрировавший способность активно ингибиовать выработку NO в биологических тестах [74]. Кроме перечисленного, у 8,14- и 9,11-производных секоэргостанового типа из плодовых тел вёшенки ветвистой («рог изобилия», *Pleurotus cornucopiae*) также подтверждена ингибирующая активность в отношении продукции оксида азота [75].

**Фенольные соединения высших грибов.** По данным множества научных исследований, в вытяжках и спиртовых экстрактах из высших грибов, фенольные соединения всегда являются количественно преобладающими в перечне биологически активных компонентов антиоксидантного действия [43, 76, 77]. В составе фенольных соединений высших грибов наиболее распространенными являются флавоноиды и фенолкислоты, определяющие антиоксидантную, противовоспалительную, противоопухолевую,

гипотергликемическую, антитиразиназную и противомикробную активность грибных экстрактов и извлечений. Антоцианы встречаются в очень незначительных количествах и менее чем в половине видов съедобных и лекарственных грибов [24, 68].

Именно фенольным соединениям очень часто приписывается ведущая роль в проявлении антиоксидантных эффектов грибов (в частности, наличие восстанавливающей способности и нейтрализующего действия в отношении радикалов DPPH), что объясняется способностью этих соединений относительно легко отдавать атом водорода, вступая в реакцию со свободными радикалами для стабилизации и прекращения свободнорадикальных цепных реакций. Так, отмечается, что антиоксидантная активность белых грибов (*Boletus edulis*) и подосиновиков (*Boletus aurantiacus*) обусловлена присутствием в них значительного количества флавоноидов, при сумме фенольных веществ на уровне 1.2 и 0.8 мг/г сырья соответственно [78]. Антиоксидантная активность экстрактов из плодовых тел светлоокрашенных представителей рода Млечниковые (*Lactarius*) – груздя перечного (*Lactarius piperatus*) и настоящего (*Lactarius deterrimus*), особенно в части поглощения свободных радикалов и восстанавливающей способности, а также способности уменьшать последствия окислительного стресса в целом, также связывается авторами с наличием фенольных соединений [9, 77, 79–81].

По сравнению с охарактеризованными выше антиоксидантами липидной природы, содержание фенольных соединений в грибах нередко является более значительным. В зависимости от ботанической принадлежности и условий произрастания, сумма фенольных соединений может составлять от 1–2 до 11–18 мг/г сухого вещества плодовых тел грибов [82, 83], по другим оценкам, – от 8 до 100 мг/г сухого веса и более [38, 48]. В некоторых видах агариковых обнаружено до 37 мг фенольных соединений на 1 г сырых плодовых тел [84], но максимум полифенолов обнаружен в трутовом грибе *Fomes fomentarius* – свыше 248 мг/г абсолютно сухого веса плодовых тел [38]. В одних видах накопление фенольных веществ находится в прямой корреляции с накоплением биомассы [12], в других – по мере созревания гриба содержание в нем фенольных соединений снижается, причем фиксируемое на зрелых стадиях снижение объясняется вовлечением этих молекул в защитные процессы против стрессовых факторов старения плодовых тел [40]. Сопоставление категорий съедобных и лекарственных грибов показывает, что лекарственные грибы содержат, как правило, в 1.5–2 раза больше фенольных соединений [81].

Считается, что в составе фенольных соединений грибов преобладают флавоноиды (более 50%), варьирующие в пределах от 6.4 до 303.5 мг/100 г [61], на сухое вещество – 0.9 до 3.0 мг/г [83]. В качестве исключения приводится белый навозник (*C. comatus*), в котором доля флавоноидов составляет не более 34% от суммы фенольных соединений [12].

В составе флавоноидов разных видов высших грибов обнаружены представители флаванолов (катехин в мицелии *Pleurotus ostreatus*), флавонолов (кверцетин и рутин в *Pleurotus citrinopileatus*, рутин в *Coprinus comatus*, мирицетин в *Pleurotus ostreatus*, кемпферол и изорамнетил в *Ganoderma lucidum*), флаванонов (гесперетин и нарингенин в *Ganoderma lucidum* и *Pleurotus citrinopileatus*), флавонов (хризин в *Pleurotus ostreatus*, апигенин в *Coprinus comatus*, хризин и апигенин в *Ganoderma lucidum*) [12, 40, 85–90].

Многочисленные исследования демонстрировали присутствие флавоноидов во многих видах съедобных и условно съедобных грибов. Так, в трутовике лакированном (*Ganoderma lucidum*) обнаружены представители флавонолов, флаванолов, флавонолов и стильбенов, включая кверцетин, кемпферол, гесперетин, изорамнетил, апигенин, хризин и нарингенин [90]. В лаккарии аметистовой (*Lactarius indigo*) состав флавоноидных компонентов включает катехин (0.03±0.006 мг/г сырого веса), мирицетин, процианидин, кверцетин-гексозид, изокверцетин-гексозид и кемпферол; в лаккарии желудочноной (*Laccaria ventricosum*) основными флавоноидами считаются кверцетин и мирицетин (0.07±0.006 и 0.053 мг/г массы плодового тела соответственно). В желтом рогатике (*Ramaria flava*) обнаружены производное катехина и изорамнетин – в концентрации 0.36 и 0.065 мг/г массы плодового тела соответственно, в ёдкой сыроеожке (*Russula emetic*) – катехин и кверцетин – 0.013 и 0.017 мг/г соответственно, в обабке дальневосточном (*Rugiboletus extremiorientalis*) – катехин (0.013 мг/г) и рутин (0.01 мг/г). Мирицетин является основным флавоноидным соединением, обнаруженным в семи видах грибов, включая шампиньон (*Agaricus bisporus*), белый гриб (*Boletus edulis*), рядовка майская (*Calocybe gambosa*), лисичка (*Cantharellus cibarius*), вороночник рожковидный (*Craterellus cornucopioides*), рыжик (*Lactarius deliciosus*) и вёшенка обыкновенная (*Pleurotus ostreatus*). В сизо-чёрных плодовых телах вороночника (*C. cornucopioides*) также выявлено повышенное содержание мирицетина – 0.04 мг/г массы плодового тела [24]. Катехин обнаружен в составе лисичек (*C. cibarius*,

0.006 мг/г массы тела) и шампиньонов (*Agaricus bisporus*, 0.0005 мг/г массы); в шиитаке (*Lentinus edodes*) обнаружены рутин и кверцетин – 2.1 и 0.091 мг/г, соответственно.

Важным в аспекте характеристики антиоксидантной активности высших грибов следует считать не только наличие в составе большинства из них кверцетина и катехина, обладающих повышенной способностью поглощать (гасить) свободные радикалы и активные формы кислорода, но и присутствие в составе флавоноидов некоторых видов грибов апигенина (34 мкг/100 г экстракта *C. comatus*), участвующего в ингибиовании перекисного окисления липидов мембран [12], хризина (*Pleurotus ostreatus*), разносторонность антиоксидантного действия которого проявляется в защите печени, мозга, почек и сердца от большинства известных токсинов [91] и хорошо известного в качестве антиоксиданта гиспидина. Однако для более полной характеристики состава фенольных соединений высших грибов необходимо отметить и менее известные и распространенные в природе: биологически активные вещества типа ксантона, проявляющие свойства инсектицидов и ответственные за ярко-желтый, флуоресцирующий цвет грибного мицелия, а также оранжевые мускауриновые бетаксантини, в сочетании с фиолетовым бетацианином мускапурпурином и желтым мускафлавином придающие яркую оранжево-красную пигментацию шляпке мухомора *Amanita muscaria* [5].

Как и в случае с каротиноидами, содержание суммы фенольных соединений и, в частности, содержание флавоноидов выше в шляпках грибов [11]. Многие годы предполагалось, что грибы не обладают собственной способностью синтезировать флавоноиды, а обнаруженные соединения переходят в мицелий и плодовое тело из растительного субстрата, на котором культивируют грибы [86]. Вероятно, именно этим можно объяснить различия в проявлении антиоксидантной активности одним и тем же видом грибов, выраженным на разных субстратах [92]. Но есть указание и на то, что синтез флавоноидов высшими грибами все-таки осуществляется, и этот процесс возможен в разные периоды фаз роста мицелия, а наиболее выражен к концу экспоненциальной фазы роста и при вступлении в стационарную фазу [12, 40]. И еще один интересный факт: для дикорастущих видов характерно более высокое содержание фенольных соединений, но более низкое содержание аскорбиновой кислоты по сравнению с культивируемыми [27].

В таблице 4 представлены результаты исследований по содержанию суммы фенольных веществ и флавоноидов в съедобных грибах.

Таблица 4. Содержание суммы фенольных веществ и флавоноидов в высших грибах

Виды грибов 1	Сумма фенольных в-в 2	Флавоноиды 3	Источник 4
		мкг эквивалента галловой кислоты/г сушених грибов	
<i>Agaricus bisporus</i>	1.01–5.23	0.17–2.81	[11]
<i>Boletus edulis</i>	3.61–13.01	0.52–3.86	[11]
<i>Cantharellus cibarius</i>	0.77–2.39	0.24–0.42	[11]
<i>Leccinum spp.</i>	0.94–9.63	0.14–6.70	[11]
<i>Macrolepiota procera</i>	1.95–10.30	0.75–5.13	[11]
<i>Pleurotus ostreatus</i>	1.44–5.23	0.37–0.31	[11]
<i>Suillus bovinus</i>	4.00–5.48	2.18–3.33	[11]
<i>Suillus spp</i>	4.78–6.64	1.89–3.14	[11]
<i>Suillus variegatus</i>	4.15–7.44	3.27–2.57	[11]
<i>Tricholoma equestre</i>	0.66–4.71	0.65–1.44	[11]
<i>Tuber mesentericum</i>	0.02–1.65	0.06–0.51	[11]
<i>Xerocomus badius</i>	1.82–8.67	1.23–7.74	[11]
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	3.35–12.89	1.38–5.90	[11]
	мг эквивалента галловой кислоты/г сухого экстракта	мг эквивалента кверцетина/г сухого экстракта	
<i>Agaricus bisporous</i>	617.9	62.52	[93]
<i>Armillaria mellea</i>	12.52–20.61	7.42–26.29	[44]
<i>Auricularia auricula-judae</i>	214.08	16.84	[43]
<i>Lentinus sajor-caju</i>	162.74–240.36	2.4–93.81	[43]
<i>Lentinus squarrosulus</i>	192.43	25.62	[43]
<i>Lyophyllum decastes</i>	267.0	44.82	[93]
<i>Macrolepiota procera</i>	136.21	8.66	[43]
<i>Macrolepiota procera</i>	12.24–21.46	8.61–10.98	[44]

## Продолжение таблицы 4

1	2	3	4
<i>Panus conchatus</i>	273.51	7.49	[43]
<i>Paralepista flaccida</i>	32.86	10.34	[45]
<i>Pleurotus florida</i>	240.9	39.55	[93]
<i>Pleurotus giganteus</i>	12.14–24.08	2.94–6.14	[94]
<i>Polyporus tenuiculus</i>	431.03	20.86	[43]
<i>Russula delica</i>	465.1	55.36	[93]
	мг эквивалента галловой кислоты/100 г сушених грибов	мг катехина/100 г сушених грибов	
<i>Agaricus arvensis</i>	69.78	16.04	[82]
<i>Amanita flavoconia</i>	30.31	8.89	[82]
<i>Amanita pantherina</i>	65.40	18.34	[82]
<i>Amanita virosa</i>	37.44	7.25	[82]
<i>Boletus edulis</i>	55.60	23.66	[82]
<i>Boletus frostii</i>	75.80	12.30	[82]
<i>Boletus luridus</i>	120.98	14.35	[82]
<i>Cordyceps militaris</i>	19.79	275.52	[46]
<i>Cortinarius alboviolaceus</i>	45.360	6.47	[82]
<i>Ganoderma lucidum</i>	117.49	12.77	[82]
<i>Hygrophorus sordidus</i>	36.95	7.09	[82]
<i>Hypomyces lactiflorum</i>	36.44	13.19	[82]
<i>Lactarius indigo</i>	56.50	12.267	[82]
<i>Lycoperdon perlatum</i>	72.71	13.36	[82]
<i>Ramaria flava</i>	53.75	34.57	[82]
<i>Russula emetica</i>	46.47	9.47	[82]
<i>Sarcodon imbricatus</i>	116.91	44.85	[82]
<i>Strobilomyces floccopus</i>	307.01	303.53	[82]
	мг эквивалента галловой кислоты / 100 г сушених грибов	мг эквивалента галловой кислоты / г сушених грибов	
<i>Agaricus campestris</i>	43.17	2.25	[29]
<i>A. citrina</i>	41.13	3.35	[29]
<i>A. comtulus</i>	31.16	2.18	[29]
<i>A. fulva</i>	39.16	3.11	[29]
<i>A. silvicola</i>	39.12	2.14	[29]
<i>A. arvensis</i>	55.13	2.70	[29]
<i>Amanita caesarea</i>	62.32	4.17	[29]
<i>Cantharellus cibarius</i>	63.36	4.45	[29]
<i>Conocybe tenera</i>	35.1	1.90	[29]
<i>Gymnopilus junonius</i>	53.17	3.95	[29]
<i>H. nivea</i>	19.12	2.14	[29]
<i>Hygrocybe coccinea</i>	30.11	2.98	[29]
<i>Inocybe splendens</i>	18.32	2.37	[29]
<i>Laccaria laccata</i>	39.62	2.51	[29]
<i>Lactarius pubescens</i>	51.19	3.34	[29]
<i>Lentinus cladopus</i>	55.13	3.90	[29]
<i>Lepista nuda</i>	23.37	2.47	[29]
<i>Pleurotus cystidiosus</i>	53.20	3.99	[29]
<i>R. mairei</i>	27.10	1.14	[29]
<i>Russula lepida</i>	30.76	1.98	[29]
	мг эквивалента галловой кислоты / г сушених грибов	мг эквивалента галловой кислоты / г сушених грибов	
<i>Agaricus bisporus</i>	4.49	1.73	[27]
<i>A. silvaticus</i>	8.94	3.40	[27]
<i>Agaricus silvicola</i>	6.18	2.87	[27]
<i>Boletus edulis</i>	5.03	1.75	[27]
<i>Calocybe gambosa</i>	1.70	1.18	[27]
<i>Cantharellus cibarius</i>	0.88	0.67	[27]
<i>Craterellus cornucopioides</i>	2.13	1.71	[27]
<i>Marasmius oreades</i>	3.20	2.26	[27]

## Окончание таблицы 4

1	2	3	4
	мкг эквивалент галловой кислоты / мг сухого экстракта	мкг эквивалент галловой кислоты / мг сухого экстракта	
<i>Morchella rotunda</i>	16.98	0.59	[13]
<i>M. crassipes</i>	18.59	0.47	[13]
<i>M. esculenta var. umbrina</i>	21.33	0.25	[13]
<i>M. deliciosa</i>	12.36	0.15	[13]
<i>M. elata</i>	15.36	0.30	[13]
<i>M. conica</i>	25.38	0.24	[13]
<i>M. angusticeps</i>	16.55	0.26	[13]
	мг пирокатехола /г сушених грибов	мг кверцетина /г сушених грибов	
<i>Agaricus bisporus</i>	17.60	0.11	[47]
<i>Boletus edulis</i>	19.53	0.02	[47]
<i>Chanterellus cibarius</i>	0.69	0.12	[47]
<i>Cortinarius sp</i>	3.31	0.06	[47]
<i>Hydnus repandum</i>	3.67	0.10	[47]
<i>Lactarius camphoratus</i>	4.08	0.14	[47]
<i>L. volemus</i>	9.41	0.11	[47]
<i>L. delicious</i>	12.75	0.23	[47]
<i>L. piperatus</i>	4.40	0.11	[47]
<i>Leatiporus sulphureus</i>	10.22	0.15	[47]
<i>Macrolepiota procera</i>	8.90	0.14	[47]
<i>Ramaria flava</i>	25.58	0.36	[47]
	г эквивалента галловой кислоты / 100 г сушених грибов	г эквивалента кверцетина / 100 г сушених грибов	
<i>Auricularia auricula-judae</i>	7.30	1.50	[95]
<i>Auricularia polytricha</i>	9.90	1.80	[95]
<i>Lactifluus piperatus</i>	8.10	2.10	[95]
<i>Laetiporus sulphureus</i>	16.10	9.30	[95]
<i>Lentinula edodes</i>	10.20	3.20	[95]
<i>Lentinus sajor-caju</i>	17.20	6.60	[95]
<i>Lentinus squarrosulus</i>	18.70	4.50	[95]
<i>Lentinus squarrosulus var. squarrosulus</i>	7.70	1.70	[95]
<i>Lentinus tigrinus</i>	10.10	3.70	[95]
<i>Schizophyllum commune</i>	16.40	5.60	[95]
<i>Termitomyces heimii</i>	17.40	4.70	[95]

Информация об эффективности перехода разных групп фенольных соединений в водные экстракты и извлечения органическими растворителями неоднозначна. По некоторым данным, в условиях спиртовой экстракции (этанол, метанол) из грибов извлекается существенно меньше фенольных соединений по сравнению с водной экстракцией [12, 24, 26, 84]. Как следствие, у водных экстрактов фиксируются и более высокие уровни антиоксидантной активности [85]. Вместе с тем извлечение флавоноидов из высших грибов в классических условиях экстракции этиловым спиртом, как правило, обеспечивает более высокий переход в экстракт флавоноидов [89].

**Фенолокислоты** в составе высших грибов находятся в основном в связанной форме – в виде гликозидов или в качестве структурных компонентов клеточной стенки [9, 90]. Из известных фенолокислот к наиболее часто встречающимся в составе высших грибов относятся коричная, галловая, кофейная, *n*-гидроксибензойная, *n*-кумаровая и протокатехиновая кислоты, во многих грибах отмечается присутствие фенолокислот, проявляющих противовоспалительное и/или антибактериальное действие – салициловой, гентизиновой и бензойной [24, 85]. Практически во всех видах высших грибов в значимых количествах обнаруживают также гомогентизиновую кислоту – промежуточный продукт метаболизации ароматических аминокислот [83]. Кроме перечисленных фенолокислот авторы нередко отмечают присутствие в плодовых телах фумаровой, синаповой и протокатехиновой кислот [78, 96]. В качестве основного фенольного компонента видов *Boletus edulis* и *Morchella esculenta* названа розмариновая кислота [8, 82], в *Agaricus bisporus* – эллаговая кислота, в *Boletus frostii* – синаповая и феруловая кислоты [82].

В составе фенольных соединений бразильского шампиньона (*Agaricus brasiliensis*) подтверждено присутствие *n*-гидроксибензойной, гентизиновой, галловой, *n*-кумаровой, бензойной, коричной, фумаровой и феруловой кислот, феруловая и галловая кислоты – в наиболее высоких концентрациях, 0.75 и 0.49 мг/г веса соответственно [24]. Из еще одного представителя агариковых – ежовика гребенчатого (*Hericium erinaceus*) – выделены хлорогеновая и феруловая кислоты – 0.011 и 0.008 мг/г сухого веса гриба [26]. В гиподонтии парадоксальной (трутовик, *Nyphodontia paradoxa*) как основные фенолокислоты были определены салициловая, *n*-кумаровая, сирингиновая, кофейная, 4-ОН-бензойная, протокатехиновая, синаповая и розмариновая кислоты, в плодовых телах шиитаке (*Lentinus edodes*) – галловая (0.22 мг/г веса), гентизиновая (0.087 мг/г массы веса) *n*-гидроксибензойная, галловая и кофейная кислоты, в мицелии вёшенки (*Pleurotus pulmonarius*) к основным фенольным соединениям отнесены кофейная (0.217 мг/г веса), галловая (0.066 мг/г веса) и феруловая кислоты, в рядовках основными фенолокислотами считаются бензойная – 0.032 мг/г веса в *Melanoleuca cognata* – и сирингиновая кислота – 0.034 мг/г веса в *Melanoleuca stridula* [24]. Высокие концентрации кофейной кислоты обнаруживали в составе *C. cibarius*, *A. bisporus*, *B. edulis*, *C. gambosa*, *H. marzuolus* и *L. deliciosus* (табл. 5) [97, 98].

Важно, что в составе фенольных соединений высших грибов фенолокислоты нередко перечисляются в составе основных антиоксидантов. Повышенную антиоксидантную активность в отношении свободных радикалов (DPPH) у метанольных экстрактов, полученных из плодовых тел опенка (*Armillaria mellea*) из Северного Марокко, авторы связывали именно с повышенным содержанием ванилиновой и коричной кислот – 0.198 и 0.155 мг/г сухого веса гриба [44]. Антиоксидантный потенциал редких представителей агариковых грибов (*Termitomyces heimii* и *Termitomyces tummiformis*) авторы объясняли преобладанием галловой, протокатехиновой и гентизиновой кислот [85]. В этой связи можно отметить, что самая высокая концентрация галловой кислоты (2.96±0.56 мг/г веса плодового тела) выявлена в красной сыроежке (*Russula aurora*), самое высокое содержание протокатехиновой кислоты (4.89±0.32 мг/г веса) – в сыроежке деликатесной (*Russula delica*), максимальное количество транс-коричной кислоты (0.45±0.02 мг/г веса) обнаружено в шампиньоне (*Agaricus bisporus*), а самая высокая концентрация *n*-гидроксибензойной (5.44±0.67 мг/г веса) и фумаровой кислоты (53.70±3.66 мг/г веса) – в рядовке фиолетовой (*Lepista nuda*) [24], что объясняет наличие у этих видов грибов антиоксидантных свойств. В составе фенольных соединений лисички обыкновенной обнаружены протокатехиновая кислота, *n*-гидроксибензойная кислота, ванилиновая кислота, синаповая кислота, кофейная кислота, феруловая кислота, галловая кислота, гомогентизиновая кислота, пирогаллол, мирицетин, катехин, коричная кислота [99].

Интересный факт: грибы, паразитирующие на живых деревьях – трутовики (*F. fomentarius*, *F. pinicola* и *H. annosum*), демонстрируют очень сильный антиоксидантный потенциал со значением IC<sub>50</sub> ниже 10 мг/мг DPPH•, хорошо коррелирующий с суммарным содержанием фенольных соединений. Такая корреляция, в частности, выявлена для трутовика настоящего (*F. fomentarius*), показавшего наиболее высокую антирадикальную активность (IC<sub>50</sub> 1.39 мг/мг DPPH) при самом высоком содержании фенольных компонентов [9].

Основные данные по *дубильным веществам* приведены авторами по водным или спиртовым экстрактам, в эквиваленте катехина или галловой кислоты, и подобных данных относительно немного. Вероятней всего, это можно объяснить тем, что авторы приводят свои экспериментальные данные, не выделяя дубильные вещества отдельной группой, а обобщая полученные результаты с фенолокислотами, как в источнике [24].

В пересчете на сухой вес повышенное содержание дубильных веществ обнаружено в *Pleurotus* (0.31 мг эквивалента катехина/г сухого веса), *Agaricus silvaticus*, *Hydnus rufescens* и *Meripilus giganteus* – 45.2, 48.4 и 82.4 мг эквивалента катехина/г метанольного экстракта [103]. В экстрактах шиитаке (*Lentinula edodes*) содержание конденсированных дубильных веществ варьировало от 1.23 до 3.26 мг эквивалента катехина [104]. Содержание дубильных веществ в экстракте звездчатки (*Astraeus hygrometricus*) составило 620 мг ЭГК/г веса грибов, в экстрактах вёшенок *Pleurotus ostreatus* и *Pleurotus citrinopileatus* – 3690 и 3670 мг ЭГК/г сухого веса [24].

Таблица 5. Фенольные соединения, идентифицированные в некоторых видах грибов с использованием ВЭЖХ

Фенольные соединения	<i>G. lucidum</i> , мкг/100 г [100]	<i>M. esculent</i> , мкг/100 г [100]	<i>L. edodes</i> , мкг/100 г [100]	<i>H. erinaceus</i> , мкг/г [100]	<i>B. badius</i> , мг/кг [98]	<i>P. ostreatus</i> , мг/кг [98]	<i>C. cibarius</i> , мг/кг [98]	<i>A. mellea</i> , мг/кг [102]	<i>C. versicolor</i> , мг/кг [102]	<i>F. fomentarius</i> , мг/кг [102]
Галловая кислота	—	78.18	1.24	1.269	—	10.56	—	—	—	—
Протокатеховая кислота	301.43	1715.18	—	21.34	21.38	2.52	1.54	5.13	5.45	5.45
<i>n</i> -Гидроксибензойная кислота	522.14	345.83	243.95	—	1.28	3.60	2.30	—	—	—
Катехин	72.55	—	—	—	—	0.67	—	72.14	16.87	75.02
Хлорогеновая кислота	3.74	17.32	—	—	—	0.04	—	—	—	—
Ванильная кислота	1596.02	—	209.02	614.28	—	—	3.32	1.21	32.13	13.45
Кофеиновая кислота	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6.06
Сиреневая кислота	233.68	—	97.35	17.14	—	—	—	65.73	—	32.58
Эпикатехин	—	12.85	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>n</i> -Кумаровая кислота	138.64	0.53	5.41	59.73	—	—	—	2.14	56.98	5.45
Рутин	59.17	—	4.47	12.15	—	0.19	—	3.47	1.42	—
Феруловая кислота	—	7.48	—	33.05	1.45	0.46	—	—	—	—
Бензойная кислота	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>o</i> -Кумаровая кислота	—	—	—	—	13.91	—	—	32.84	315.42	361.76
Абсцизовая кислота	—	—	0.43	—	—	—	—	—	—	—
Кверцетин	—	198.86	—	0.20	—	—	—	5.07	156.48	486.46
<i>t</i> -Коричная кислота	148.96	—	17.80	—	8.73	1.09	1.29	—	—	—
Пропилпарабен	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Синаповая кислота	—	—	—	—	1.50	2.11	3.04	—	—	—

В составе антиоксидантов высших грибов найдены и такие компоненты, как **лигнаны и стильтбены**, происхождение которых авторами связывается с переходом в мицелий из древесного субстрата [105]. Предполагается, что важную роль в переходе лигнанов в грибы могут играть сообщества микроорганизмов, ассоциированные с гифами мицелия и участвующие в разложении лигноцеллюлозных остатков растительного сырья [106]. Лигнаны и кумарины выделены из двух диких видов подберезовиков (*Leccinum scabrum*) [104], из стильтбенов в высших грибах находили ресвератрол, пикеатаннол и птеростильбен [85]. В частности, ресвератрол был одним из преобладающих фенольных компонентов в экстрактах трутовика лакированного и золотистой вёшенки [40, 90]. С повышенным содержанием как фенольных компонентов в целом, так и ресвератрола в частности связывают более медленное протекание процессов потемнения, размягчения и гниения тканей срезанных грибов, объясняя это участием фенольных веществ в регуляции окислительно-восстановительного гомеостаза, в том числе путем снижения скорости образования и накопления реакционно способных форм кислорода через подавление процесса дыхания и поддержания метаболической активности на относительно низком уровне во время хранения после срезки [107].

**Терпеновые соединения высших грибов.** В составе грибов идентифицировано около 300 терпеноидов, основными в числе которых являются секвiterпены и тритерпены [64, 108] – аристолан, бисаболаны, купарены, гирсугенолы, антракофилловая кислота, дриман, фоманнозан, стерпурраны и стерпуролы, лактран, производные илладана и другие (табл. 6, рис. 6).

Наряду с незначительным содержанием монотерпенов – таких как тимол, обладающий выраженным антиоксидантными и антибактериальными свойствами [107], мицелием высших грибов синтезируется целый ряд тритерпеноидов эргостанового и ланостанового типа, действующих как антиоксиданты, антибиотики, противовоспалительные и противоопухолевые вещества [64, 108–112]. Например, люциденовые и ганодеровые кислоты и их производные, обнаруженные в трутовике лакированном (*G. lucidum*), относятся к тритерпеноидам с антиоксидантным, противовоспалительным и антифиброзным действием [113, 114], поэтому антиоксидантные эффекты экстрактов из плодовых тел трутовика объясняются авторами сочетанием повышенных концентраций фенольных и терпеновых компонентов [90].

Таблица 6. Типы терпенов и их активность в грибах [109]

Тип терпенов	Вид грибов	Соединение	Активность
Сесквитерпеноиды	<i>P. cornucopiae</i>	Плевроспирокетал	Цитотоксическая
		Энокиподин J	Цитотоксическая
	<i>F. velutipes</i>	2,5-Купарадиен-1,4-дион	Антиоксидантная, антибактериальная
			Цитотоксическая
			Антиоксидантная
Дитерпеноиды	<i>F. velutipes</i> <i>L. subpiperatus</i>	Энокиподин Лактаролид A	Антимикробная Нет промотириющей активности
	<i>P. eryngii</i> <i>H. erinaceum</i>	Эрингиолид A Эринацин A	Цитотоксическая Антибактериальная
	<i>Tricholoma sp.</i>	Трихоломалид A Трихоломалид B Трихоломалид C	Цитотоксическая
		Метилганодерат A ацетонид n-Бутилганодерат H Метил ганодерат A Ганодеровая кислота B Ганодеровая кислота E Ганолуцидовая кислота A Ганодермадиол Ганодеровая кислота Y Ганодериол F Люцидумол B Ганодерманондиол Ганодерманонтриол Люцидадиол	Антихолинэстеразная
Тriterпеноиды	<i>G. lucidum</i>	Люциденовая кислота N Люциденовая кислота A	Антиинвазивная
		n-Бутил люциденат N n-Бутил люциденат A	Влияние на дифференцировку адипоцитов в клетках 3T3-L1
	<i>G. lucidum</i>	Ганодеровая кислота Sz	Антикомплентарная ганодериновая кислота C1
	<i>G. amboinense</i>	Ганодермацеталь Метил ганодерат C	Токсическая активность по отношению к личинкам морской креветки
	<i>G. lucidum</i> <i>G. amboinense</i>	Ганодеровая кислота DM Ганодеровая кислота X	Цитотоксическая Цитотоксическая

В определенных количествах терпеноиды встречаются практически во всех видах съедобных грибов, обуславливая характерную более или менее выраженную горчинку вкуса сырых плодовых тел: в подбересовиках (*Leccinum scabrum*), вёшенке рожковидной (*Pleurotus cornucopiae*), фламмулине бархатистой (*Flammulina velutipes*), сыроежках (*Russula lepida* и *Russula amarissima*), стробилюрусе (*Strobilurus ohshima*), агроцибе (*Agrocybe salicicola*), млечнике (*Lactarius subpurpureus*) и многих других [108, 115]. В изменении цвета мякоти плодовых тел некоторых представителей семейства сыроежковых (*Russulaceae*): рыжика настоящего (*Lactarius deliciosus*), рыжика елового (*Lactarius deterrimus*, *Gröger*), голубого млечника (*Lactarius uvidis*) и других, при срезке и измельчении также участвуют терпеноиды – сесквитерпеноиды группы азулена [5].

При повреждении плодовых тел, в том числе при механическом измельчении, структура терпеноидов грибов меняется, что объясняется действием кислорода и работой ферментов самих грибов [116].

Для сыроежек, как и для некоторых других представителей рода *Lactarius*, характерно наличие сесквитерпенов так называемогоprotoиллудан-марасманелактаранового каскада [117]. Из оранжевой сыроежки (*Lactarius aurantiacus*) выделено 13 различных фуранолактаранов, среди которых новый – 14-гидроксифуранол [116]. Дитерпеноид суиллин (рис. 6) – специфичный дитерпеноид масленка настоящего (*Suillus luteus*), проявляющий антиоксидантное действие и действующий как ингибитор ацетилхолинэстеразы и обеспечивая тем самым эффективность в терапии онкологических заболеваний, болезни Альцгеймера и т.п. [118, 119].

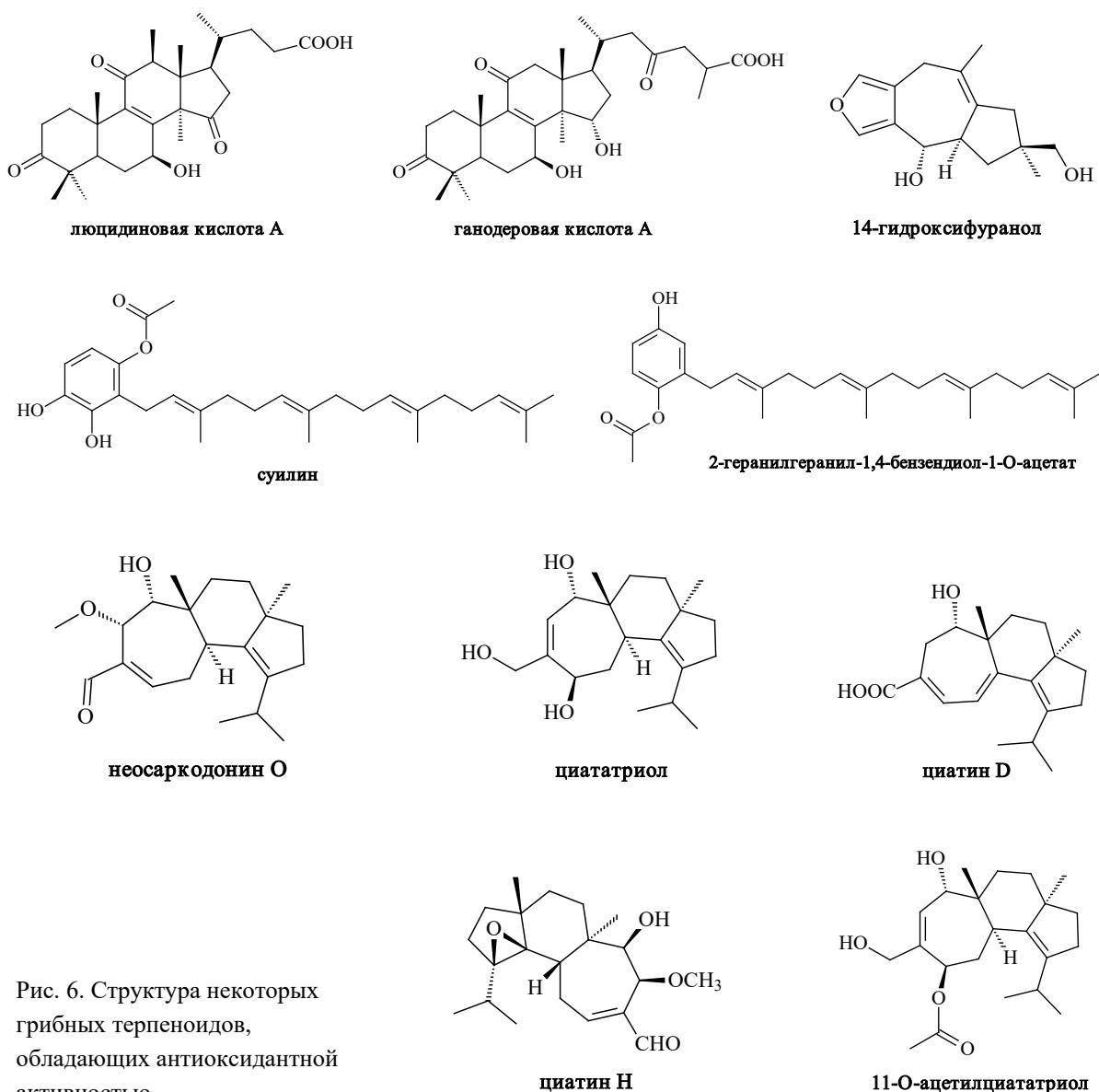


Рис. 6. Структура некоторых грибных терпеноидов, обладающих антиоксидантной активностью

Показано, что некоторые терпены высших грибов работают на ингибиование собственных ферментов, что может быть использовано при производстве новых продуктов. Например, терпены масленка (*Suillus luteus*), включая необычное производное полипренилфенола (2-геранилгеранил-1,4-бензендиол-1-O-ацетат), проявляют не только значительную активность по уничтожению свободных радикалов, но и тирозиназа-ингибирующую активность [120]. Из плодовых тел базидиомицета *Cyathus africanus* выделено пять малоизученных циатановых дитерпенов (неосаркодонин, циататриол, циатины D, H и 11-O-ацетилциатриол), проявляющих мощную ингибирующую активность в отношении продукции NO; методом DPPH-анализа обнаружена умеренная антиоксидантная активность сесквитерпеноидов *Stereum hirsutum* [112].

Механизм антиоксидантного действия большинства из перечисленных в данной статье компонентов заключается в том, что они выступают в качестве восстанавливающих субстратов, необходимых для детоксикации перекисных соединений, свободных радикалов и азотсодержащих форм кислорода, образующихся в клетках высших растений в процессе фотосинтеза и других метаболических процессов [21]. Различные антиоксидантные свойства экстракта этих видов грибов могут быть объяснены высокой способностью выделять водород, хелатировать металлы и их эффективностью в качестве хороших поглотителей супероксидов и свободных радикалов. Фенольные соединения, по-видимому, являются основными компонентами, ответственными за антиоксидантную активность экстрактов всех видов грибов. Из общеизвестных лесных грибов подберезовики могут представлять интерес благодаря высокой общей концентрации фенола,

антиоксидантной активности и аскорбиновой кислоте. В целом, для экстрактов грибов подтверждается корреляция антиоксидантной активностью и суммой фенольных соединений [82].

Подводя итог обобщению данных о составе биологически активных соединений антиоксидантного действия, необходимо отметить, что в плодовых телях некоторых высших грибов обнаруживали также эр-готионин, обеспечивающий до 25% общей антиоксидантной способности некоторых видов грибов [121], и аскорбиновую кислоту – по некоторым оценкам, в количествах от 0.01–0.03 до 0.87 мг/г полученных из грибов жидких концентрированных экстрактов [12, 27], или на уровне 22.1 мг и 27.4 мг на 100 г сухого веса соответственно в плодовых телях (грибов *Boletus edulis* и *Xerocomus badius*) [122].

На практике часто используется термин «антиоксидантной статус» организма, под которым понимается состояние уровня антиоксидантно-прооксидантного баланса. Для характеристики антиоксидантного статуса используется целый ряд показателей: активность основных ферментов антиоксидантной защиты, содержание отдельных категорий антиоксидантов, общая АОА экстрактов или гомогенатов тканей и биологических жидкостей (например, сыворотки крови), АОА липидов, содержание продуктов перекисного окисления липидов, жирнокислотный состав липидов, соотношение отдельных фракций фосфолипидов и другие показатели. Таким образом, оценка антиоксидантного статуса организма представляется очень сложной задачей. Для более детального понимания механизмов действия биологически активных веществ высших грибов на антиоксидантной статус организма требуется комплексное исследование химического состава мицелия и плодовых тел.

Антиоксидантная активность высших грибов и продуктов их переработки имеет как неферментативную, так и ферментативную природу. Неферментативная природа этой активности обусловлена составом специфичных веществ вторичного синтеза, охарактеризованных выше. Ферментативная природа антиоксидантной активности объясняется наличием и активностью таких ферментов, как каталаза, супероксиддисмутаза, глутатионпероксидаза, глутатионредуктаза, глутатион S-трансфераза, аскорбатпероксидаза, а также способностью ингибировать тирозиназу [120, 123, 124]. Активность DPPH (2,2-дифенил-1-пирилгидразила) достоверно коррелирует с общим содержанием фенольных соединений в съедобных грибах, в то время как в лекарственных грибах наблюдалась значительная корреляция между активностью SOD (способность супероксиддисмутазы защищать клетки организма от повреждающего действия свободных радикалов) и общей концентрацией фенольных соединений, при этом средние значения SOD для съедобных и лекарственных грибов считаются сопоставимыми [81].

### **Заключение**

На протяжении столетий грибы ценятся во всем мире не только за их кулинарные качества, но и за питательные и терапевтические свойства. Исследование биологически активных веществ мицелия и плодовых тел высших грибов показало, что они являются перспективным сырьем для получения продуктов с высокой антиоксидантной активностью. Особый интерес исследователей к высшим грибам можно объяснить наличием антиоксидантов с высоковыраженной способностью к обрыву цепи свободнорадикального окисления и очень ценных протекторных соединений, предохраняющих клеточные мембранны при стрессовых воздействиях. К основным механизмам антиоксидантного действия биологически активных веществ грибов относятся общее улавливание радикалов (TRAP), снижение активности ионов трехвалентного железа (FRAP), 2,2'-азино-бис-(этилбензтиазолин-6 сульфоновой кислоты (ABTS), дифенил пирилгидразил (DPPH), а также способность поглощения радикалов кислорода (ORAC). Некоторые представители высших грибов характеризуются высоким содержанием полисахаридов, протеогликанов, терпенов, фенольных соединений, каротиноидов, токоферолов, стероидов, дубильных и многих других биологически активных веществ. Среди них полисахариды и фенольные соединения являются наиболее часто встречающимися в грибах, которым приписывают множество биологически активных свойств. Обширные терапевтические свойства грибов до сих пор полностью не изучены. Подробные механизмы воздействия биологически активных веществ грибов на организм человека все еще требуют длительных клинических исследований для подтверждения их физиологических эффектов, безопасности использования и дозировки. Недостаточно данных, чтобы определить, какие антиоксидантные вещества более эффективны и имеют более высокий профиль безопасности, грибные экстракты и их очищенные фракции. Необходимо провести дополнительные исследования, чтобы получить более глубокое представление об антиоксидантной активности различных видов грибов и о том, как создавать из активных метаболитов пищевые добавки и лекарственные препараты.

Проведенный обзор показал перспективность получения и применения биологически активных веществ из мицелия и плодовых тел высших грибов в качестве источников антиоксидантов для создания ценных продуктов в различных отраслях промышленности – пищевой, фармацевтической и косметической.

#### Финансирование

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Алтайского государственного университета и Алтайского государственного технического университета имени И.И. Ползунова. никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### Открытый доступ

Эта статья распространяется на условиях международной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая разрешает неограниченное использование, распространение и воспроизведение на любом носителе при условии, что вы дадите соответствующие ссылки на автора(ов) и источник и предоставите ссылку на Лицензию Creative Commons и укажете, были ли внесены изменения.

#### Список литературы

1. Khan A.A., Lu L.-X., Yao F.-J., Fang M., Wang P., Zhang Y.-M., Meng J.-J., Ma X.-X., He Q., Shao K.-S., Wei Y.-h., Xu B. Characterization, antioxidant activity, and mineral profiling of *Auricularia cornea* mushroom strains // *Frontiers in Nutrition*. 2023. Vol. 10. 1167805. <https://doi.org/10.3389/fnut.2023.1167805>.
2. Deveci E., Çayan F., Tel-Çayan G., Duru M.E. Structural characterization and determination of biological activities for different polysaccharides extracted from tree mushroom species // *Journal of Food Biochemistry*. 2019. Vol. 43, no. 9. e12965. <https://doi.org/10.1111/jfbc.12965>.
3. Lee J.M., Kwon H., Jeong H., Lee J.W., Lee S.Y., Baek S.J., Surh Y.J. Inhibition of lipid peroxidation and oxidative DNA damage by *Ganoderma lucidum* // *Phytotherapy Research*. 2001. Vol. 15, no. 3. Pp. 245–249. <https://doi.org/10.1002/ptr.830>.
4. Петрова Е.С. Шварц Я.Ш. Противоинфекционная, антиоксидантная и противовоспалительная активности веществ из гриба *Ganoderma lucidum* // Дальневосточный медицинский журнал. 2018. С. 135–141.
5. Velišek J., Cejpek K. Pigments of higher fungi – a review // *Czech Journal of Food Sciences*. 2011. Vol. 29, no. 2. Pp. 87–102.
6. Elmastas M., Isildak O., Turkekul I., Temur N. Determination of antioxidant activity and antioxidant compounds in wild edible mushrooms // *Journal of Food Composition and Analysis*. 2007. Vol. 20, no. 3-4. Pp. 337–345. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2006.07.003>.
7. Heleno S., Barros L., Sousa M., Martins A., Ferreira I. Tocopherols composition of Portuguese wild mushrooms with antioxidant capacity // *Food Chemistry*. 2010. Vol. 119, no. 4. Pp. 1443–1450. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2009.09.025>.
8. Vamanu E., Nita S. Antioxidant capacity and the correlation with major phenolic compounds, anthocyanin, and tocopherol content in various extracts from the wild edible *Boletus edulis* mushroom // *BioMed Research International*. 2013. Vol. 2013. 313905. <https://doi.org/10.1155/2013/313905>.
9. Nowacka N., Nowak R., Drozd M., Olech M., Los R., Malm A. Antibacterial, antiradical potential and phenolic compounds of thirty-one polish mushrooms // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, no. 10. e0140355. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140355>.
10. Qutaibi Al M., Kagne R.S. Exploring the phytochemical compositions, antioxidant activity, and nutritional potentials of edible and medicinal mushrooms // *International Journal of Microbiology*. 2024. Vol. 2024. 6660423. <https://doi.org/10.1155/2024/6660423>.
11. Robaszkiewicz A., Bartosz G., Ławrynowicz M., Soszyński M. The role of polyphenols, β-carotene, and lycopene in the antioxidative action of the extracts of dried, edible mushrooms // *Journal of Nutrition and Metabolism*. 2010. 173274. <https://doi.org/10.1155/2010/173274>.
12. Vamanu E. Antioxidant properties of mushroom mycelia obtained by batch cultivation and tocopherol content affected by extraction procedures // *BioMed Research International*. 2014. Vol. 2014. 974804. <https://doi.org/10.1155/2014/974804>.
13. Gursoy N., Sarikurkcu C., Cengiz M., Solak M.H. Antioxidant activities, metal contents, total phenolics and flavonoids of seven *Morchella* species // *Food and Chemical Toxicology*. 2009. Vol. 47, no. 9. Pp. 2381–2388. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2009.06.032>.
14. Kumar K., Mehra R., Guiné R.P.F., Lima M.J., Kumar N., Kaushik R., Ahmed N., Yadav A.N., Kumar H. Edible mushrooms: a comprehensive review on bioactive compounds with health benefits and processing aspects // *Foods*. 2021. Vol. 10, no. 12. 2996. <https://doi.org/10.3390/foods10122996>.
15. Miazek K., Beton K., Sliwinska A., Brożek-Płuska B. The effect of β-carotene, tocopherols and ascorbic acid as antioxidant molecules on human and animal *in vitro* / *in vivo* studies: A review of research design and analytical techniques used // *Biomolecules*. 2022. Vol. 12, no. 8. 1087. <https://doi.org/10.3390/biom12081087>.

16. Sanchez C. Reactive oxygen species and antioxidant properties from mushrooms // Synthetic and Systems Biotechnology. 2017. Vol. 2. Pp. 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.synbio.2016.12.001>.
17. Sajon S., Sana S., Rana S., Rahman M., Nishi Z. M. Mushrooms: Natural factory of anti-oxidant, anti- inflammatory, analgesic and nutrition // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. 2018. Vol. 7, no. 1. Pp. 464–475. <https://doi.org/10.1016/j.synbio.2016.12.001>.
18. Chun S., Gopal J., Muthu M. Antioxidant activity of mushroom extracts / polysaccharides – their antiviral properties and plausible antiCOVID-19 properties // Antioxidants. 2021. Vol. 10, no. 12. 1899. <https://doi.org/10.3390/antiox10121899>.
19. Podkowa A., Kryczyk-Poprawa A., Opoka W., Muszynska B. Culinary-medicinal mushrooms: a review of organic compounds and bioelements with antioxidant activity // European Food Research and Technology. 2021. Vol. 247, no. 12. Pp. 513–533. <https://doi.org/10.1007/s00217-020-03646-1>.
20. Naim J.M. A review on mushrooms as a versatile therapeutic agent with emphasis on its bioactive constituents for anticancer and antioxidant potential // Exploration of Medicine. 2024. Vol. 5. Pp. 312–330. <https://doi.org/10.37349/emed.2024.00222>.
21. Xu D., Zhou F., Wenzhong H., Feng K., Chen C., Jiang A. Mechanism underlying sodium isoascorbate inhibition of browning of fresh-cut mushroom (*Agaricus bisporus*) // Postharvest Biology and Technology. 2020. Vol. 173, no. 3. 111357. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2020.111357>.
22. Mariani M.E., Juncos N.S., Grosso N.R., Olmedo R.H. Use of mushrooms as antioxidants in a lipid oxidation model under indirect and direct oxidation tests: ethanolic extracts of *Ganoderma resinaceum* and *Phlebopus bruchii* // Journal of the Science of Food and Agriculture. 2024. Vol. 104, no. 11. Pp. 6706–6713. <https://doi.org/10.1002/jsfa.13497>.
23. Niki E., Noguchi N. Antioxidant action of vitamin E *in vivo* as assessed from its reaction products with multiple biological oxidants // Free Radical Research. 2021. Vol. 55, no. 4. Pp. 352–363. <https://doi.org/10.1080/10715762.2020.1866181>.
24. Abdelshafy A.M., Belwal T., Liang Z., Wang L., Li D., Luo Z., Li L. A comprehensive review on phenolic compounds from edible mushrooms: Occurrence, biological activity, application and future prospective // Critical Reviews in Food Science and Nutrition. 2022. Vol. 62, no. 22. Pp. 6204–6224. <https://doi.org/10.1080/10408398.2021>.
25. Petrović J., Stojković D., Reis F.S., Barros L., Glamočlija J., Ćirić A., Ferreira I.C., Soković M. Study on chemical, bioactive and food preserving properties of *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murr // Food & Function. 2014. Vol. 5, no. 7. Pp. 1441–1451. <https://doi.org/10.1039/c4fo00113c>.
26. Sharif S., Rashid S., Atta A., Irshad A., Riaz M., Shahid M., Mustafa G. Phenolics, tocopherols and fatty acid profiling of wild and commercial mushrooms from Pakistan // Journal of Biological Regulators and Homeostatic Agents. 2018. Vol. 32, no. 4. Pp. 863–867.
27. Barros L., Cruz T., Baptista P., Estevinho L.M., Ferreira I.C. Wild and commercial mushrooms as source of nutrients and nutraceuticals // Food and Chemical Toxicology. 2008. Vol. 46, no. 8. Pp. 2742–2747. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2008.04.030>.
28. Haleno S.H., Barros L., Martins A., Queiroz R. P., Morales P., Fernandez-Ruiz V., Ferreira C.F. Chemical composition, antioxidant activity and bioaccessibility studies in phenolic extracts of two *Hericium* wild edible species // LWT – Food Science and Technology. 2015. Vol. 63. Pp. 475–481. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2015.03.040>.
29. Sharma S.K., Gautam N. Chemical, bioactive, and antioxidant potential of twenty wild culinary mushroom species // BioMed Research International. 2015. Vol. 2015. 346508. <https://doi.org/10.1155/2015/346508>.
30. Toledo C.V., Barroetavena C., Fernandes A., Barros L., Ferreira I. Chemical and antioxidant properties of wild edible mushrooms from native *nothofagus* spp. Forest, Argentina // Molecules. 2016. Vol. 21, no. 9. 1201. <https://doi.org/10.3390/molecules21091201>.
31. Bouzgarrou C., Amara K., Reis F.S., Barreira J. Incorporation of tocopherol-rich extracts from mushroom mycelia in yogurt // Food & Function. 2018. Vol. 9, no. 6. Pp. 3166–3172. <https://doi.org/10.1039/C8FO00482J>.
32. Carneiro A., Ferreira S., Duenas M., Barros L., Silva R., Gomes E., Santos-Buelga M. Chemical composition and antioxidant activity of dried powder formulations of *Agaricus blazei* and *Lentinus edodes* // Food Chemistry. 2013. Vol. 138, no. 4. Pp. 3166–3172. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.12.036>.
33. Yang Y., Bu N., Wang S., Zhang J., Wang Y., Dong C. Carotenoid production by caterpillar medicinal mushrooms, *Cordyceps militaris* (*Ascomycetes*), under different culture conditions // International Journal of Medicinal Mushrooms. 2020. Vol. 22, no. 12. Pp. 1191–1201. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2020036685>.
34. Joshi M., Sagar A., Kanwar S.S., Singh S. Anticancer, antibacterial and antioxidant activities of *Cordyceps militaris* // Indian Journal of Experimental Biology. 2019. Vol. 57. Pp. 15–20.
35. Barros L., Ferreira M.-J., Queirós B., Ferreira I., Baptista P. Total phenols, ascorbic acid,  $\beta$ -carotene and lycopene in Portuguese wild edible mushrooms and their antioxidant activities // Food Chemistry. 2007. Vol. 103, no. 2. Pp. 413–419. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.07.038>.
36. Yang T., Sun J., Lian T., Wang W., Dong C.-H. Process optimization for extraction of carotenoids from medicinal caterpillar fungus, *Cordyceps militaris* (*Ascomycetes*) // International journal of medicinal mushrooms. 2014. Vol. 16, no. 2. Pp. 125–135. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushr.v16.i2.30>.
37. Jing Z., Shui H., Lan Y., Zi W., Wang Y., Wang Q. Composition and characterization of cordyxanthins from *Cordyceps militaris* fruit bodies // Journal of Functional Foods. 2013. Vol. 5, no. 3. Pp. 1450–1455. <https://doi.org/10.1016/j.jff.2013.06.002>.

38. Fedotov O.V., Veligodska A.K. Search producers of polyphenols and some pigments among basidiomycetes // *Biotechnologia Acta*. 2014. Vol. 7, no. 1. Pp. 110–116.
39. Tripathy S.S., Rajoriya A., Mahapatra A., Gupta N. Biochemical and antioxidant properties of wild edible mushrooms used for food by tribal of Eastern India // *International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences*. 2016. Vol. 8, no. 4. Pp. 194–199.
40. Nattoh G., Gatebe E., Musieba F., Mathara J. Bioprospecting optimal phenology for bioactive molecules in native golden yellow *Pleurotus citrinopileatus* Singer // *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*. 2016. Vol. 6, no. 2. Pp. 132–142. <https://doi.org/10.1016/j.apjtb.2015.10.012>.
41. Paul C., Das N. Comparative study of bio-chemicals and antioxidant activities of two wild edible mushrooms *Russula gnathangensis* and *Ramaria thindii* from Sikkim Himalayas, India // *Mushroom Research*. 2021. Vol. 30, no. 1. Pp. 41–48. <https://doi.org/10.36036/MR.30.1.2021.107098>.
42. Ambaye T.G. Antioxidant and Anti-inflammatory Properties of Cultivated Mushrooms Grown in Mekelle City Tigray Ethiopia // *International Journal of Food Sciences and Nutrition*. 2015. Vol. 4, no. 5. Pp. 578–583. <https://doi.org/10.11648/j.ijnfs.20150405.20>.
43. Hussein J.M., Tibuhwa D.D., Mshandete A.M., Kivaisi A.K. Antioxidant properties of seven wild edible mushrooms from Tanzania // *African Journal of Food Science*. 2015. Vol. 9, no. 9. Pp. 471–479. <https://doi.org/10.5897/AJFS2015.1328>.
44. Erbiai E.H., da Silva L.P., Saidi R., Lamrani Z., da Silva J.C.E., Maouni A. Chemical composition, bioactive compounds, and antioxidant activity of two wild edible mushrooms *Armillaria Mellea* and *macrolepiota procera* from two countries (Morocco and Portugal) // *Biomolecules*. 2021. Vol. 11. 575. <https://doi.org/10.3390/biom11040575>.
45. Erbiai E.H., Maouni A., Silva L.P., Saidi R., Legssyer M. Antioxidant properties, bioactive compounds contents, and chemical characterization of two wild edible mushroom species from Morocco: *Paralepista flaccida* (Sowerby) Vizzini and *Lepista nuda* (Bull.) cooke // *Molecules*. 2023. Vol. 28, no. 3. 1113. <https://doi.org/10.3390/molecules28031123>.
46. Choi E.J., Park B., Lee J., Kim J. Anti-atopic dermatitis properties of *Cordyceps militaris* on TNF $\alpha$ /IFN $\gamma$ -stimulated HaCaT cells and experimentally induced atopic dermatitis in mice // *Physical Activity and Nutrition*. 2020. Vol. 24, no. 4. Pp. 7–14. <https://doi.org/10.20463/pan.2020.0022>.
47. Ozen T., Darcan C., Aktop O., Turkekul I. Screening of antioxidant, antimicrobial activities and chemical contents of edible mushrooms wildly grown in the Black Sea region of Turkey // *Combinatorial Chemistry & High Throughput Screening*. 2011. Vol. 14, no. 2. Pp. 72–74. <https://doi.org/10.2174/138620711794474079>.
48. Kopylchuk H., Voloshchuk O., Pasailiuk M. Comparison of total amino acid compositions, total phenolic compounds, total flavonoid content,  $\beta$ -carotene content and hydroxyl radical scavenging activity in four wild edible mushrooms // *Italian Journal of Mycology*. 2023. Vol. 52, no. 1. Pp. 112–125. <https://doi.org/10.6092/issn.2531-7342/16457>.
49. Phull A.-R., Ahmed M., Park H.-J. *Cordyceps militaris* as a bio functional food source: pharmacological potential, anti-inflammatory actions and related molecular mechanisms // *Microorganisms*. 2022. Vol. 10, no. 2. 405. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10020405>.
50. He M.T., Lee A.Y., Park C.H., Cho E.J. Protective effect of *Cordyceps militaris* against hydrogen peroxide-induced oxidative stress *in vitro* // *Nutrition Research and Practice*. 2019. Vol. 13, no. 4. Pp. 279–285. <https://doi.org/10.4162/nrp.2019.13.4.279>.
51. Sharma H., Sharma N., An S.S.A. Unique bioactives from zombie fungus (*Cordyceps*) as promising multitargeted neuroprotective agents // *Nutrients*. 2023. Vol. 16, no. 1. 102. <https://doi.org/10.3390/nu16010102>.
52. Lan L., Wang S., Duan S., Zhou X., Li Y. *Cordyceps militaris* carotenoids protect human retinal endothelial cells against the oxidative injury and apoptosis resulting from H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> // *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*. 2022. Vol. 2022, no. 13. 1259093. <https://doi.org/10.1155/2022/1259093>.
53. Haxo F. Carotenoids of the mushroom *Cantharellus cinnabarinus* // *Botanical Gazette*. 1950. Vol. 112, no. 2. Pp. 228–232. <https://doi.org/10.1086/335653>.
54. Rebelo B., Farrona S., Ventura R., Abrantes R. Canthaxanthin, a red-hot carotenoid: applications, synthesis, and biosynthetic evolution // *Plants*. 2020. Vol. 9, no. 8. 1039. <https://doi.org/10.3390/plants9081039>.
55. Sevindik M. Wild edible mushroom *Cantharellus cibarius* as a natural antioxidant food // *Turkish Journal of Agriculture – Food Science and Technology*. 2019. Vol. 7, no. 9. Pp. 1377–1381. <https://doi.org/10.24925/turjaf.v7i9.1377-1381.2644>.
56. Bozdoğan A., Ulukanlı Z., Bozok F., Eker T., Doğan H.H., Büyükkalaca S. Antioxidant potential of *Lactarius deliciosus* and *Pleurotus ostreatus* from Amanos Mountains // *Advancements in Life Sciences*. 2018. Vol. 5, no. 3. Pp. 113–120.
57. Хучиева М.А., Перова Н.В., Ахмеджанов Н.М. Растительные стерины и станолы как пищевые факторы, снижающие гиперхолестеринемию путем ингибиования всасывания холестерина в кишечнике // Кардиоваскулярная терапия и профилактика. 2011. Т. 10, №6. С. 124–132.
58. Федотова В.В. Растительные стерины и станолы, снижающие уровень холестерина липопротеинов низкой плотности // Человек и его здоровье. 2022. Т. 25, №2. С. 97–104. <https://doi.org/10.21626/vestnik/2022-2/10>.
59. Тарнопольская В.В., Васюк А.Е., Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Вещества липидной природы глубинной культуры ксилотрофного базидиомицета (*Pleurotus citrinopileatus*) // Хвойные бореальной зоны. 2015. Т. 33, №5-6. С. 305–309.
60. Sapozhnikova Y., Byrdwell W.C., Lobato A., Romig B. Effects of UV-B radiation levels on concentrations of phytosterols, ergothioneine, and polyphenolic compounds in mushroom powders used as dietary supplements // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2014. Vol. 62, no. 14. Pp. 3034–3042. <https://doi.org/10.1021/jf403852k>.

61. Phillips K.M., Ruggio D.M., Horst R.L., Minor B., Simon R.R., Feeney M.J., Byrdwell W.C., Haytowitz D.B. Vitamin D and sterol composition of 10 types of mushrooms from retail suppliers in the United States // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2011. Vol. 59, no. 14. Pp. 7841–7853. <https://doi.org/10.1021/jf104246z>.
62. Yaoita Y., Kikuchi M., Machida K. Terpenoids and sterols from some Japanese mushrooms // Natural product communications. 2014. Vol. 9. Pp. 419–426. <https://doi.org/10.1177/1934578X1400900332>.
63. Kikuchi T., Motoyashiki N., Yamada T., Shibatani K., Ninomiya K., Morikawa T., Tanaka R. Ergostane-type sterols from king trumpet mushroom (*Pleurotus eryngii*) and their inhibitory effects on aromatase // International Journal of Molecular Sciences. 2017. Vol. 18, no. 11. 2479. <https://doi.org/10.3390/ijms18112479>.
64. Lee S.R., Choi J.H., Ryoo R., Kim J.C., Pang C., Kim S.H., Kim K.H. Ergostane-type steroids from Korean wild mushroom *Xerula furfuracea* that control adipocyte and osteoblast differentiation // Journal of Microbiology and Biotechnology. 2020. Vol. 30, no. 11. Pp. 1769–1776. <https://doi.org/10.4014/jmb.2006.06013>.
65. Zhabinskii V.N., Drasar P., Khripach V.A. Structure and biological activity of ergostane-type steroids from fungi // Molecules. 2022. Vol. 27, no. 7. 2103. <https://doi.org/10.3390/molecules27072103>.
66. Sárközy A., Béni Z., Dékány M., Zomborszki Z.P., Rudolf K., Papp V., Hohmann J., Ványolós A. Cerebrosides and steroids from the edible mushroom *Meripilus giganteus* with antioxidant potential // Molecules. 2020. Vol. 25, no. 6. 1395. <https://doi.org/10.3390/molecules25061395>.
67. Nassiri N., Faramarzi M. Recent developments in the fungal transformation of steroids // Biocatalysis and Biotransformation. 2015. Vol. 33, no. 1. Pp. 1–28. <https://doi.org/10.3109/10242422.2015.1022533>.
68. Prajapati D., Bhatt A., Gupte S., Gupte A. Mushroom secondary metabolites: chemistry and therapeutic applications // International Journal of Pharmaceutical Sciences and Research. 2021. Vol. 12, no. 11. Pp. 5677–5689. [https://doi.org/10.13040/IJPSR.0975-8232.12\(11\).5677-89](https://doi.org/10.13040/IJPSR.0975-8232.12(11).5677-89).
69. Su L.H., Geng C.A., Li T.Z., Huang X.Y., Ma Y.B., Zhang X.M., Wu G., Yang Z.L., Chen J.J. Spiroseoflosterol, a rearranged ergostane-steroid from the fruiting bodies of *Butyriboletus roseoflavus* // Journal of Natural Products. 2020. Vol. 83, no. 5. Pp. 1706–1710. <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.9b01282>.
70. Wu J., Tokuyama S., Nagai K., Yasuda N., Noguchi K., Matsumoto T., Hirai H., Kawagishi H. Strophasterols A to D with an unprecedented steroid skeleton: from the mushroom *Stropharia rugosoannulata* // Angewandte Chemie. Int. Ed. Engl. 2012. Vol. 51, no. 43. Pp. 10820–10822. <https://doi.org/10.1002/anie.201205351>.
71. Aung H.T., Porta A., Clericuzio M., Takaya Y., Vidari G. Two new ergosterol derivatives from the basidiomycete *Corticarius glaucopus* // Chemistry and Biodiversity. 2017. Vol. 14, no. 5. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201600421>.
72. Kikuchi T., Isobe M., Uno S., In Y., Zhang J., Yamada T. Strophasterols E and F: rearranged ergostane-type sterols from *Pleurotus eryngii* // Bioorg Chem. 2019. Vol. 89. 103011. <https://doi.org/10.1016/j.bioorg.2019.103011>.
73. Li W., Zhou W., Cha J.Y., Kwon S.U., Baek K.H., Shim S.H., Lee Y.M., Kim Y.H. Sterols from *Hericium erinaceum* and their inhibition of TNF- $\alpha$  and NO production in lipopolysaccharide-induced RAW 264.7 cells // Phytochemistry. 2015. Vol. 115. Pp. 231–238. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2015.02.021>.
74. Kikuchi T., Masumoto Y., In Y., Tomoo K., Yamada T., Tanaka R. Eringiacetal A, 5,6-seco-(5S,6R,7R,9S)-5,6:5,7:6,9-triepoxyergosta-8(14),22-diene-3,7-diol, an unusual ergostane sterol from the fruiting bodies of *Pleurotus eryngii* // European Journal of Organic Chemistry. 2015. Vol. 46. Pp. 4645–4649.
75. Kikuchi T., Anami D., Morikawa S., Nakagawa Y., Yamada T., Li W., Hirano T. Secoergostane- and ergostane-type steroids from *Pleurotus cornucopiae* var. *Citrinopileatus* // Phytochemistry. 2022. Vol. 206. 113552. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2022.113552>.
76. Keleş A., Koca İ., Gençcelep H. Antioxidant properties of wild edible mushrooms // Journal of Food Processing & Technology. 2011. Vol. 2. 130. <https://doi.org/10.4172/2157-7110.1000130>.
77. Mihailovic M., Arambasic J., Uskokovic A., Grdovic N., Dinit S., Vidovit S., Poznanovic G., Mujic I., Vidakovic M. Protective effects of the mushroom *Lactarius deterrimus* extract on systemic oxidative stress and pancreatic islets in streptozotocin-induced diabetic rats // Journal of diabetes research. 2015. 576726. <https://doi.org/10.1155/2015/576726>.
78. Sganzerla W.G., Todorov S.D., da Silva A.P.G. Research trends in the study of edible mushrooms: nutritional properties and health benefits // International Journal of Medicinal Mushrooms. 2022. Vol. 24, no. 5. Pp. 1–18. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2022043738>.
79. Sarikurkcu C., Tepe B., Yamac M. Evaluation of the antioxidant activity of four edible mushrooms from the Central Anatolia, Eskisehir – Turkey: *Lactarius deterrimus*, *Suillus collitus*, *Boletus edulis*, *Xerocomus chrysenteron* // Bio-resource Technology. 2008. Vol. 99, no. 14. Pp. 6651–6655. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2007.11.062>.
80. Kosanic M., Petrović N., Milosevic-Djordjevic O., Grujić D., Tubic J., Marković A., Stanojkovic T.P. The health promoting effects of the fruiting bodies extract of the peppery milk cap mushroom *Lactarius piperatus* (*Agaricomycetes*) from Serbia // International Journal of Medicinal Mushrooms. 2020. Vol. 22, no. 4. Pp. 347–357. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2020034167>.
81. Kim M.Y., Seguin P., Ahn J.K., Kim J.J., Chun S.C., Kim E.H., Seo S.H., Kang E.Y., Kim S.L., Park Y.J., Ro H.M., Chung I.M. Phenolic compound concentration and antioxidant activities of edible and medicinal mushrooms from Korea // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2008. Vol. 56, no. 16. Pp. 7265–7270. <https://doi.org/10.1021/jf8008553>.
82. Yahia E.M., Gutierrez-Orozco F., Moreno-Perez M.A. Identification of phenolic compounds by liquid chromatography-mass spectrometry in seventeen species of wild mushrooms in Central Mexico and determination of their

- antioxidant activity and bioactive compounds // Food Chemistry. 2017. Vol. 226. Pp. 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.01.044>.
83. Palacios I., Lozano M., Moro C., D'Arrigo M., Rostagno M.A., Martínez J.A., García-Lafuente A., Guillamón E., Villares A. Antioxidant properties of phenolic compounds occurring in edible mushrooms // Food Chemistry. 2011. Vol. 128, no. 3. Pp. 674–678. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2011.03.085>.
84. Puttaraju N.G., Venkateshaiah S.U., Dharmesh S.M., Urs S.M., Somasundaram R. Antioxidant activity of indigenous edible mushrooms // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2006. Vol. 54, no. 26. Pp. 9764–9772. <https://doi.org/10.1021/jf0615707>.
85. Vasdekis E., Karkabounas A., Giannakopoulos I., Savvas D., Lekka M. Screening of mushrooms bioactivity: piceatannol was identified as a bioactive ingredient in the order *Cantharellales* // European Food Research and Technology. 2018. Vol. 244. Pp. 861–871. <https://doi.org/10.1007/s00217-017-3007-y>.
86. Zhou Y., Chu M., Ahmadi F., Agar O.T., Barrow C., Dunshea F., Suleria H. A comprehensive review on phytochemical profiling in mushrooms: occurrence, biological activities, applications and future prospective // Food Reviews International. 2023. Vol. 40, no. 3. Pp. 1–28. <https://doi.org/10.1080/87559129.2023.2202738>.
87. Veljović S., Veljović M., Nikićević N., Despotović S., Radulović S., Nikšić M., Filipović L. Chemical composition, antiproliferative and antioxidant activity of differently processed *Ganoderma Lucidum* ethanol extracts // Journal of Food Science and Technology. 2017. Vol. 54, no. 5. Pp. 1312–1320. <https://doi.org/10.1007/s13197-017-2559-y>.
88. Hassan A.I., Ghoneim M.A.M., Mahmoud M.G., Asker M.S. Assessment role of total phenols and flavonoids extracted from *Pleurotus columbinus* mushroom on the premature ovarian failure induced by chemotherapy in rats // Journal of Genetic Engineering & Biotechnology. 2021. Vol. 19, no. 1. 182. <https://doi.org/10.1186/s43141-021-00278-0>.
89. Gogoi P., Chutia P., Singh P., Mahanta C. Effect of optimized ultrasound – assisted aqueous and ethanolic extraction of *Pleurotus citrinopileatus* mushroom on total phenol, flavonoids and antioxidant properties // Journal of Food Process Engineering. 2019. Vol. 42, no. 4. 13172. <https://doi.org/10.1111/jfpe.13172>.
90. Kolniak-Ostek J., Oszmiński J., Szyjka A., Moreira H., Barg E. Anticancer and antioxidant activities in *Ganoderma lucidum* wild mushrooms in Poland, as well as their phenolic and triterpenoid compounds // International Journal of Molecular Sciences. 2022. Vol. 23, no. 16. 9359. <https://doi.org/10.3390/ijms23169359>.
91. Garg A., Chaturvedi S. A comprehensive review on chrysins: emphasis on molecular targets, pharmacological actions and bio-pharmaceutical aspects // Current Drug Targets. 2022. Vol. 23, no. 4. Pp. 420–436. <https://doi.org/10.2174/1389450122666210824141044>.
92. Gürgen A., Sevindik M., Yıldız S., Akgül H. Determination of antioxidant and oxidant potentials of *Pleurotus citrinopileatus* mushroom cultivated on various substrates // KSÜ Tarım ve Doğa Derg. 2020. Vol. 23, no. 3. Pp. 586–591. <https://doi.org/10.18016/ksutarimdoga.vi.626803>.
93. Ermoshin A.A., Kiseleva I.S., Nikkonen I.V., Nsengiyumva D.S., Duan S., Ma C., Kurchenko V.P. Anti-oxidant activity and chemical composition of extracts from fruiting bodies of xylotrophic fungi growing on birch // Journal of Siberian Federal University – Biology. 2021. Vol. 14, no. 3. Pp. 339–353.
94. Phan C.W., David P., Tan Y.S., Naidu M., Wong K.H., Kuppusamy U.R., Sabaratnam V. Intrastrain comparison of the chemical composition and antioxidant activity of an edible mushroom, *pleurotus giganteus*, and its potent neuritogenic properties // The Scientific World Journal. 2014. Vol. 2014. 378651. <https://doi.org/10.1155/2014/378651>.
95. Ao T., Deb C.R. Nutritional and antioxidant potential of some wild edible mushrooms of Nagaland, India // Journal of Food Science and Technology. 2019. Vol. 56, no. 2. Pp. 1084–1089. <https://doi.org/10.1007/s13197-018-03557-w>.
96. Çayan F., Deveci E., Tel-Çayan G., Duru M. Phenolic acid profile of six wild mushroom species by HPLC-DAD // Chemistry of Natural Compounds. 2018. Vol. 54. <https://doi.org/10.1007/s10600-018-2529-2>.
97. Reis F.S., Barros L., Martins A., Ferreira I.C.F.R. Chemical composition and nutritional value of the most widely appreciated cultivated mushrooms: An inter-species comparative study // Food and Chemical Toxicology. 2012. Vol. 50. Pp. 191–197. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2011.10.056>.
98. Muszyńska B., Grzywacz-Kisielewska A., Kała K., Argasińska J.G. Anti-inflammatory properties of edible mushrooms: A review // Food Chem. 2018. Vol. 243. Pp. 373–381.
99. Muszynska B., Kała K., Firlej A., Ziaja K. *Cantharellus cibarius* – Culinary-medicinal mushroom content and biological activity // Acta Poloniae Pharmaceutica – Drug Research. 2016. Vol. 73, no. 3. Pp. 589–598.
100. Yıldız O., Can Z., Qayoom L., Sahin H., Malkoc M. Wild edible mushrooms as a natural source of phenolics and Antioxidants // Journal of Food Biochemistry. 2015. Vol. 39, no. 2. Pp. 148–154. <https://doi.org/10.1111/jfb.12107>.
101. Muszynska B., Ziaja K., Ekiert H. Phenolic acids in selected edible basidiomycota species: *Armillaria mellea*, *Boletus badius*, *Boletus edulis*, *Cantharellus cibarius*, *Lactarius deliciosus* and *Pleurotus ostreatus* // Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus. 2013. Vol. 12, no. 4. Pp. 104–116.
102. Dundar A., Okumus V., Ozdemir S., Celik K.S., Boğa M., Ozcagli E., Yıldız F. Determination of cytotoxic, anticholinesterase, antioxidant and antimicrobial activities of some wild mushroom species // Cogent Food & Agriculture. 2016. Vol. 2, no. 1. 1178060. <https://doi.org/10.1080/23311932.2016.1178060>.
103. Garrab M., Hayet E., El Mokni R., Mastouri M., Mabrouk H., Douki W. Phenolic composition, antioxidant and anticholinesterase properties of the three mushrooms *Agaricus silvaticus* Schaeff., *Hydnus rufescens* Pers. and *Meripilus giganteus* (Pers.) Karst. in Tunisia // South African Journal of Science. 2019. Vol. 124. Pp. 359–363. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.05.033>.

104. Çayan F., Deveci E., Tel-Çayan G., Duru M. Identification and quantification of phenolic acid compounds of twenty-six mushrooms by HPLC-DAD // Journal of Food Measurement and Characterization. 2020. Vol. 14. Pp. 1690–1698. <https://doi.org/10.1007/s11694-020-00417-0>.
105. Rugolo M., Bravo G., Cajas-Madriaga D., Rajchenberg M., Becerra J. Biotransformation of *Araucaria araucana* lignans: solid-state fermentation with a naturally occurring *Pleurotus ostreatus* strain // Rodriguésia. 2022. Vol. 73. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202273033>.
106. Saubenova M., Oleinikova Ye., Sadanov A., Yermekbay Z., Bokenov D., Shorabaev Y. The input of microorganisms to the cultivation of mushrooms on lignocellulosic waste // AIMS Agriculture and Food. 2023. Vol. 8, no. 1. Pp. 239–277. <https://doi.org/10.3934/agrfood.2023014>.
107. Liufang Y., Wu Y., Zhou H., Qu H., Yang H. Recent advances in the application of natural products for postharvest edible mushroom quality preservation // Foods. 2024. Vol. 13, no. 15. 2378. <https://doi.org/10.3390/foods13152378>.
108. Duru M., Tel-Çayan G. Biologically active terpenoids from mushroom origin: a review // Records of Natural Products. 2015. Vol. 9, no. 4. Pp. 456–483.
109. Rathore H., Prasad S., Sharma S. Mushroom nutraceuticals for improved nutrition and better human health: A review // Pharma Nutrition. 2017. Vol. 5, no. 2. Pp. 35–46. <https://doi.org/10.1016/j.phanu.2017.02.001>.
110. Wang Q., Cao R., Zhang Y., Qi P., Wang L., Fang S. Biosynthesis and regulation of terpenoids from basidiomycetes: exploration of new research // AMB Express. 2021. Vol. 11, no. 1. 150. <https://doi.org/10.1186/s13568-021-01304-7>.
111. Dai Q., Zhang F.-L., Du J.-X., Li Z.-H., Feng T., Liu J.-K. Illudane sesquiterpenoids from edible mushroom *Agrocybe salicacola* and their bioactivities // ACS Publications. Journal contribution. 2020. Vol. 5, no. 34. Pp. 21961–21967. <https://doi.org/10.1021/acsomega.0c03314.s001>.
112. Dasgupta A., Acharya K. Mushrooms: an emerging resource for therapeutic terpenoids // BioTech. 2019. Vol. 9, no. 10. 369. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-1906-2>.
113. Ma G., Wenjian Y., Liyan Z., Pei F., Donglu F., Fang D. A critical review on the health promoting effects of mushrooms nutraceuticals // Food Science and Human Wellness. 2018. Vol. 7, no. 2. Pp. 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.fshw.2018.05.002>.
114. Elkhateeb W., Elghwas D., Daba G. Mushrooms and lichens the factory of important secondary metabolites: Review // Journal of Biomedical Research & Environmental Sciences. 2023. Vol. 4, no. 6. Pp. 1072–1082. <https://doi.org/10.37871/jbres1770>.
115. Surup F., Hennicke F., Sella N., Stroot M., Bernecker S., Pfütze S., Stadler M., Rühl M., Beilstein J. New terpenoids from the fermentation broth of the edible mushroom *Cyclocybe aegerita* // Journal of Organic Chemistry. 2019. Vol. 15. Pp. 1000–1007. <https://doi.org/10.3762/bjoc.15.98>.
116. Gilardoni G., Malagon O., Tosi S., Clericuzio M., Vidari G. Lactarane Sesquiterpenes from the European Mushrooms *Lactarius aurantiacus*, *L. subdulcis*, and *Russula sanguinaria* // Natural product communications. 2014. Vol. 9, no. 3. Pp. 319–322. <https://doi.org/10.1177/1934578X1400900309>.
117. Clericuzio M., Gilardoni G., Malagòn O., Vidari G., Finzi P.V. Sesquiterpenes of *Lactarius* and *Russula* (Mushrooms): An Update // Natural Product Communications. 2008. Vol. 3, no. 6. Pp. 951–974. <https://doi.org/10.1177/1934578X0800300626>.
118. Andrade J., Pachar P., Trujillo L., Cartuche L. Suillin: a mixed-type acetylcholinesterase inhibitor from *Suillus luteus* which is used by Saraguros indigenous, southern Ecuador // PLOS ONE. 2022. Vol. 17, no. 5. e0268292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0268292>.
119. Trepa M., Sułkowska-Ziaja K., Kala K., Muszynska B. Therapeutic potential of fungal terpenes and terpenoids: application in skin diseases // Molecules. 2024. Vol. 29, no. 5. 1183. <https://doi.org/10.3390/molecules29051183>.
120. Yao L., Lv J.H., Li J.P., An X.Y., Cheng G.H., Li C.T., Li Y. Chemical constituents from mushroom *Suillus luteus* (*Agaricomycetes*) and their bioactivities // International Journal of Medicinal Mushrooms. 2022. Vol. 24, no. 11. Pp. 63–71. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2022045041>.
121. Liuzzi G.M., Petraglia T., Latronico T., Crescenzi A., Rossano R. Antioxidant compounds from edible mushrooms as potential candidates for treating age-related neurodegenerative diseases // Nutrients. 2023. Vol. 15, no. 8. 1913. <https://doi.org/10.3390/nu15081913>.
122. Jaworska G., Pogon K., Skrzypczak A., Berna's E. Composition and antioxidant properties of wild mushrooms *Boletus edulis* and *Xerocomus badius* prepared for consumption // Journal of Food Science and Technology. 2015. Vol. 52, no. 12. Pp. 7944–7953. <https://doi.org/10.1007/s13197-015-1933-x>.
123. Khatun S., Islam A., Cakilcioglu U., Guler P., Chatterjee N.C. Nutritional qualities and antioxidant activity of three edible oyster mushrooms (*Pleurotus* spp.) // NJAS: Wageningen Journal of Life Sciences. 2015. Vol. 72-73, no. 1. Pp. 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.njas.2012.03.003>.
124. Islam T., Ganesan K., Xu B. New insight into mycochemical profiles and antioxidant potential of edible and medicinal mushrooms: a review // International Journal of Medicinal Mushrooms. 2019. Vol. 21, no. 3. Pp. 237–251. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2019030079>.

Поступила в редакцию 6 апреля 2025 г.

После переработки 22 декабря 2025 г.

Принята к публикации 23 декабря 2025 г.

**Savrasov E.S.<sup>1</sup>, Minakov D.V.<sup>1\*</sup>, Egorova E.Yu.<sup>2</sup>, Markin V.I.<sup>1</sup> MAIN REPRESENTATIVES OF THE ANTIOXIDANT COMPLEX OF HIGHER FUNGI. A REVIEW**

<sup>1</sup>Altai State University, ave. Lenina, 61, Barnaul, 656049, Russia, MinakovD-1990@yandex.ru

<sup>2</sup>Altai State Technical University named after I.I. Polzunova, ave. Lenina, 46, Barnaul, 656038, Russia

This review systematizes scientific data on the antioxidant activity of components and preparations obtained from the mycelial biomass and fruiting bodies of various higher fungi. The paper highlights the chemical composition, antioxidant profile, and concentration of most antioxidants in fungal biomass. Various mechanisms of antioxidant action of biologically active substances in fungi are presented. Particular attention is paid to the description of substances exhibiting antioxidant activity—to-copherols, carotenoids, steroids, phenolic compounds, phenolic acids, tannins, lignans, stilbenes, and terpenes. It is shown that the composition of tocopherol homologues in some fungi is represented predominantly by the  $\alpha$ - and  $\beta$ -forms, while in others, the  $\gamma$ - and  $\delta$ -forms predominate. It has been established that the well-known  $\beta$ -carotene, lycopene, lutein, and zeaxanthin, as well as specific canthaxanthin and cordixanthins, are responsible for the characteristic yellow-orange color of the fruiting bodies of a number of higher fungal species. When characterizing the steroid composition of higher fungi, the presence of ergosterol and its derivatives, campesterol, and brassicasterol is most often noted. Among the phenolic compounds of higher fungi, the most common are flavonoids and phenolic acids, as well as p-hydroxybenzoic, gentisic, gallic, p-coumaric, benzoic, cinnamic, fumaric, and ferulic acids, which determine antioxidant and other types of activity. About 300 terpenoids have been identified in fungi, the main ones being sesquiterpenes and triterpenes. Thus, most species of higher fungi, both those growing in natural habitats and those grown using biotechnological methods, contain biologically active substances with high antioxidant activity.

**Keywords:** higher fungi, biologically active substances, antioxidants, tocopherols, carotenoids, steroids, phenolic compounds, terpenes.

**For citing:** Savrasov E.S., Minakov D.V., Egorova E.Yu., Markin V.I. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2026, no. 1, pp. 45–75. (in Russ.). <https://doi.org/10.14258/jcprm.20260117201>.

**References**

1. Khan A.A., Lu L.-X., Yao F.-J., Fang M., Wang P., Zhang Y.-M., Meng J.-J., Ma X.-X., He Q., Shao K.-S., Wei Y.-h., Xu B. *Frontiers in Nutrition*. 2023, vol. 10, 1167805. <https://doi.org/10.3389/fnut.2023.1167805>.
2. Deveci E., Çayan F., Tel-Çayan G., Duru M.E. *Journal of Food Biochemistry*, 2019, vol. 43, no. 9, e12965. <https://doi.org/10.1111/jfbc.12965>.
3. Lee J.M., Kwon H., Jeong H., Lee J.W., Lee S.Y., Baek S.J., Surh Y.J. *Phytotherapy Research*, 2001, vol. 15, no. 3, pp. 245–249. <https://doi.org/10.1002/ptr.830>.
4. Petrova Ye.S. Shvarts Ya.Sh. *Dal'nevostochnyy meditsinskiy zhurnal*, 2018, pp. 135–141. (in Russ.).
5. Velišek J., Cejpek K. *Czech Journal of Food Sciences*, 2011, vol. 29, no. 2, pp. 87–102.
6. Elmastas M., Isildak O., Turkekul I., Temur N. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2007, vol. 20, no. 3-4, pp. 337–345. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2006.07.003>.
7. Heleno S., Barros L., Sousa M., Martins A., Ferreira I. *Food Chemistry*, 2010, vol. 119, no. 4, pp. 1443–1450. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2009.09.025>.
8. Vamanu E., Nita S. *BioMed Research International*, 2013, vol. 2013, 313905. <https://doi.org/10.1155/2013/313905>.
9. Nowacka N., Nowak R., Drozd M., Olech M., Los R., Malm A. *PLoS ONE*, 2015, vol. 10, no. 10, e0140355. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140355>.
10. Qutaibi Al M., Kagne R.S. *International Journal of Microbiology*, 2024, vol. 2024, 6660423. <https://doi.org/10.1155/2024/6660423>.
11. Robaszkiewicz A., Bartosz G., Ławrynowicz M., Soszyński M. *Journal of Nutrition and Metabolism*, 2010, 173274. <https://doi.org/10.1155/2010/173274>.
12. Vamanu E. *BioMed Research International*, 2014, vol. 2014, 974804. <https://doi.org/10.1155/2014/974804>.
13. Gursoy N., Sarikurkcu C., Cengiz M., Solak M.H. *Food and Chemical Toxicology*, 2009, vol. 47, no. 9, pp. 2381–2388. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2009.06.032>.
14. Kumar K., Mehra R., Guiné R.P.F., Lima M.J., Kumar N., Kaushik R., Ahmed N., Yadav A.N., Kumar H. *Foods*, 2021, vol. 10, no. 12, 2996. <https://doi.org/10.3390/foods10122996>.
15. Miazek K., Beton K., Sliwinska A., Brożek-Płuska B. *Biomolecules*, 2022, vol. 12, no. 8, 1087. <https://doi.org/10.3390/biom12081087>.
16. Sanchez C. *Synthetic and Systems Biotechnology*, 2017, vol. 2, pp. 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.synbio.2016.12.001>.
17. Sajon S., Sana S., Rana S., Rahman M., Nishi Z. M. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2018, vol. 7, no. 1, pp. 464–475. <https://doi.org/10.1016/j.synbio.2016.12.001>.
18. Chun S., Gopal J., Muthu M. *Antioxidants*, 2021, vol. 10, no. 12, 1899. <https://doi.org/10.3390/antiox10121899>.
19. Podkowa A., Kryczyk-Poprawa A., Opoka W., Muszynska B. *European Food Research and Technology*, 2021, vol. 247, no. 12, pp. 513–533. <https://doi.org/10.1007/s00217-020-03646-1>.
20. Naim J.M. *Exploration of Medicine*, 2024, vol. 5, pp. 312–330. <https://doi.org/10.37349/emed.2024.00222>.
21. Xu D., Zhou F., Wenzhong H., Feng K., Chen C., Jiang A. *Postharvest Biology and Technology*, 2020, vol. 173, no. 3, 111357. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2020.111357>.

\* Corresponding author.

22. Mariani M.E., Juncos N.S., Grosso N.R., Olmedo R.H. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2024, vol. 104, no. 11, pp. 6706–6713. <https://doi.org/10.1002/jsfa.13497>.
23. Niki E., Noguchi N. *Free Radical Research*, 2021, vol. 55, no. 4, pp. 352–363. <https://doi.org/10.1080/10715762.2020.1866181>.
24. Abdelshafy A.M., Belwal T., Liang Z., Wang L., Li D., Luo Z., Li L. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2022, vol. 62, no. 22, pp. 6204–6224. <https://doi.org/10.1080/10408398.2021>.
25. Petrović J., Stojković D., Reis F.S., Barros L., Glamčlija J., Čirić A., Ferreira I.C., Soković M. *Food & Function*, 2014, vol. 5, no. 7, pp. 1441–1451. <https://doi.org/10.1039/c4fo00113c>.
26. Sharif S., Rashid S., Atta A., Irshad A., Riaz M., Shahid M., Mustafa G. *Journal of Biological Regulators and Homeostatic Agents*, 2018, vol. 32, no. 4, pp. 863–867.
27. Barros L., Cruz T., Baptista P., Estevinho L.M., Ferreira I.C. *Food and Chemical Toxicology*, 2008, vol. 46, no. 8, pp. 2742–2747. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2008.04.030>.
28. Haleno S.H., Barros L., Martins A., Queiroz R. P., Morales P., Fernandez-Ruiz V., Ferreira C.F. *LWT – Food Science and Technology*, 2015, vol. 63, pp. 475–481. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2015.03.040>.
29. Sharma S.K., Gautam N. *BioMed Research International*, 2015, vol. 2015, 346508. <https://doi.org/10.1155/2015/346508>.
30. Toledo C.V., Barroetavera C., Fernandes A., Barros L., Ferreira I. *Molecules*, 2016, vol. 21, no. 9, 1201. <https://doi.org/10.3390/molecules21091201>.
31. Bouzgarrou C., Amara K., Reis F.S., Barreira J. *Food & Function*, 2018, vol. 9, no. 6, pp. 3166–3172. <https://doi.org/10.1039/C8FO00482J>.
32. Carneiro A., Ferreira S., Duenas M., Barros L., Silva R., Gomes E., Santos-Buelga M. *Food Chemistry*, 2013, vol. 138, no. 4, pp. 3166–3172. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.12.036>.
33. Yang Y., Bu N., Wang S., Zhang J., Wang Y., Dong C. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 2020, vol. 22, no. 12, pp. 1191–1201. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2020036685>.
34. Joshi M., Sagar A., Kanwar S.S., Singh S. *Indian Journal of Experimental Biology*, 2019, vol. 57, pp. 15–20.
35. Barros L., Ferreira M.-J., Queirós B., Ferreira I., Baptista P. *Food Chemistry*, 2007, vol. 103, no. 2, pp. 413–419. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.07.038>.
36. Yang T., Sun J., Lian T., Wang W., Dong C.-H. *International journal of medicinal mushrooms*, 2014, vol. 16, no. 2, pp. 125–135. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushr.v16.i2.30>.
37. Jing Z., Shui H., Lan Y., Zi W., Wang Y., Wang Q. *Journal of Functional Foods*, 2013, vol. 5, no. 3, pp. 1450–1455. <https://doi.org/10.1016/j.jfff.2013.06.002>.
38. Fedotov O.V., Veligodskaya A.K. *Biotechnologia Acta*, 2014, vol. 7, no. 1, pp. 110–116.
39. Tripathy S.S., Rajoriya A., Mahapatra A., Gupta N. *International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences*, 2016, vol. 8, no. 4, pp. 194–199.
40. Nattoh G., Gatebe E., Musieba F., Mathara J. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*, 2016, vol. 6, no. 2, pp. 132–142. <https://doi.org/10.1016/j.apjtb.2015.10.012>.
41. Paul C., Das N. *Mushroom Research*, 2021, vol. 30, no. 1, pp. 41–48. <https://doi.org/10.36036/MR.30.1.2021.107098>.
42. Ambaye T.G. *International Journal of Food Sciences and Nutrition*, 2015, vol. 4, no. 5, pp. 578–583. <https://doi.org/10.11648/j.ijnf.20150405.20>.
43. Hussein J.M., Tibuhwa D.D., Mshandete A.M., Kivaisi A.K. *African Journal of Food Science*, 2015, vol. 9, no. 9, pp. 471–479. <https://doi.org/10.5897/AJFS2015.1328>.
44. Erbiai E.H., da Silva L.P., Saidi R., Lamrani Z., da Silva J.C.E., Maouni A. *Biomolecules*, 2021, vol. 11, 575. <https://doi.org/10.3390/biom11040575>.
45. Erbiai E.H., Maouni A., Silva L.P., Saidi R., Legssyer M. *Molecules*, 2023, vol. 28, no. 3, 1113. <https://doi.org/10.3390/molecules28031123>.
46. Choi E.J., Park B., Lee J., Kim J. *Physical Activity and Nutrition*, 2020, vol. 24, no. 4, pp. 7–14. <https://doi.org/10.20463/pan.2020.0022>.
47. Ozen T., Darcan C., Aktop O., Turkekul I. *Combinatorial Chemistry & High Throughput Screening*, 2011, vol. 14, no. 2, pp. 72–74. <https://doi.org/10.2174/138620711794474079>.
48. Kopylchuk H., Voloshchuk O., Pasaliuk M. *Italian Journal of Mycology*, 2023, vol. 52, no. 1, pp. 112–125. <https://doi.org/10.6092/issn.2531-7342/16457>.
49. Phull A.-R., Ahmed M., Park H.-J. *Microorganisms*, 2022, vol. 10, no. 2, 405. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10020405>.
50. He M.T., Lee A.Y., Park C.H., Cho E.J. *Nutrition Research and Practice*, 2019, vol. 13, no. 4, pp. 279–285. <https://doi.org/10.4162/nrp.2019.13.4.279>.
51. Sharma H., Sharma N., An S.S.A. *Nutrients*, 2023, vol. 16, no. 1, 102. <https://doi.org/10.3390/nu16010102>.
52. Lan L., Wang S., Duan S., Zhou X., Li Y. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2022, vol. 2022, no. 13, 1259093. <https://doi.org/10.1155/2022/1259093>.
53. Haxo F. *Botanical Gazette*, 1950, vol. 112, no. 2, pp. 228–232. <https://doi.org/10.1086/335653>.
54. Rebelo B., Farrona S., Ventura R., Abrantes R. *Plants*, 2020, vol. 9, no. 8, 1039. <https://doi.org/10.3390/plants9081039>.
55. Sevindik M. *Turkish Journal of Agriculture – Food Science and Technology*, 2019, vol. 7, no. 9, pp. 1377–1381. <https://doi.org/10.24925/turjaf.v7i9.1377-1381.2644>.

56. Bozdoğan A., Ulukanli Z., Bozok F., Eker T., Doğan H.H., Büyükalaca S. *Advancements in Life Sciences*, 2018, vol. 5, no. 3, pp. 113–120.
57. Khuchiyeva M.A., Perova N.V., Akhmedzhanov N.M. *Kardiovaskulyarnaya terapiya i profilaktika*, 2011, vol. 10, no. 6, pp. 124–132. (in Russ.).
58. Fedotova V.V. *Chelovek i yego zdorov'ye*, 2022, vol. 25, no. 2, pp. 97–104. [https://doi.org/10.21626/vestnik/2022-2/10. \(in Russ.\).](https://doi.org/10.21626/vestnik/2022-2/10. (in Russ.).)
59. Tarnopol'skaya V.V., Vasyuk A.Ye., Alaudinova Ye.V., Mironov P.V. *Khvoynyye boreal'noy zony*, 2015, vol. 33, no. 5–6, pp. 305–309. (in Russ.).
60. Sapozhnikova Y., Byrdwell W.C., Lobato A., Romig B. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2014, vol. 62, no. 14, pp. 3034–3042. <https://doi.org/10.1021/jf403852k>.
61. Phillips K.M., Ruggio D.M., Horst R.L., Minor B., Simon R.R., Feeney M.J., Byrdwell W.C., Haytowitz D.B. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2011, vol. 59, no. 14, pp. 7841–7853. <https://doi.org/10.1021/jf104246z>.
62. Yaoita Y., Kikuchi M., Machida K. *Natural product communications*, 2014, vol. 9, pp. 419–426. <https://doi.org/10.1177/1934578X1400900332>.
63. Kikuchi T., Motoyashiki N., Yamada T., Shibatani K., Ninomiya K., Morikawa T., Tanaka R. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, vol. 18, no. 11, 2479. <https://doi.org/10.3390/ijms18112479>.
64. Lee S.R., Choi J.H., Ryoo R., Kim J.C., Pang C., Kim S.H., Kim K.H. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2020, vol. 30, no. 11, pp. 1769–1776. <https://doi.org/10.4014/jmb.2006.06013>.
65. Zhabinskii V.N., Drasar P., Khripach V.A. *Molecules*, 2022, vol. 27, no. 7, 2103. <https://doi.org/10.3390/ molecules27072103>.
66. Sárközy A., Béni Z., Dékány M., Zomborszki Z.P., Rudolf K., Papp V., Hohmann J., Ványolós A. *Molecules*, 2020, vol. 25, no. 6, 1395. <https://doi.org/10.3390/molecules25061395>.
67. Nassiri N., Faramarzi M. *Biocatalysis and Biotransformation*, 2015, vol. 33, no. 1, pp. 1–28. <https://doi.org/10.3109/10242422.2015.1022533>.
68. Prajapati D., Bhatt A., Gupte S., Gupte A. *International Journal of Pharmaceutical Sciences and Research*, 2021, vol. 12, no. 11, pp. 5677–5689. [https://doi.org/10.13040/IJPSR.0975-8232.12\(11\).5677-89](https://doi.org/10.13040/IJPSR.0975-8232.12(11).5677-89).
69. Su L.H., Geng C.A., Li T.Z., Huang X.Y., Ma Y.B., Zhang X.M., Wu G., Yang Z.L., Chen J.J. *Journal of Natural Products*, 2020, vol. 83, no. 5, pp. 1706–1710. <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.9b01282>.
70. Wu J., Tokuyama S., Nagai K., Yasuda N., Noguchi K., Matsumoto T., Hirai H., Kawagishi H. *Angewandte Chemie. Int. Ed. Engl.*, 2012, vol. 51, no. 43, pp. 10820–10822. <https://doi.org/10.1002/anie.201205351>.
71. Aung H.T., Porta A., Clericuzio M., Takaya Y., Vidari G. *Chemistry and Biodiversity*, 2017, vol. 14, no. 5. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201600421>.
72. Kikuchi T., Isobe M., Uno S., In Y., Zhang J., Yamada T. *Bioorg. Chem.*, 2019, vol. 89, 103011. <https://doi.org/10.1016/j.bioorg.2019.103011>.
73. Li W., Zhou W., Cha J.Y., Kwon S.U., Baek K.H., Shim S.H., Lee Y.M., Kim Y.H. *Phytochemistry*, 2015, vol. 115, pp. 231–238. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2015.02.021>.
74. Kikuchi T., Masumoto Y., In Y., Tomoo K., Yamada T., Tanaka R. *European Journal of Organic Chemistry*, 2015, vol. 46, pp. 4645–4649.
75. Kikuchi T., Anami D., Morikawa S., Nakagawa Y., Yamada T., Li W., Hirano T. *Phytochemistry*, 2022, vol. 206, 113552. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2022.113552>.
76. Keleş A., Koca İ., Gençcelep H. *Journal of Food Processing & Technology*, 2011, vol. 2, 130. <https://doi.org/10.4172/2157-7110.1000130>.
77. Mihailovic M., Arambašić J., Uskokovic A., Grdovic N., Dinit S., Vidovit S., Poznanovic G., Mujic I., Vidakovic M. *Journal of diabetes research*, 2015, 576726. <https://doi.org/10.1155/2015/576726>.
78. Sganzerla W.G., Todorov S.D., da Silva A.P.G. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 2022, vol. 24, no. 5, pp. 1–18. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2022043738>.
79. Sarikurcu C., Tepe B., Yamac M. *Bioresource Technology*, 2008, vol. 99, no. 14, pp. 6651–6655. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2007.11.062>.
80. Kosanic M., Petrović N., Milosevic-Djordjevic O., Grujić D., Tubić J., Marković A., Stanojkovic T.P. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 2020, vol. 22, no. 4, pp. 347–357. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2020034167>.
81. Kim M.Y., Seguin P., Ahn J.K., Kim J.J., Chun S.C., Kim E.H., Seo S.H., Kang E.Y., Kim S.L., Park Y.J., Ro H.M., Chung I.M. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2008, vol. 56, no. 16, pp. 7265–7270. <https://doi.org/10.1021/jf8008553>.
82. Yahia E.M., Gutiérrez-Orozco F., Moreno-Pérez M.A. *Food Chemistry*, 2017, vol. 226, pp. 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.01.044>.
83. Palacios I., Lozano M., Moro C., D'Arrigo M., Rostagno M.A., Martínez J.A., García-Lafuente A., Guillamón E., Villares A. *Food Chemistry*, 2011, vol. 128, no. 3, pp. 674–678. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2011.03.085>.
84. Puttaraju N.G., Venkateshaiah S.U., Dharmesh S.M., Urs S.M., Somasundaram R. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2006, vol. 54, no. 26, pp. 9764–9772. <https://doi.org/10.1021/jf0615707>.
85. Vasdekis E., Karkabounas A., Giannakopoulos I., Savvas D., Lekka M. *European Food Research and Technology*, 2018, vol. 244, pp. 861–871. <https://doi.org/10.1007/s00217-017-3007-y>.

86. Zhou Y., Chu M., Ahmadi F., Agar O.T., Barrow C., Dunshea F., Suleria H. *Food Reviews International*, 2023, vol. 40, no. 3, pp. 1–28. <https://doi.org/10.1080/87559129.2023.2202738>.
87. Veljović S., Veljović M., Nikićević N., Despotović S., Radulović S., Nikšić M., Filipović L. *Journal of Food Science and Technology*, 2017, vol. 54, no. 5, pp. 1312–1320. <https://doi.org/10.1007/s13197-017-2559-y>.
88. Hassan A.I., Ghoneim M.A.M., Mahmoud M.G., Asker M.S. *Journal of Genetic Engineering & Biotechnology*, 2021, vol. 19, no. 1, 182. <https://doi.org/10.1186/s43141-021-00278-0>.
89. Gogoi P., Chutia P., Singh P., Mahanta C. *Journal of Food Process Engineering*, 2019, vol. 42, no. 4, 13172. <https://doi.org/10.1111/jfpe.13172>.
90. Kolniak-Ostek J., Oszmiański J., Szyjka A., Moreira H., Barg E. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, vol. 23, no. 16, 9359. <https://doi.org/10.3390/ijms23169359>.
91. Garg A., Chaturvedi S. *Current Drug Targets*, 2022, vol. 23, no. 4, pp. 420–436. <https://doi.org/10.2174/1389450122666210824141044>.
92. Gürgen A., Sevindik M., Yıldız S., Akgül H. *KSÜ Tarım ve Doğa Derg*, 2020, vol. 23, no. 3, pp. 586–591. <https://doi.org/10.18016/ksutarimdoga.vi.626803>.
93. Ermoshin A.A., Kiseleva I.S., Nikkonen I.V., Nsengiyumva D.S., Duan S., Ma C., Kurchenko V.P. *Journal of Siberian Federal University – Biology*, 2021, vol. 14, no. 3, pp. 339–353.
94. Phan C.W., David P., Tan Y.S., Naidu M., Wong K.H., Kuppusamy U.R., Sabaratnam V. *The Scientific World Journal*, 2014, vol. 2014, 378651. <https://doi.org/10.1155/2014/378651>.
95. Ao T., Deb C.R. *Journal of Food Science and Technology*, 2019, vol. 56, no. 2, pp. 1084–1089. <https://doi.org/10.1007/s13197-018-03557-w>.
96. Çayan F., Deveci E., Tel-Çayan G., Duru M. *Chemistry of Natural Compounds*, 2018, vol. 54. <https://doi.org/10.1007/s10600-018-2529-2>.
97. Reis F.S., Barros L., Martins A., Ferreira I.C.F.R. *Food and Chemical Toxicology*, 2012, vol. 50, pp. 191–197. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2011.10.056>.
98. Muszyńska B., Grzywacz-Kisielewska A., Kała K., Argasińska J.G. *Food Chem.*, 2018, vol. 243, pp. 373–381.
99. Muszynska B., Kała K., Firlej A., Ziaja K. *Acta Poloniae Pharmaceutica – Drug Research*, 2016, vol. 73, no. 3, pp. 589–598.
100. Yıldız O., Can Z., Qayoom L., Sahin H., Malkoc M. *Journal of Food Biochemistry*, 2015, vol. 39, no. 2, pp. 148–154. <https://doi.org/10.1111/jfbc.12107>.
101. Muszynska B., Ziaja K., Ekiert H. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*, 2013, vol. 12, no. 4, pp. 104–116.
102. Dundar A., Okumus V., Ozdemir S., Celik K.S., Boğa M., Ozcagli E., Yıldız F. *Cogent Food & Agriculture*, 2016, vol. 2, no. 1, 1178060. <https://doi.org/10.1080/23311932.2016.1178060>.
103. Garrab M., Hayet E., El Mokni R., Mastouri M., Mabrouk H., Douki W. *South African Journal of Science*, 2019, vol. 124, pp. 359–363. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.05.033>.
104. Çayan F., Deveci E., Tel-Çayan G., Duru M. *Journal of Food Measurement and Characterization*, 2020, vol. 14, pp. 1690–1698. <https://doi.org/10.1007/s11694-020-00417-0>.
105. Rugolo M., Bravo G., Cajas-Madriaga D., Rajchenberg M., Becerra J. *Rodriguésia*, 2022, vol. 73. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202273033>.
106. Saubenova M., Oleinikova Ye., Sadanov A., Yermekbay Z., Bokenov D., Shorabaev Y. *AIMS Agriculture and Food*, 2023, vol. 8, no. 1, pp. 239–277. <https://doi.org/10.3934/agrfood.2023014>.
107. Liufang Y., Wu Y., Zhou H., Qu H., Yang H. *Foods*, 2024, vol. 13, no. 15, 2378. <https://doi.org/10.3390/foods13152378>.
108. Duru M., Tel-Çayan G. *Records of Natural Products*, 2015, vol. 9, no. 4, pp. 456–483.
109. Rathore H., Prasad S., Sharma S. *Pharma Nutrition*, 2017, vol. 5, no. 2, pp. 35–46. <https://doi.org/10.1016/j.phanu.2017.02.001>.
110. Wang Q., Cao R., Zhang Y., Qi P., Wang L., Fang S. *AMB Express*, 2021, vol. 11, no. 1, 150. <https://doi.org/10.1186/s13568-021-01304-7>.
111. Dai Q., Zhang F.-L., Du J.-X., Li Z.-H., Feng T., Liu J.-K. *ACS Publications. Journal contribution*, 2020, vol. 5, no. 34, pp. 21961–21967. <https://doi.org/10.1021/acsomega.0c03314.s001>.
112. Dasgupta A., Acharya K. *BioTech*, 2019, vol. 9, no. 10, 369. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-1906-2>.
113. Ma G., Wenjian Y., Liyan Z., Pei F., Donglu F., Fang D. *Food Science and Human Wellness*, 2018, vol. 7, no. 2, pp. 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.fshw.2018.05.002>.
114. Elkhatieb W., Elghwas D., Daba G. *Journal of Biomedical Research & Environmental Sciences*, 2023, vol. 4, no. 6, pp. 1072–1082. <https://doi.org/10.37871/jbres1770>.
115. Surup F., Hennicke F., Sella N., Stroot M., Bernecker S., Pfütze S., Stadler M., Rühl M., Beilstein J. *Journal of Organic Chemistry*, 2019, vol. 15, pp. 1000–1007. <https://doi.org/10.3762/bjoc.15.98>.
116. Gilardoni G., Malagon O., Tosi S., Clericuzio M., Vidari G. *Natural product communications*, 2014, vol. 9, no. 3, pp. 319–322. <https://doi.org/10.1177/1934578X1400900309>.
117. Clericuzio M., Gilardoni G., Malagòn O., Vidari G., Finzi P.V. *Natural Product Communications*, 2008, vol. 3, no. 6, pp. 951–974. <https://doi.org/10.1177/1934578X0800300626>.
118. Andrade J., Pachar P., Trujillo L., Cartuche L. *PLOS ONE*, 2022, vol. 17, no. 5, e0268292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0268292>.

119. Trepa M., Sulkowska-Ziaja K., Kala K., Muszynska B. *Molecules*, 2024, vol. 29, no. 5, 1183. <https://doi.org/10.3390/molecules29051183>.
120. Yao L., Lv J.H., Li J.P., An X.Y., Cheng G.H., Li C.T., Li Y. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 2022, vol. 24, no. 11, pp. 63–71. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2022045041>.
121. Liuzzi G.M., Petraglia T., Latronico T., Crescenzi A., Rossano R. *Nutrients*, 2023, vol. 15, no. 8, 1913. <https://doi.org/10.3390/nu15081913>.
122. Jaworska G., Pogon K., Skrzypeczak A., Berna's E. *Journal of Food Science and Technology*, 2015, vol. 52, no. 12, pp. 7944–7953. <https://doi.org/10.1007/s13197-015-1933-x>.
123. Khatun S., Islam A., Cakilcioglu U., Guler P., Chatterjee N.C. *NJAS: Wageningen Journal of Life Sciences*, 2015, vol. 72-73, no. 1, pp. 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.njas.2012.03.003>.
124. Islam T., Ganesan K., Xu B. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 2019, vol. 21, no. 3, pp. 237–251. <https://doi.org/10.1615/IntJMedMushrooms.2019030079>.

Received April 6, 2025

Revised December 22, 2025

Accepted December 23, 2025

#### Сведения об авторах

Саврасов Евгений Сергеевич – аспирант,  
savrasovbti@mail.ru

Минаков Денис Викторович – доктор технических наук,  
профессор кафедры органической химии, MinakovD-  
1990@yandex.ru

Егорова Елена Юрьевна – доктор технических наук,  
доцент, заведующая кафедрой технологии хранения  
и переработки зерна, egorovaeyu@mail.ru

Маркин Вадим Иванович – кандидат химических наук,  
доцент, доцент кафедры органической химии,  
markin@chemwood.asu.ru

#### Information about authors

Savrasov Evgeniy Sergeevich – graduate student,  
savrasovbti@mail.ru

Minakov Denis Viktorovich – Doctor of Technical Sciences,  
Professor of the Department of Organic Chemistry,  
MinakovD-1990@yandex.ru

Egorova Elena Yuryevna – Doctor of Technical Sciences,  
Associate Professor, Head of the Department of Grain  
Storage and Processing Technology, egorovaeyu@mail.ru

Markin Vadim Ivanovich – Candidate of Chemical Sciences,  
Associate Professor, Associate Professor of the Department  
of Organic Chemistry, markin@chemwood.asu.ru