

Потенциал биоразложения пластика базидиальными грибами и актинобактериями (обзор)

© 2024. И. Г. Широких^{1,2}, д. б. н., в. н. с., профессор,
А. А. Широких², д. б. н., профессор,

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,

167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

²Вятский государственный университет,

610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,

e-mail: irgenal@mail.ru

В условиях постоянно растущего производства и потребления пластмасс недостаточное управление пластиковыми отходами и их ненадлежащая утилизация представляют значительную угрозу для окружающей среды, оказывает влияние на все формы жизни, природные экосистемы и экономику во всём мире. В условиях этой угрозы поиск альтернативных экологически безопасных решений, таких как биodeградация вместо традиционной утилизации, имеет первостепенное значение. Знания о механизмах и эффективности биodeградации пластмасс на сегодняшний день сфокусированы, в основном, на таких группах микроорганизмов, как грамотрицательные бактерии и грибы аскомицеты. Целью данного обзора является анализ имеющихся в литературе представлений о потенциальной возможности разложения наиболее распространённых пластиковых отходов (полиэтилена, полипропилена, поливинилхлорида, полиэтилентерефталата, полиуретана и др.) в результате биотических процессов, осуществляемых двумя группами организмов, которые в технологиях переработки и утилизации синтетических пластиков до сих пор не нашли практического применения – базидиальными грибами и актинобактериями. Обсуждается способность конкретных представителей этих таксономических групп разлагать различные синтетические полимеры. Рассмотрены уникальные стратегии базидиальных грибов, включающие мощную ферментативную систему, способность к адсорбции и производству природных биосурфактантов – гидрофобинов, которые позволяют грибам использовать пластики в качестве источника углерода и энергии. Охарактеризован возможный вклад в основном термофильных представителей актинобактерий родов *Thermobifida*, *Thermoactinomyces*, *Thermomonospora*, *Saccharomonospora*, *Actinomadura*, *Microbispora* и *Streptomyces* в улучшение утилизации пластиковых отходов с целью создания эффективной и устойчивой практики обращения с пластмассами.

Ключевые слова: загрязнение, пластиковые отходы, биodeградация, микроорганизмы, ферментативные системы.

The potential of plastic biodegradation by basidial fungi and actinobacteria (review)

© 2024. I. G. Shirokikh^{1,2} ORCID: 0000-0002-3319-2729¹

A. A. Shirokikh² ORCID: 0000-0002-7808-0376²

¹Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,

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

²Vyatka State University,

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

e-mail: irgenal@mail.ru

With the ever-increasing production and consumption of plastics, inadequate management of plastic waste and its improper disposal pose a significant threat to the environment, affecting all forms of life, natural ecosystems and economies worldwide. In the face of this threat the search for alternative environmentally friendly solutions such as biodegradation instead of traditional recycling is of paramount importance. Currently knowledge about the mechanisms and effectiveness of plastics biodegradation is focused mainly on such groups of microorganisms as Gram-negative bacteria and fungi ascomycetes. The aim of this review is to highlight the ideas available in the literature about the potential decomposition of the most common plastic waste (polyethylene, polypropylene, polyvinyl chloride, polyethylene terephthalate and

polyurethane) as a result of biotic processes. Basidial fungi and actinobacteria have not yet found practical application in the technologies of processing and utilization of synthetic plastics. We discuss the ability of specific representatives of the two above taxonomic groups to decompose various synthetic polymers. The unique strategies of basidial fungi such as a powerful enzymatic system, the ability to absorb and produce natural biosurfactants – hydrophobins, allowed fungi to use plastics as a source of carbon and energy are considered. The possible contribution of mainly thermophilic actinobacteria of the genera *Thermobifida*, *Thermoactinomyces*, *Thermomonospora*, *Saccharomonospora*, *Actinomadura*, *Microbispora* and *Streptomyces* in improving the plastic waste disposal in order to create effective and sustainable plastic management practices has been characterized.

Keywords: pollution, plastic waste, biodegradation, microorganisms, enzymatic systems.

С тех пор, как в 1907 г. Лео Бакеландом был произведён первый синтетический полимер – бакелит [1], человечеству потребовалось совсем немного времени, чтобы начать массовое производство других видов синтетических полимеров, которые широко используются в современном мире. Для замены таких традиционных материалов, как дерево, стекло и металлы были разработаны и нашли применение в разных областях пластмассы с различными свойствами, что обеспечило современному обществу широкий спектр удобств и комфорта, невиданных ранее в истории человечества. По мере того, как индустриализация охватывает всё больше стран, потребность человечества в пластиковых полимерах неуклонно возрастает. Это связано не только с развитием промышленности и обеспечением удобства всех аспектов жизни человека, но и постоянным повышением санитарных стандартов. В основном – это пластик одноразового использования, который применяется в пищевой промышленности для упаковки продуктов и производства одноразовых столовых приборов и контейнеров для напитков; и в секторе здравоохранения, где пластик стал практически незаменим. Одноразовый медицинский инструментарий снижает уровень перекрёстного инфицирования, благодаря простоте утилизации одноразовых шприцев и других изделий медицинского назначения. Пандемия COVID 19 привела к увеличению использования одноразовых средств индивидуальной защиты, что усугубило загрязнение пластиком окружающей среды (ОС) [2]. Большинство одноразовых масок и средств индивидуальной защиты состоят из различных полимерных веществ, таких как полипропилен, полиуретан, полиакрилонитрил, полиэтилен и полистирол. Из-за экономичности производства, а также благодаря разнообразию полимеров, пластик широко используется также в изготовлении различных электронных устройств, туалетных принадлежностей, мебели, текстиля, транспортных средств и других самых разнообразных предметов.

Однако особые свойства (малый вес, низкие требования к техническому обслуживанию, устойчивость к атмосферным воздействиям, инертность, долговечность, прочность, универсальность и низкая стоимость), которые делают пластик привлекательным в повседневном использовании, создают угрозу экологической устойчивости нашей планеты. Пластмассы слабо поддаются биологической деградации, устойчивы к коррозии и химическому разложению. Мировое годовое производство пластмасс ежегодно увеличивается примерно на 3% и к 2016 г. достигло 322 млн т [3], а с учётом производства пластиковых волокон, этот показатель приближается к 393 млн т, что соизмеримо с глобальной биомассой человека, как биологического вида [4].

Исходя из характера реакции на высокотемпературное воздействие, синтетические полимеры классифицируют как реактопласты и термопласты. Реактопласты имеют сетчатую структуру и затвердевают непосредственно в процессе их изготовления. Этот процесс необратим: при повторном нагревании реактопласты остаются в твёрдом состоянии. Термопласты, имеющие линейную структуру, при нагревании размягчаются и плавятся. При низких температурах термопласты снова становятся твёрдыми. Процесс нагрева и охлаждения может происходить многократно.

Наиболее производимыми термопластами являются полиэтилен высокой и низкой плотности (HDPE и LDPE) и полипропилен (PP) (полиолефины), за которыми следуют поливинилхлорид (ПВХ) и полиэтилентерефталата (ПЭТ) (рис. 1, см. цв. вкладку I).

По прогнозным оценкам ООН, производство пластмасс может удвоиться к 2035 г., достигнув 800 млн т, и 1600 млн т к 2050 г. Примерно 90% изделий, изготовленных из пластика, используются один раз, а затем выбрасываются. Начиная с 2020 г., в ОС ежегодно поступает более 400 т пластиковых отходов [5] и к 2050 г. в ОС их будет находиться около 12000 млн т [6].

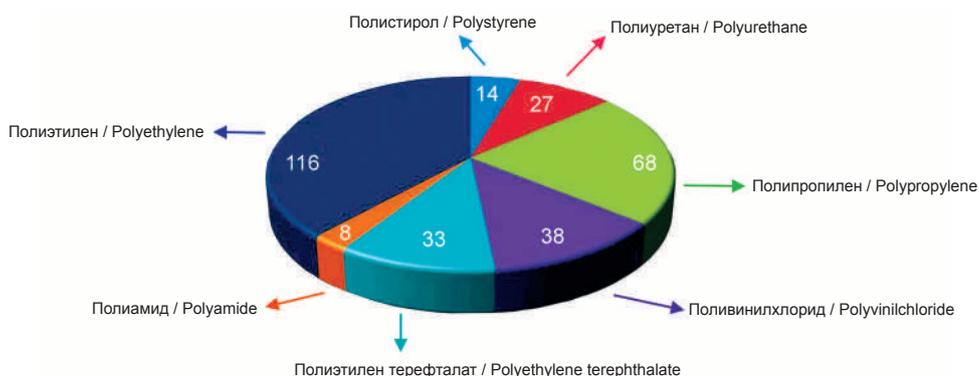


Рис. 1. Мировое производство разных типов синтетических полимеров, млн тонн (<http://www.ilocis.org/documents/chpt77e.htm>)
 Fig. 1. Global production of various types of synthetic polymers, million tons (<http://www.ilocis.org/documents/chpt77e.htm>)

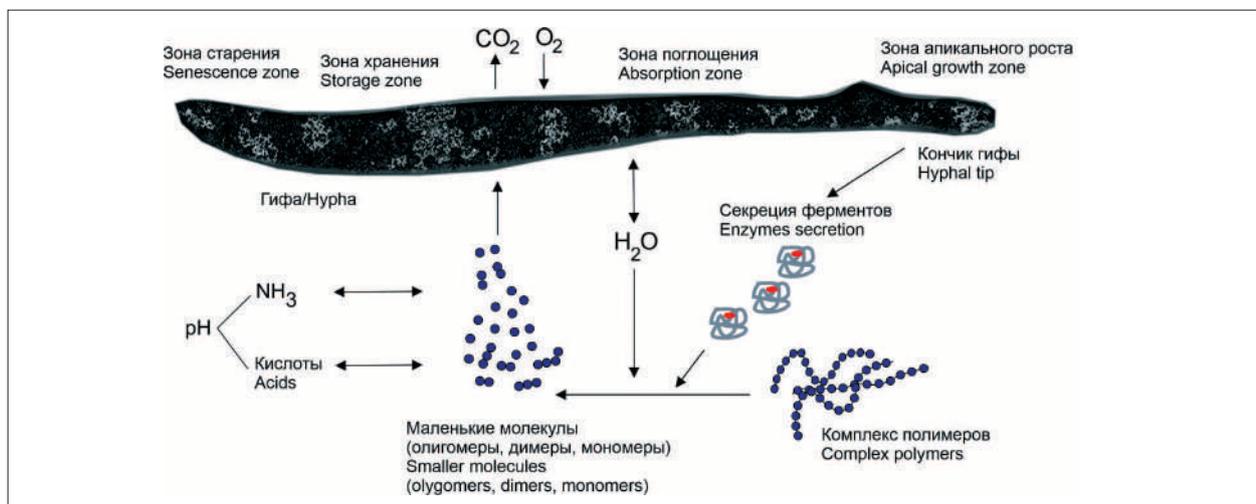


Рис. 2. Общая схема биодegradации сложных полимеров грибными гифами [22].
 Пояснения см. в тексте
 Fig. 2. General scheme of biodegradation of complex polymers by fungal hyphae [22].
 For explanations, see the text

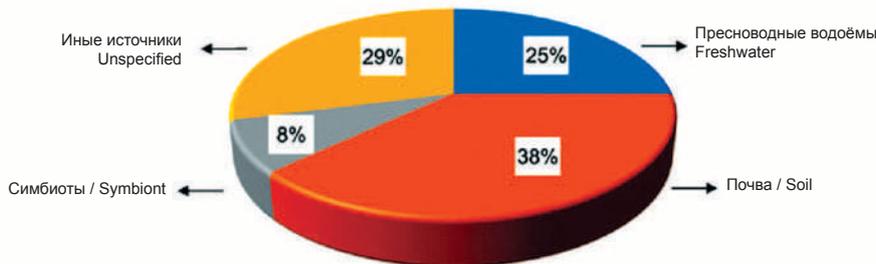


Рис. 3. Основные источники выделения актиномицетов, способных к биодegradации синтетических полимеров [91]
 Fig. 3. The main sources of isolation of actinomycete strains capable of biodegradation of synthetic polymers [91]

Загрязнение ОС в результате накопления пластиковых отходов представляет собой постоянно возрастающую экологическую угрозу для природных экосистем и здоровья населения. Пластиковые отходы отрицательно влияют на функционирование наземных экосистем, в первую очередь из-за их нежелательного накопления на свалках, вымывания в почву, увеличения выбросов парниковых газов [7]. Ещё более разрушительным является воздействие пластиковых отходов на водные экосистемы, где они негативно влияют на водные организмы [8, 9]. Работами последнего десятилетия присутствие волокнистого микропластика выявлено в воздухе снаружи и внутри помещений. Вдыхаемые фрагменты микропластика обладают биологической стойкостью и могут оказывать воздействие на здоровье из-за репродуктивной токсичности, канцерогенности и мутагенности [10, 11]. Кроме того, пластмассы на открытом воздухе могут быть источником газовых примесей (метан, этилен), связанных с изменением климата, которые, как ожидается, будут увеличиваться по мере производства и накопления большего количества пластика в ОС [12, 13]. Пластиковые отходы могут выступать в качестве переносчика органических загрязнителей, химических веществ, тяжёлых металлов и патогенов [14–17]. Кроме того, при абиотической деградации пластика выделяются высокотоксичные соединения, ухудшающие качество почвы и воды [15], а Мировой океан содержит 5,25 трлн нано-, макро- и микропластических частиц весом 269 т [18]. Это создаёт серьёзную угрозу здоровью человека, поскольку с пищей и напитками потребляется от 39 до 52 тыс. частиц микропластика ежегодно [19].

Современные методы ликвидации пластиковых отходов (сжигание, захоронение на свалках и вторичная переработка) сопряжены с огромными экономическими затратами, являются неустойчивыми и увеличивают нагрузку на ОС [3–6, 13]. В связи с этим, в последнее время большое внимание стало уделяться потенциалу биологических систем по разложению пластмасс. В обзорах последних лет показано, что некоторые микроорганизмы и их ферменты могут участвовать в процессах биodeградации пластиковых отходов [20–24]. Однако, в силу стабильности и долговечности, обусловленных их полимерной природой, большинство видов пластмасс не поддаются биodeградации, и для их полного разложения требуются столетия. Такая стойкость обусловлена высокой молекулярной

массой, прочными связями С–С и чрезвычайно гидрофобной поверхностью, трудно поддающейся воздействию ферментов. Кроме того, относительная непродолжительность присутствия пластмасс в природе препятствует появлению у микроорганизмов новых ферментов, которые могли бы разлагать синтетические полимеры [23]. Если стратегии утилизации природных полимеров микроорганизмами разрабатывались на протяжении миллиардов лет, то пластик известен всего несколько десятилетий, а это слишком короткий срок для того, чтобы естественный ход эволюции позволил микроорганизмам разработать стратегии разложения этих химических веществ. Кроме того пластмассы изначально разрабатывались таким образом, чтобы противостоять воздействию микроорганизмов, в результате чего уровень их стойкости значительно выше, чем у природных полимеров, например, целлюлозы и лигнина. Тем не менее, микробиологическое разложение – наиболее экологичный метод решения проблемы ликвидации глобального загрязнения пластиком, поэтому увеличение разнообразия микроорганизмов, разлагающих наиболее широко применяемые пластики, а также рассмотрение ферментативных механизмов, обеспечивающих эти процессы, представляет собой актуальную задачу и будет способствовать привлечению в качестве кандидатов для борьбы с пластиковыми отходами всё новых видов организмов.

Цель обзора – оценка деградационного потенциала двух групп организмов, которые в технологиях переработки и утилизации синтетических пластиков пока ещё не нашли широкого применения – базидиальных грибов и актинобактерий.

Методы. Стратегия поиска

Процесс сбора информации по теме обзора начинался с электронного поиска в базах данных PubMed (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed>), Scopus (<http://www.scopus.com/>), Академия Google (<https://scholar.google.ru>) и в Научной электронной библиотеке eLIBRARY.RU (<http://www.elibrary.ru>). Поиск проводили по следующим ключевым словам и словосочетаниям: «биodeградация пластика», «синтетический», «небиodeградируемый», «полимеры», «полиэтилен», «микропластик», «микроорганизмы», «актиномицеты», «мицелиальные бактерии», «базидиомицеты» «грибы», «лигнолитические ферменты», «энзимы». С помощью этой процедуры были отфильтро-

ваны публикации по микробиологическому и ферментативному разложению синтетических пластиковых полимеров. Публикации о разложении биоразлагаемых пластмасс и природных полимеров из рассмотрения были исключены. Внимание уделялось, в основном, печатным работам за последние три десятилетия, за исключением случаев, когда информация по этому вопросу приводится с исторической целью. Данные, полученные из результатов поиска, были рассмотрены, проанализированы, распределены по категориям и представлены в соответствующих разделах обзора.

Биодеградация пластиков базидиальными грибами

Грибы – эукариотические гетеротрофные организмы, вегетативное тело которых имеет мицелиальную/гифальную структуру. Сначала грибы продуцируют в ОС, содержащую трофические соединения, гидролитические ферменты, которые расщепляют сложные полимерные структуры до легко усваиваемых мономеров, а затем мономеры всасываются грибной клеткой и поступают в цитоплазму (рис. 2, см. вставку I). В результате их ассимиляции клеткой выделяются CO_2 и H_2O (минерализация субстрата в аэробных условиях). Образованные грибами мицелиальные структуры (гифы) можно разделить на четыре зоны: апикального роста, поглощения, накопления и старения, каждая из которых обладает определённой метаболической активностью в осуществлении процесса.

Базидиомицеты – высшие грибы с многоклеточным мицелием, насчитывающие около 30 тыс. видов как микроскопических размеров, так и с крупными плодовыми телами. Как все мицелиальные грибы, они играют решающую роль в разложении многочисленных сложных соединений, как природных, так и синтетических, в том числе тех, которые токсичны и загрязняют ОС [24, 25]. Базидиальные грибы обладают различными уникальными стратегиями, направленными на переработку субстрата вплоть до его полной минерализации [26]. Эти стратегии включают мощную ферментативную систему, способность к адсорбции и производству природных биосурфактантов – гидрофобин, которые позволяют грибам использовать полимеры, в том числе синтетические пластмассы, в качестве источника углерода и энергии.

Уникальной особенностью базидиомицетов является способность к синтезу экстра-

целлюлярных ферментов: лигнинпероксидаз, Mn-пероксидаз, полифункциональных пероксидаз, лакказ, обладающих широкой субстратной специфичностью, что позволяет им разлагать не только органические вещества природного происхождения, но и различные ксенобиотики, включая синтетические пластмассы. У базидиомицетов, как и других грибов, выявлены приспособительные механизмы к деградации пластиковых отходов (например, полимеров на нефтяной основе), благодаря способности осуществлять реакции различного механизма действия, сочетая при этом активность как внутриклеточных, так и внеклеточных ферментативных систем [22].

Внутриклеточная ферментативная система действует, прежде всего, как механизм внутренней детоксикации и играет важную роль в адаптации грибов [26, 27]. Деятельность этой ферментативной системы опосредуется эпоксидазами, принадлежащими к семейству цитохрома P450 (CYP) (ферменты фазы I), и трансферазами (ферменты фазы II). Ферменты фазы I и фазы II включают ферменты, участвующие в реакциях соответственно окисления и конъюгации [27]. Ферменты фазы I (CYP) представляют собой большое семейство ферментов, которые способны катализировать реакции, участвующие в метаболизме алифатических, алициклических и ароматических молекул, и ведут к эпоксилированию, гидроксигированию, деалкилированию, сульфоксидации, дезаминированию, дегалогенированию и восстановлению оксида азота [28]. Грибы обладают более разнообразными семействами ферментов CYP, чем животные, растения или бактерии. Специфичные для грибов (CYP61 и CYP56) ферменты P450 необходимы для первичного метаболизма, обеспечивая соответственно целостность стенки гиф и формирование внешней оболочки споры [29]. Моноксигеназы цитохрома P450 могут быть важны для инактивации ксенобиотиков путём введения гидроксильных групп в связи C–C. Цитохром P450s присутствует в грибах в избытке, но в основном участвует во внутриклеточном катаболизме ароматических соединений. Внеклеточная ферментативная система включает продукцию экзогидролаз, которые отвечают за разложение полисахаридов, и уникальную неспецифическую окислительную систему, участвующую в деградации таких сложных структур, как, например, лигнин [30]. Неспецифическая окислительная система может окислять широкий спектр субстратов и формируется в основном

оксидоредуктазами, включая пероксидазы, обесцвечивающие красители, и неспецифические пероксигеназы. Эти группы ферментов преобразуют органические субстраты путём окислительно-восстановительных реакций [26] и часто используются при биоремедиации, поскольку повышают растворимость загрязняющих веществ и, тем самым, снижают потенциал их биоаккумуляции. Среди прочих реакций, катализируемых неспецифическими пероксигеназами, отмечают эпоксицирование, пероксицирование ароматических веществ и сульфоксидацию [31]. Данный ферментативный комплекс характерен в основном для грибов, разлагающих древесину, таких, как ксилотрофные базидиомицеты [30].

Базидиальные грибы могут синтезировать множество внеклеточных ферментов, принимающих участие в процессе модификации и разрушения лигнина – лигниназы, которые разделяют на две группы: фенолоксидазы – лакказы и гемм-содержащие пероксидазы [32]. Эти две группы ферментов различаются акцепторами электронов: молекулярный кислород для лакказы и пероксид водорода для геммовых пероксидаз.

Характерной особенностью грибов, включая базидиальные, является секреция белков гидрофобин, которые активны на поверхности раздела сред: между клеточными стенками грибов и воздухом или между клеточными стенками грибов и твёрдыми поверхностями. Гидрофобины образуют гидрофобные поверхностные слои путём самосборки секретир-

руемых белковых мономеров в ответ на воздействие ОС [33]. Самосборка гидрофобин способствует прикреплению грибных гиф к гидрофобным поверхностям, поскольку они действуют как биосурфактанты, способствующие повышению биодоступности субстрата. Благодаря этому грибные гидрофобины рассматриваются в качестве ценного инструмента биоремедиации.

На основе гидрофобных свойств, морфологических особенностей монослоёв и растворимости в детергентах, гидрофобины делят на два класса. Гидрофобины класса I слабо растворимы в водных растворах и образуют многослойные амилоидные волокна. Гидрофобины класса II растворимы в водных растворах органических растворителей, а их монослои, из-за более простой морфологии, менее стабильны [22, 33]. Обычно каждый гриб содержит ряд различных гидрофобин. В таблице 1 суммирована информация об обнаружении гидрофобин у базидиальных грибов, участвующих в разложении пластика.

Наряду с разложением природных полимеров, в литературе встречаются данные о способности базидиальных грибов разлагать синтетические полимеры. В связи с этим методологию и знания, полученные в ходе исследований по разложению лигноцеллюлозы, в одном из недавних обзоров предложено применять и к разложению пластмасс [25]. Несмотря на то, что пластмассы существенно отличаются от лигноцеллюлозы, поскольку в них отсутствуют гидролизуемые связи С-С

Таблица 1 / Table 1

Гидрофобины базидиальных грибов, вызывающих биodeградацию пластика
Hydrophobins of basidial fungi that cause plastic biodegradation

Гриб / Fungus	Гидрофобин Hydrophobin	Класс	Молекулярный вес, кДа Molecular weight, kDa	Литературный источник Reference
<i>Agaricus bisporus</i>	ABH1	I	16	[34]
	ABH3	I	19	[35]
<i>Coprinus cinereus</i>	CoH1	I	10	[36]
<i>Dictyonema glabratum</i>	DGH2	I	14	[37]
<i>Ostreatus var. florida</i>	Fbh-1	II	12	[38]
<i>Pleurotus ostreatus</i>	POH1	I	15	[39]
	POH2	I	20	
	POH3	I	10	
<i>Pleurotus ostreatus var. florida</i>	Vmh1, Vmh2	не опр. nd	9	[40]
	Vmh3	не опр. nd	17	
<i>Tricholoma terreum</i>	Hyd 1	II	23	[41]
<i>Schizophyllum commune</i>	SC 1	I	13,5	[42, 43]

или СО и, следовательно, они обладают более высокой устойчивостью к разложению, между ними существуют очевидные сходства. Так, оба типа соединений представляют собой смеси гидрофобных полимеров с аморфными и кристаллическими участками, и для их разложения в обоих случаях требуются гидролазы и оксидоредуктазы [44]. Таким образом, из процесса разложения лигноцеллюлозы грибами можно извлечь много полезного для создания природоподобных технологий разложения и утилизации пластиков. Хотя возможность практического применения для этой цели базидиальных грибов ещё мало изучена, в литературе существуют различные примеры, когда при культивировании грибов с пластмассами наблюдали их деполимеризацию и/или биodeградацию. Признаки разрушения пластиков грибами детектировались разными методами и выражались в снижении массы полимера, различных деформациях поверхности, наблюдаемых с помощью сканирующей электронной и атомно-силовой микроскопии, изменении механических параметров (тензиометрия), степени кристалличности, фиксируемой методом ИК-спектromетрии с Фурье-преобразованием данных, снижении средней молекулярной массы полимера, определяемой с помощью газовой хроматографии/масс-спектromетрии (ГХ-МС), гель-проникающей хроматографии (ГПХ) [24].

Наиболее многочисленны примеры разложения пластиков базидиомицетами, вызывающими белую и бурую гниль древесины. У семи видов грибов белой гнили была выявлена способность к деградации ПВХ [45]. Регистрируемая по уменьшению количества С–Н-связей деполимеризация была продемонстрирована для видов *Phanerochaete chrysosporium*, *Ph. sajorcaju* и *Polyporus versicolor*; гораздо меньший потенциал деградации ПВХ отмечен для видов, принадлежащих к роду *Pleurotus*. Гриб белой гнили *Ph. chrysosporium*, разрушающий лигнин, был первым исследованным грибом, проявляющим способность к разложению фенольных смол (на фенолформальдегидном полимере) [46]. Ранее сообщалось о разрушении этим же видом другого синтетического линейного С–С полимера – поливинилового спирта – после предварительной химической обработки реактивом Фентона [47]. Согласно источнику [48], способностью к разложению поливинилового спирта, применяемого в качестве клея, обладал гриб *Pycnoporus cinnabarinus*. Авторами была показана взаимосвязь между разложением по-

лимера и продукцией грибом лакказы. Другой гриб белой гнили *Pleurotus ostreatus* разлагал пакеты из зелёного полиэтилена (LDPE) [49], в том числе предварительно обработанные плазмой [50]. Для грибов *Ph. chrysosporium* и *Trametes versicolor* была продемонстрирована способность разлагать такой полимер как нейлон (нейлон-66), широко используемый в текстильной промышленности [51]. Позднее выделение и характеристика фермента, ответственного за разложение нейлона, показали его сходство с Mn-пероксидазой [52]. Частично очищенная лигнинпероксидаза, полученная из *Ph. chrysosporium*, разлагает плёнки ПВХ [53]. К лигнолитическим грибам белой гнили относится вид *Shizophyllum commune*, известный способностью продуцировать различные ценные метаболиты, такие, как противоопухолевый полисахарид шизофиллан, и широкий спектр ферментов, включая целлюлазу, ксиланазу, пектиназу, лакказу, лигнин-пероксидазу и Mn-пероксидазу [54]. Сообщалось также о способности к деградации полиэтилена представителями этого вида, выделенными из грибных консорциумов, формирующихся при разложении древесины в сухих смешанных вечнозелёных лесах Шри-Ланки [55].

В работе [56] была показана способность базидиальных грибов разлагать остатки резиновых покрышек. В частности, установлено, что наиболее эффективным является гриб *Resinicium bicolor* (*Hydnum bicolor*). При обработке используемых в качестве добавок к резине ароматических соединений *R. bicolor* отмечали усиление роста на резине бактерий *Thiobacillus ferrooxidans*, а также ускорение процессов девулканизации. На основании полученных результатов сделано заключение о перспективности совместного культивирования базидиальных грибов и бактерий для целей биоразложения отходов резины.

Продемонстрировал более высокую, в сравнении с грибами белой гнили, способность к деполимеризации полистиролсульфоната (ПСС) гриб бурой гнили *Gloeophyllum trabeum* [57]. Углублённые исследования показали, что деполимеризация происходит под действием внеклеточного гидрохинона (2,5-диметокси-1,4-гидрохинон) Фентона. Средняя молекулярная масса сульфированного полимера под воздействием наиболее эффективного штамма-деполимеризатора снизилась в течение 20 дней на 50%, но разложение несulfированного полистирола было низким [58].

Интересным подходом к повышению биоразлагаемости синтетических материалов базидиальными грибами является включение натуральных волокон в термопластичную полимерную матрицу. Потенциал биodeградации древесно-пластиковых композитов (ДПК), полученных с использованием пластиковых отходов на основе РР и этиленвинилацетата (EVA) и древесной муки изучали в работе [59]. Мониторинг проводился путём культивирования различных видов базидиальных грибов на разных ДПК с помощью гравиметрического анализа и визуального мониторинга композитов. На основании результатов, представленных в этом исследовании, сделан вывод о наиболее эффективном взаимодействии с древесиной, содержащейся в композитах, базидиомицетов *Trametes villosa* и *Pycnoporus sanguineus*.

Грибы белой гнили *Pleurotus ostreatus*, *Phanerochaete chrysosporium* и *Trametes versicolor*, а также гриб бурой гнили *Gloeophyllum trabeum* были способны к деполимеризации полистирола при совместном инкубировании с лигнином [57].

Сообщалось, что древесная щепа стимулирует выработку лакказы у гриба *Bjerkandera adusta* ТВВ-03 и вызывает ускорение биodeградации полиэтилена высокой плотности [60]. В другой работе [61] оценивали эффективность 22 изолятов грибов, обладающих способностью разрушать древесину и осуществлять ферментативную деполимеризацию полиэтилена высокого давления (ПВД). Культуры грибов инкубировали с ПВД в течение 45 дней в присутствии и в отсутствие древесины в качестве источника углерода. Поразительной особенностью эксперимента было то, что все изоляты демонстрировали более значительное разложение ПВД в отсутствие древесины, чем в её присутствии. Превзошёл другие виды грибов, в отсутствие древесины, *Phlebiopsis flavidoalba*, показавший самый высокий процент снижения массы ($23,68 \pm 0,34\%$). Авторы делают заключение, что в отсутствие предпочтительного источника углерода грибы, вызывающие гниль древесины, активно используют любой доступный источник углерода (в данном случае ПВД), демонстрируя метаболическую приспособленность грибов к выживанию в стрессовых условиях.

Ранее было установлено, что значительную деполимеризацию полиэтилена может вызывать комбинация окислительно-восстановительного медиатора НВТ и лакказы [62, 63]. В дальнейшем с помощью системы «лакказа – медиатор» была инициирована

деполимеризация ПСС. С использованием лакказы из *Trametes versicolor* показано, что ограниченная деполимеризация этого пластика происходит только в присутствии определённых окислительно-восстановительных медиаторов [57, 58].

Способность грибов к разложению пластмасс повышается в результате их обработки ультрафиолетом (УФ), гамма-стерилизации или термических воздействий с целью повысить гидрофильность поверхности. В результате таких физических обработок достигалось разложение полипропилена грибами *Bjerkandera adusta* [64] и *Coriolus versicolor* [65]. Гриб белой гнили *Ph. chrysosporium* NCIM 1170 продемонстрировал разрушающие свойства по отношению к обработанному УФ поликарбонату. При совместном инкубировании в течение одного года потеря веса поликарбоната составила 5,4%, а степень полимеризации снизилась на 40% [66].

В литературе имеются сведения о биodeградации пластиковых полимеров съедобными базидиальными грибами, образующими мясистые плодовые тела при поглощении питательных веществ из субстрата [67]. Наряду с соломой, шелухой, древесным опилом и другими растительными отходами, некоторые искусственно культивируемые виды грибов показали свою способность поглощать питательные вещества из пластиковых полимеров. Так, *Pleurotus abalones*, *Pleurotus ostreatus*, *Agaricus bisporus* путём секреции ферментов лакказ используют полиэтилен и полистирол в качестве источников углерода, демонстрируя рост за счёт разложения пластмасс [68]. Базидиомицеты *Pleurotus eryngii* и *Lentinula edodes* разлагают пластмассы ВРА (бисфенол-А) и ДЕНР (ди-2-этигексилфталат) путём секреции фермента Mn-пероксидазы. Способность разлагать зелёный полиэтилен без предварительной физической обработки наблюдали также у *Pleurotus ostreatus* [49]. Выращивание ценных видов грибов с использованием в качестве питательного субстрата пластиковых отходов – это совершенно новый подход к борьбе с пластиковым загрязнением, и продуктивность грибов можно повысить, изменив состав субстрата [69].

Таким образом, базидиальные грибы обладают хорошим потенциалом для снижения негативного загрязняющего воздействия пластика на ОС, благодаря уникальной ферментативной системе, широкому диапазону субстратной специфичности, способности вырабатывать поверхностно-активные белки

гидрофобины, позволяющие успешно колонизировать гидрофобные поверхности, и проникать через микротрещины вглубь субстрата. К настоящему времени получены данные о способности многих представителей базидиомицоты к биодеградации одного или нескольких видов пластиков, среди которых такие широко производимые во всём мире синтетические полимеры, как полиэтилен высокого и низкого давления, полистирол, полигидроксibuтират, поливинилхлорид [70]. Грибные гифы прикрепляются к пластиковой плёнке и растут на ней, используя пластик в качестве субстрата и источника питания. В результате пластиковые массы медленно деполимеризуются, и, в дальнейшем, подвергаются минерализации с образованием таких конечных продуктов, как H_2O , CO_2 , CH_4 [71].

Несмотря на доказанную принципиальную возможность применения базидиальных грибов для деградации синтетических полимеров, практического использования базидиальные грибы в технологиях переработки и утилизации техногенных отходов пока ещё не нашли. Однако следует отметить, что даже если разложение грибами само по себе приводит к ограниченному разложению полимера, оно может уменьшить или вообще исключить необходимость предварительной механической (например, уменьшение размера) обработки пластмасс. Кроме того, к базидиомицотам относятся несколько коммерчески ценных искусственно культивируемых съедобных грибов [72]. Дальнейшие исследования их способности разлагать пластик позволили бы увеличить мировое производство продовольствия и сократить накопление пластика в природе [70].

Для ускорения процессов биодеградации пластиковых отходов будущие исследования в этом направлении, скорее всего, будут сосредоточены на получении новых изолятов из экосистем пластисферы – новой среды обитания, в которой могут находиться штаммы грибов, способных использовать пластиковые полимеры для роста; на привлечении для характеристики разлагающих пластик грибов молекулярных инструментов; на повышении уровня ферментативной активности грибов с помощью рекомбинантных технологий и генного редактирования.

Биодеградация пластиков актинобактериями

Актинобактерии (Actinomycetota) – уникальная группа грамположительных аэробных

прокариот с высоким содержанием GC-пар в ДНК, имеющих одну из самых сложных среди бактерий клеточную структуру. Они обладают уникальными метаболическими способностями, но, что особенно важно, представляют собой один из наиболее продуктивных источников биологически активных вторичных метаболитов [73]. Большинство практически значимых представителей актинобактерий относятся к порядку Actinomycetales и имеют тенденцию к формированию ветвящихся гиф, образующих мицелий, подобно грибному. Основные биогеоэкологические функции актиномицетов в природе сходны в значительной степени с функциями грибов [74] и заключаются в разложении в почве сложных полимеров: лигнина, целлюлозы, хитина, гумусовых веществ, что обеспечивается продукцией разнообразных экзогидролаз и способствует формированию почвенного плодородия. Актиномицеты хорошо известны своей метаболической универсальностью и многочисленными биотехнологическими применениями, такими как биоремедиация, медицина и сельское хозяйство [75, 76].

Продукция широкого спектра гидролитических ферментов является одним из основных факторов, ответственных за способность актиномицетов расти на различных пластиковых полимерах и разлагать высокомолекулярные соединения до более простых. В одном из недавних обзоров [77], посвящённых данному вопросу, суммированы сведения, касающиеся документированного участия актинобактерий в биодеградации различных видов наиболее производимых в настоящее время пластиков (табл. 2).

Актиномицеты, включая *Streptomyces* spp., *Rhodococcus ruber*, *Actinomadura* spp. и термофильные виды рода *Thermoactinomyces*, изолированные из разных экотопов, продемонстрировали, что они обладают значительным потенциалом биодеградации пластика [78, 79]. Сообщалось, что *Streptomyces scabies*, выделенный из картофеля, разлагает полиэтилен и ряд других синтетических (п-нитрофениловые эфиры) и природных (кутин и суберин) полимеров, благодаря продукции фермента эстеразы с широким диапазоном субстратной специфичности [79]. Показано также, что эндофитный актиномицет *Nocardopsis* sp., выделенный из растения гибискуса, способен разлагать полиэтилен и дизельное топливо [80]. Участие актиномицетов в экспериментальном микробном консорциуме BP8, которое эффективно разлагало полиуретан

Таблица 2 / Table 2

Деградация пластика актинобактериями [77] / Plastic degrading actinobacteria [77]

Пластик / Plastic	Актинобактерии / Actinobacteria
ПЭНП/LDPE	<i>Rhodococcus ruber</i> C208, <i>Streptomyces badius</i> ; <i>Streptomyces setonii</i> ; <i>Streptomyces viridosporus</i> , <i>Arthrobacter oxydans</i> ; <i>Arthrobacter globiformis</i> ; <i>Microbacterium paaraoxydans</i> ; <i>Cellulosimicrobium flunkei</i> ; <i>Arthrobacter paraffineus</i> , <i>Kocuria palustris</i>
ПЭВП/HDPE	<i>Arthrobacter</i> sp., <i>Arthrobacter</i> sp. GMB5, <i>Leucobacter</i> sp., <i>Micrococcus</i> sp.
ПУР/PUR	<i>Rhodococcus equi</i> , <i>Corynebacterium</i> sp. AF14; <i>Arthrobacter globiformis</i> SBI-5
ПЭ/PE	<i>Micrococcus luteus</i> , <i>Brevibacterium</i> sp., <i>Streptomyces albogriseolus</i> LBX-27
ПС/PS	<i>Rhodococcus ruber</i> C208, <i>Mycobacterium</i> sp., <i>Aquihabitans</i> sp., <i>Paenibacillus urinalis</i>
ПП/PP	<i>Rhodococcus ruber</i> C208
ПЭТ/PET	<i>Streptomyces</i> sp.; <i>Brevibacterium</i> sp.
ПВХ/PVC	<i>Micrococcus</i> sp. PVC-4

Таблица 3 / Table 3

Деградация различных видов пластиков стрептомицетами [91]
Various types of plastics degradation by *Streptomyces* spp. [91]

Полимер / Polymer	Вид / Species
Полиэтилен / Polyethylene	<i>Streptomyces aburaviensis</i> , <i>S. aveblanens</i> , <i>S. iakyrus</i> , <i>S. misioensis</i> , <i>S. warraensis</i> , <i>S. humidus</i> , <i>S. nigellus</i> , <i>S. parvullus</i> , <i>S. longisporoflavus</i> , <i>S. albogriseolus</i> LBX-2, <i>S. badius</i> ATCC39117, <i>S. setonii</i> ATCC 39116, <i>S. viridosporus</i> ATCC 39115
Полиэтилен низкой плотности Low-Density Polyethylene	<i>Streptomyces fulvissimus</i> , <i>S. badius</i> ATCC 39117, <i>S. setonii</i> ATCC 39116, <i>S. viridosporus</i> ATCC 39115
Полиэтилен высокой плотности High-Density Polyethylene	<i>Streptomyces</i> spp.
Смесь полиэтилена с крахмалом Starch-Polyethylene	<i>S. badius</i> 252, <i>S. setonii</i> 75Vi2, <i>S. viridosporus</i> T7A
Полиэтилентерефталат Polyethyleneterephthalate	<i>Streptomyces</i> spp.
Поли(цис-1,4-изопрен) Poly(cis-1,4-isoprene)	<i>S. griseoplanus</i> AS 4.1868T, <i>S. coelicolor</i> 1A, <i>S. exfoliatus</i> K10, <i>S. griseus</i> 1D, <i>S. lividans</i> 1326
Полиэстер / Polyester	<i>S. antibioticus</i>

с различными химическими добавками, было отмечено в работе [81].

В литературе часто встречаются свидетельства значительного вклада актинобактерий в разложение ПЭТ [82], который в основном используется для производства ПЭТ-бутылок, ПЭТ-фольги и волокон в текстильной промышленности. Способность к разложению ПЭТ ограничена, по-видимому, несколькими бактериальными таксонами, и наиболее охарактеризована у представителей родов *Thermomonospora* [83, 84], *Thermobifida* [85] и *Saccharomonospora* [86].

К настоящему времени известны четыре участвующие в разложении ПЭТ фермента (полиэфиргидролазы), продуцируемые видами рода *Thermobifida*, и по одному ферменту – представителями родов *Saccharomonospora* и *Thermomonospora*. Ферменты этих актино-

бактерий являются Ca²⁺-зависимыми, что обеспечивает им термостабильность, и они частично ингибируются выделяющимися при гидролизе продуктами [87]. Один из подходов к преодолению этого ограничения заключается в сочетании действия полиэфиргидролаз с другими ферментами для улучшения их каталитических свойств и связывания субстрата [88].

Известно, что актиномицеты продуцируют внеклеточные полимеры, такие как декстран, гликоген, леван и полисахаридные слизи, обогащённые азотом [89]. Было показано, что образование актиномицетами биоплёнки, подобно биоплёнкам клеточных бактерий, также является важным фактором колонизации пластмасс мицелиальными прокариотами [90].

Различные синтетические полимеры были изучены на предмет их биодеградаций штаммами наиболее распространённого

в различных местообитаниях рода *Streptomyces*. Имеющиеся в литературе сведения о деградационном потенциале стрептомицетов представлены в таблице 3.

Способностью утилизировать в качестве единственного источника углерода поли-(3-гидроксибутират) (PHB) и его сополимер поли-(3-гидроксибутират-со-3-гидроксивалерат) (PHBV) характеризовался морской изолят *Streptomyces* sp. SNG9 [92]. О бактериальном гидролизе полимеров свидетельствовали морфологические изменения слоёв, наблюдаемые с помощью сканирующей электронной микроскопии (SEM). В присутствии простых растворимых источников углерода экспрессия PHB-деполимеразы у стрептомицета была подавлена.

Поли-(3-гидроксибутират-со-3-гидроксивалерат) обладает свойствами, аналогичными термопластам, получаемым на нефтехимической основе. Для биодеградации PHBV в работе [93] провели исследования с *Actinomadura* sp. AF-555 и достигли воспроизводимых результатов разложения пластика, определённых с помощью SEM (шероховатость и ямки на поверхности) и методом ИК-спектроскопии с Фурье-преобразованием данных: по расщеплению связей –C–H и O–R групп или сложного эфира (>C=O).

Термофильное компостирование было одной из успешных технологий переработки биоразлагаемых пластмасс [94], в связи с чем поиск перспективных деструкторов среди термофильных актиномицетов продолжается. Сообщалось о разрушении термофильными представителями родов *Actinomadura* и *Saccharomonospora* сложных полиэфиrow поли(этиленсукцината) (PES), поли(ε-капролактона) (PCL) и поли(β-гидроксибутирата) (PHB) [95]. Среди термофильных PHB-, PCL- и PES-деструкторов были идентифицированы также представители родов *Microbispora*, *Streptomyces* и *Thermoactinomyces*, разлагающие полиэфиры при температуре 50 °C.

Гидролиз полиэфиrow с высокой молярной массой катализируют кутиназы (ЕС 3.1.1.74) – подкласс ферментов эстераз. Кутиназы представляют собой αβ-гидролазы или гидролазы сложных эфиrow карбоксильных соединений, первоначально выделенные из фитопатогенных грибов, поскольку они могут разрушать кутин в листьях или суберин в коре растений [96]. В дальнейшем полиэстеразу, способную гидролизовать ароматические полиэфиры (в первую очередь ПЭТ), выделили из

Thermobifida fusca [97] и ряда термофильных актиномицетов: *Thermomonospora fusca* [98], *Thermobifida alba* [99], *Thermobifida cellulolytica* [82] и *Thermomonospora curvata* [100]. Сообщалось также, что кутиназы гидролизуют алифатические полиэфиры, например, поли(ε-капролактона) PCL [101], а также алифатические ароматические сополиэфиры, такие как ПЭТ [102] и политриметилен терефталат (РТТ) [103].

Важным аспектом поиска среди актиномицетов штаммов с высокой деградационной способностью является разнообразие источников выделения. Основным источником изолятов мицелиальных бактерий, способных разлагать синтетические полимеры, является почва (38%), в первую очередь, загрязнённая почва свалок или промышленных предприятий (рис. 3, см. цв. вкладку I).

Под воздействием разнообразных загрязняющих веществ в такой почве создаются условия, способствующие развитию микроорганизмов, способных разрушать полимеры, и часто эти полимеры используются ими в качестве единственного источника углерода [91]. Разлагать синтетические полимеры могут также штаммы, выделенные из незагрязнённых источников – почвы и пресноводных водоёмов (25%) [95], а также симбиотические штаммы (8%), ассоциированные, например, с дождевыми червями [104]. Среди иных источников изоляции перспективных культур (29%) большие надежды исследователей связаны с изучением морской среды, поскольку пластиковый мусор является основным источником загрязнения морских экосистем [105], и деградационный потенциал морских актинобактерий в этих средах оценивается как весьма высокий [91].

Исследования, посвящённые биодеградации пластика актинобактериями, были до сих пор сосредоточены на понимании и моделировании процесса биодеградации полимеров (в основном, полиэтиленоподобных) отдельными штаммами. Эти кинетические модели прогнозируют скорость биодеградации конкретных пластиков выбранными штаммами и демонстрируют возможные пределы корректировки процесса. В дальнейшем, очевидно, фокус исследований будет смещён в сторону выяснения метаболических путей деградации, идентификации ферментов и генов, которые отвечают у конкретных видов за разложение всё более широкого спектра полимеров. Эти перспективные направления исследований будут способствовать разработке новых спосо-

бов обращения с пластиковыми отходами, что позволит в более крупных масштабах решать проблему загрязнения, связанную с накоплением в ОС синтетических полимеров.

Заключение

В целом, анализ современной литературы позволяет заключить, что биологический контроль пластикового загрязнения с использованием базидиальных грибов и актинобактерий представляет собой перспективный и экологичный способ борьбы с ним. Обе группы организмов могут участвовать в процессах разложения, благодаря мощной ферментативной системе и развитому мицелию, способному проникать в микротрещины пластика. Однако, несмотря на продемонстрированную возможность применения представителей этих групп мицелиальных организмов для деградации синтетических полимеров, практического использования в технологиях переработки и утилизации пластиковых отходов ни базидиомицеты, ни актиномицеты пока еще не нашли. Учитывая, что далеко не все экологические ниши были исследованы на предмет присутствия в них способных к разложению пластиков мицелиальных деструкторов, возможно, что расширение спектра исследуемых местообитаний приведёт к выделению новых целевых штаммов.

Расширить наши представления о механизмах биодegradации и роли различных участвующих в ней представителей микробиоты позволит использование метагеномики, которая даёт возможность поиска микроорганизмов, обладающих потенциалом биодegradации пластмасс как среди культивируемых, так и некультивируемых видов. Кроме того, инструменты молекулярной биологии, включая транскриптомику, протеомику и метаболомику, помогут понять самые глубокие аспекты взаимодействий, происходящих под влиянием факторов окружающей среды между генами, транскриптами, белками и метаболитами микроорганизмов в процессе разложения синтетических пластмасс.

Очевидно, перспективным подходом к повышению эффективности разложения пластмасс может явиться использование синергизма, возникающего в консорциуме различных видов, как между организмами, так и их ферментами. Несмотря на то, что многие ферменты, разлагающие пластик, были идентифицированы, биохимические и структурные свойства этих ферментов изучены пока

недостаточно. Эта информация необходима для лучшего понимания механизмов, участвующих в разложении слабо деградируемых пластиков. Она будет полезной в рамках синтетической биологии (для модификации продуцентов ферментов), а также при разработке новых пластиковых полимеров с улучшенной способностью к биологическому разложению. Дальнейшие исследования в этой области послужат основой для создания биотехнологии переработки пластиковых отходов, что позволит приблизиться к решению комплекса экологических проблем, связанных с пластиковым загрязнением.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги» (государственная регистрация в ЕГИСУ № 122040100032-5).

References

1. Bijker W.E. The social construction of Bakelite: Toward a theory of invention // The Social construction of technological systems / Eds. W.E. Bijker, T.P. Hughes, T. Pinch. Cambridge, MA: MIT Press, 1987. P. 159–187.
2. Morgana S., Casentini B., Amalfitano S. Uncovering the release of micro/nanoplastics from disposable face masks at times of COVID-19 // J. Hazard. Mater. 2021. V. 419. Article No. 126507. doi: 10.1016/j.jhazmat.2021.126507
3. Plastics – the facts 2019. An analysis of European plastics production, demand and waste data // Plastics Europe [Internet recourse] <https://www.plasticseurope.org/en/resources/publications/1804-plastics-facts-2019> (Accessed: 30.03.2024).
4. Lebreton L., Andrady A. Future scenarios of global plastic waste generation and disposal // Palgrave Commun. 2019. V. 5. Article No. 6. doi: 10.1057/s41599-018-0212-7
5. Barra R., Leonard S.A., Whaley C., Bierbaum R. Plastics and the circular economy. A STAP document. Washington: Scientific and Technical Advisory Panel, 2018. 28 p. doi: 10.13140/RG.2.2.11515.57128
6. The future of plastic // Nature communications. 2018. V. 9. Article No. 2157. doi: 10.1038/s41467-018-04565-2
7. Arun D., Kannabiran K. Plastic associated environmental pollution: A systematic review on biodegradation methods, challenges and future prospects // Res. J. Chem. Environ. 2023. V. 27. No. 2. P. 122–134. doi: 10.25303/2702rjce1220134
8. Gallo F., Fossi C., Weber R., Santillo D., Sousa J., Ingram I., Nadal A., Romano D. Marine litter plastics and microplastics and their toxic chemicals components: the need for urgent preventive measures // Environ. Sci. Eur. 2018. V. 30. No. 1. Article No. 13. doi: 10.1186/s12302-018-0139-z

9. Ganesh Kumar A., Anjana K., Hinduja M., Sujitha K., Dharani G. Review on plastic wastes in marine environment – Biodegradation and biotechnological solutions // *Mar. Pollut. Bull.* 2020. V. 150. Article No. 110733. doi: 10.1016/j.marpolbul.2019.110733
10. Gasperi J., Wright S.L., Dris R., Collard F., Mandin C., Guerrouache M., Langlois V., Kelly F.J., Tassin B. Microplastics in air: are we breathing it in? // *Curr. Opin. Environ. Sci. Health.* 2018. V. 1. P. 1–5. doi: 10.1016/j.coesh.2017.10.002
11. Allen S., Allen D., Phoenix V.R., Le Roux G., Jiménez P.D., Simonneau A., Binet S., Galop D. Atmospheric transport and deposition of microplastics in a remote mountain catchment // *Nat. Geosci.* 2019. V. 12. No. 5. P. 339–344. doi: 10.1038/s41561-019-0335-5
12. Royer S.J., Ferrón S., Wilson S.T., Karl D.M. Production of methane and ethylene from plastic in the environment // *PloS One.* 2018. V. 13. No. 8. P. e0200574. doi: 10.1371/journal.pone.0200574
13. Ali S.S., Elsamahy T., Koutra E., Kornaros M., El-Sheekh M., Abdelkarim E.A., Zhu D., Sun J. Degradation of conventional plastic wastes in the environment: A review on current status of knowledge and future perspectives of disposal // *Sci. Total Environ.* 2021. V. 771. Article No. 144719. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.144719
14. Galloway T.S., Lewis C.N. Marine microplastics spell big problems for future generations // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2016. V. 113. No. 9. P. 2331–2333. doi: 10.1073/pnas.1600715113
15. Chen Q., Allgeier A., Yin D., Hollert H. Leaching of endocrine disrupting chemicals from marine microplastics and mesoplastics under common life stress conditions // *Environ. Int.* 2019. V. 130. Article No. 104938. doi: 10.1016/j.envint.2019.104938
16. Chamas A., Moon H., Zheng J., Qiu Y., Tabassum T., Jang J.H., Abu-Omar M., Scott S.L., Suh S. Degradation rates of plastics in the environment // *ACS Sustainable Chem. Eng.* 2020. V. 8. No. 9. P. 3494–3511. doi: 10.1021/acssuschemeng.9b06635?ref
17. Tang Y., Liu Y., Chen Y., Zhang W., Zhao J., He S., Yang C., Zhang T., Tang C., Zhang C., Yang Z. A review: Research progress on microplastic pollutants in aquatic environments // *Sci. Total Environ.* 2021. V. 766. Article No. 142572. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.142572
18. Eriksen M., Lebreton L.C., Carson H.S., Thiel M., Moore C.J., Borerro J.C., Galgani F., Ryan P.G., Reisser J. Plastic pollution in the world's oceans: more than 5 trillion plastic pieces weighing over 250,000 tons afloat at sea // *PloS One.* 2014. V. 9. No. 12. P. e111913. doi: 10.1371/journal.pone.0111913
19. Schmaltz E., Melvin E.C., Diana Z., Gunady E.F., Rittschof D., Somarelli J.A., Virdin J., Dunphy-Daly M.M. Plastic pollution solutions: emerging technologies to prevent and collect marine plastic pollution // *Environ. Int.* 2020. V. 144. Article No. 106067. doi: 10.1016/j.envint.2020.106067
20. Ho B.T., Roberts T.K., Lucas S. An overview on biodegradation of polystyrene and modified polystyrene: the microbial approach // *Crit. Rev. Biotechnol.* 2018. V. 38. No. 2. P. 308–320. doi: 10.1080/07388551.2017.1355293
21. Iram D., Riaz R., Iqbal R.K. Usage of potential microorganisms for degradation of plastics // *Open J. Environ. Biol.* 2019. V. 4. No. 1. P. 7–15. doi: 10.17352/ojeb.000010
22. Sánchez C. Fungal potential for the degradation of petroleum-based polymers: An overview of macro- and microplastics biodegradation // *Biotechnol. Adv.* 2020. V. 40. Article No. 107501. doi: 10.1016/j.biotechadv.2019.107501
23. Amobonye A., Bhagwat P., Singh S., Pillai S. Plastic biodegradation: Frontline microbes and their enzymes // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 759. Article No. 143536. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.143536
24. Kotova I.B., Taktarova Yu.V., Tsavkelova E.A., Egorova M.A., Bubnov I.A., Malakhova D.V., Shirinkina L.I., Sokolova T.G., Bonch-Osmolovskaya E.A. Microbial degradation of plastics and approaches to make it more efficient // *Microbiology.* 2021. V. 90. No. 6. P. 671–701. doi: 10.1134/S0026261721060084
25. Pathak V.M., Navneet. Review on the current status of polymer degradation: a microbial approach // *Bioresour. Bioprocess.* 2017. V. 4. Article No. 15. doi: 10.1186/s40643-017-0145-9
26. Olicón-Hernández D.R., González-López J., Aranda E. Overview on the biochemical potential of filamentous fungi to degrade pharmaceutical compounds // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. Article No. 256025. doi: 10.3389/fmicb.2017.01792
27. Schwartz M., Perrot T., Aubert E., Dumarçay S., Favier F., Gérardin P., Morel-Rouhier M., Mulliert G., Saiag F., Didierjean C., Gelhaye E. Molecular recognition of wood polyphenols by phase II detoxification enzymes of the white rot *Trametes versicolor* // *Sci. Rep.* 2018. V. 8. No. 1. Article No. 8472. doi: 10.1038/s41598-018-26601-3
28. Shin J., Kim J.E., Lee Y.W., Son H. Fungal cytochrome P450s and the P450 complement (CYPome) of *Fusarium graminearum* // *Toxins (Basel).* 2018. V. 10. No. 3. Article No. 112. doi: 10.3390/toxins10030112
29. Črešnar B., Petrič Š. Cytochrome P450 enzymes in the fungal kingdom // *Biochim. Biophys. Acta, Proteins Proteomics.* 2011. V. 1814. No. 1. P. 29–35. doi: 10.1016/j.bbapap.2010.06.020
30. Sánchez C. Lignocellulosic residues: biodegradation and bioconversion by fungi // *Biotechnol. Adv.* 2009. V. 27. No. 2. P. 185–194. doi: 10.1016/j.biotechadv.2008.11.001
31. Karich A., Ullrich R., Scheibner K., Hofrichter M. Fungal unspecific peroxygenases oxidize the majority of organic EPA priority pollutants // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. Article No. 1463. doi: 10.3389/fmicb.2017.01463
32. Kulikova N.A., Klein O.I., Stepanova E.V., Koroleva O.V. Use of basidiomycetes in industrial waste process-

ing and utilization technologies: Fundamental and applied aspects (review) // Appl. Biochem. Microbiol. 2011. V. 47. P. 565–579. doi: 10.1134/S000368381106007X

33. Wu Y., Li J., Yang H., Shin H.J. Fungal and mushroom hydrophobins: A review // J. Mushroom. 2017. V. 15. No. 1. P. 1–7. doi: 10.14480/JM.2017.15.1.1

34. Lugones L.G., Bosscher J.S., Scholtmeyer K., de Vries O.M.H., Wessels J.G.H. An abundant hydrophobin (ABH1) forms hydrophobic rodlet layers in *Agaricus bisporus* fruiting bodies // Microbiol. 1996. V. 142. No. 5. P. 1321–1329. doi: 10.1099/13500872-142-5-1321

35. Lugones L.G., Wös H.A.B., Wessels J.G.H. A hydrophobin (ABH3) specifically secreted by vegetatively growing hyphae of *Agaricus bisporus* (common white button mushroom) // Microbiol. 1998. V. 144. No. 8. P. 2345–2353. doi: 10.1099/00221287-144-8-2345

36. Ásgeirsdóttir S.A., Halsall J.R., Casselton L.A. Expression of two closely linked hydrophobin genes of *Coprinus cinereus* is monokaryon-specific and down-regulated by the oid-1 mutation // Fungal Genet. Biol. 1997. V. 22. No. 1. P. 54–63. doi: 10.1006/fgbi.1997.0992

37. Trembley M.L., Ringli C., Honegger R. Differential expression of hydrophobins DGH1, DGH2 and DGH3 and immunolocalization of DGH1 in strata of the lichenized basidiocarp of *Dictyonema glabratum* // New Phytol. 2002. V. 154. No. 1. P. 185–195. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00360.x

38. Peñas M.M., Ásgeirsdóttir S.A., Lasa I., Culiñez-Maciá F.A., Pisabarro A.G., Wessels J.G., Ramírez L. Identification, characterization, and in situ detection of a fruit-body-specific hydrophobin of *Pleurotus ostreatus* // Appl. Environ. Microbiol. 1998. V. 64. No. 10. P. 4028–4034. doi: 10.1128/AEM.64.10.4028-4034.1998

39. Ásgeirsdóttir S.A., de Vries O.M.H., Wessels J.G.H. Identification of three differentially expressed hydrophobins in *Pleurotus ostreatus* (oyster mushroom) // Microbiol. 1998. V. 144. No. 11. P. 2961–2969. doi: 10.1099/00221287-144-11-2961

40. Elias A., Barona A., Arreguy A., Rios J., Aranguiz I., Peñas J. Evaluation of a packing material for the biodegradation of H₂S and product analysis // Process Biochem. 2002. V. 37. No. 8. P. 813–820. doi: 10.1016/S0032-9592(01)00287-4

41. Mankel A., Krause K., Kothe E. Identification of a hydrophobin gene that is developmentally regulated in the ectomycorrhizal fungus *Tricholoma terreum* // Appl. Environ. Microbiol. 2002. V. 68. No. 3. P. 1408–1413. doi: 10.1128/AEM.68.3.1408-1413.2002

42. Schuren F.H.J., Wessels J.G.H. Two genes specifically expressed in fruiting dikaryons of *Schizophyllum commune*: homologies with a gene not regulated by mating-type genes // Gene. 1990. V. 90. No. 2. P. 199–205. doi: 10.1016/0378-1119(90)90180-y

43. Wösten H.A.B., Wessels J.G.H. Hydrophobins, from molecular structure to multiple functions in fungal development // Mycoscience. 1997. V. 38. P. 363–374. doi: 10.1007/BF02464099

44. Daly P., Cai F., Kubicek C.P., Jiang S., Grujic M., Rahimi M.J., Sheteiwy M.S., Giles R., Riaz A., De Vries R.P., Akcapinar G.B., Wei L., Druzhinina I.S. From lignocellulose to plastics: Knowledge transfer on the degradation approaches by fungi // Biotechnol. Adv. 2021. V. 50. Article No. 107770. doi: 10.1016/j.biotechadv.2021.107770

45. Kırbaş Z., Keskin N., Güner A. Biodegradation of polyvinylchloride (PVC) by white rot fungi // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1999. V. 63. No. 3. P. 335–342. doi: 10.1007/s001289900985

46. Gusse A.C., Miller P.D., Volk T.J. White-rot fungi demonstrate first biodegradation of phenolic resin // Environ. Sci. Technol. 2006. V. 40. No. 13. P. 4196–4199. doi: 10.1021/es060408h

47. Huang M.H., Shih Y.P., Liu S.M. Biodegradation of polyvinyl alcohol by *Phanerochaete chrysosporium* after pretreatment with Fenton's reagent // J. Environ. Sci. Health. A Tox. Hazard Subst. Environ. Eng. 2002. V. 37. No. 1. P. 29–41. doi: 10.1081/Ese100108480

48. Larking D.M., Crawford R.J., Christie G.B., Lonergan G.T. Enhanced degradation of polyvinyl alcohol by *Pycnoporus cinnabarinus* after pretreatment with Fenton's reagent // Appl. Environ. Microbiol. 1999. V. 65. No. 4. P. 1798–1800. doi: 10.1128/AEM.65.4.1798-1800.1999

49. da Luz J.M.R., Paes S.A., Ribeiro K.V.G., Mendes I.R., Kasuya M.C.M. Degradation of green polyethylene by *Pleurotus ostreatus* // PLoS One. 2015. V. 10. No. 6. Article No. e0126047. doi: 10.1371/journal.pone.0126047

50. Gómez-Méndez L.D., Moreno-Bayona D.A., Poutou-Piñales R.A., Salcedo-Reyes J.C., Pedroza-Rodríguez A.M., Vargas A., Bogoya J.M. Biodeterioration of plasma pretreated LDPE sheets by *Pleurotus ostreatus* // PloS One. 2018. V. 13. No. 9. Article No. e0203786. doi: 10.1371/journal.pone.0203786

51. Miura M., Deguchi T., Yanagi C., Suzuki J., Kitaoka Y., Kakezawa M. The indicative culture parameters of manganese peroxidase production by white rot fungus IZU-154 // J. Ferment. Bioeng. 1997. V. 84. No. 5. P. 414–420. doi: 10.1016/S0922-338X(97)82001-6

52. Deguchi T., Matsubara M., Nishida T. NADH oxidation by manganese peroxidase with or without alpha-hydroxy acid // Biosci. Biotechnol. Biochem. 2002. V. 66. No. 4. P. 717–721. doi: 10.1271/bbb.66.717

53. Khatoun N., Jamal A., Ali M.I. Lignin peroxidase isoenzyme: a novel approach to biodegrade the toxic synthetic polymer waste // Environ. Technol. 2019. V. 40. No. 11. P. 1366–1375. doi: 10.1080/09593330.2017.1422550

54. Kumar A., Bharti A.K., Bezie Y. *Schizophyllum commune*: A fungal cell-factory for production of valuable metabolites and enzymes // BioResources. 2022. V. 17. No. 3. P. 5420–5436. doi: 10.15376/biores.17.3.Kumar

55. Perera P., Deraniyagala A.S., Mahawaththagea M.P.S., Herath H., Rajapakse C.S.K., Wijesinghe P., Attanayake R.N. Decaying hardwood associated fungi showing signatures of polyethylene degradation // BioResources. 2021. V. 16. No. 4. P. 7056–7070. doi: 10.15376/biores.16.4.7056-7070

56. Bredberg K., Andersson B.E., Landfors E., Holst O. Microbial detoxification of waste rubber material by wood-rotting fungi // *Bioresour. Technol.* 2002. V. 83. No. 3. P. 221–224. doi: 10.1016/S0960-8524(01)00218-8
57. Krueger M.C., Hofmann U., Moeder M., Schlosser D. Potential of wood-rotting fungi to attack polystyrene sulfonate and its depolymerisation by *Gloeophyllum trabeum* via hydroquinone-driven Fenton chemistry // *PloS One*. 2015. V. 10. No. 7. Article No. e0131773. doi: 10.1371/journal.pone.0131773
58. Krueger M.C., Seiwert B., Prager A., Zhang S., Abel B., Harms H., Schlosser D. Degradation of polystyrene and selected analogues by biological Fenton chemistry approaches: Opportunities and limitations // *Chemosphere*. 2017. V. 173. P. 520–528. doi: 10.1016/j.chemosphere.2017.01.089
59. Catto A.L., Rosseto E.S., Reck M.A., Rossini K., da Silveira R.M.B., Santana R.M.C. Growth of white rot fungi in composites produced from urban plastic waste and wood // *Macromol. Symp.* 2014. V. 344. No. 1. P. 33–38. doi: 10.1002/masy.201300216
60. Kang B.R., Kim S.B., Song H.A., Lee T.K. Accelerating the biodegradation of high-density polyethylene (HDPE) using *Bjerkandera adusta* TBB-03 and lignocellulose substrates // *Microorganisms*. 2019. V. 7. No. 9. Article No. 304. doi: 10.3390/microorganisms7090304
61. Perera P., Herath H., Paranagama P.A., Wijesinghe P., Attanayake R.N. Wood decay fungi show enhanced biodeterioration of low-density polyethylene in the absence of wood in culture media // *Plos One*. 2023. V. 18. No. 7. Article No. e0288133. doi: 10.1371/journal.pone.0288133
62. Fujisawa M., Hirai H., Nishida T. Degradation of polyethylene and Nylon-66 by the laccase-mediator system // *J. Polym. Environ.* 2001. V. 9. No. 3. P. 103–108. doi: 10.1023/A:1020472426516
63. Giardina P., Faraco V., Pezzella C., Piscitelli A., Vanhulle S., Sannia G. Laccases: a never-ending story // *Cell. Mol. Life Sci.* 2010. V. 67. No. 3. P. 369–385. doi: 10.1007/s00018-009-0169-1
64. Butnaru E., Darie-Niță R.N., Zaharescu T., Balaș T., Tănase C., Hitruc G., Doroftei F., Vasile C. Gamma irradiation assisted fungal degradation of the polypropylene/biomass composites // *Radiat. Phys. Chem.* 2016. No. 125. P. 134–144. doi: 10.1016/j.radphyschem.2016.04.003
65. Kord B., Ayrilmis N., Ghalehno M.D. Effect of fungal degradation on technological properties of carbon nanotubes reinforced polypropylene/rice straw composites // *Polym. Polym. Compos.* 2021. V. 29. No. 5. P. 303–310. doi: 10.1177/0967391120915347
66. Artham T., Doble M. Biodegradation of physicochemically treated polycarbonate by fungi // *Biomacromolecules*. 2010. V. 11. No. 1. P. 20–28. doi: 10.1021/bm9008099
67. Srikanth M., Sandeep T.S.R.S., Sucharitha K., Godi S. Biodegradation of plastic polymers by fungi: a brief review // *Bioresour. Bioprocess.* 2022. V. 9. No. 1. Article No. 42. doi: 10.1186/s40643-022-00532-4
68. Hock O.G., Lum H.W., de Qin D., Kee W.K., Shing W.L. The growth and laccase activity of edible mushrooms involved in plastics degradation // *Curr. Topics Toxicol.* 2019. V. 15. P. 57–62.
69. da Luz J.M.R., Paes S.A., Nunes M.D., da Silva Md.C.S., Kasuya M.C.M. Degradation of oxo-biodegradable plastic by *Pleurotus ostreatus* // *Plos One*. 2013. V. 8. No. 8. Article No. e69386. doi: 10.1371/journal.pone.0069386
70. Ekanayaka A.H., Tibpromma S., Dai D., Xu R., Suwannarach N., Stephenson S.L., Dao C., Karunaratna S.C. A review of the fungi that degrade plastic // *J. Fungi (Bazel)*. 2022. V. 8. No. 8. Article No. 772. doi: 10.3390/jof8080772
71. Montazer Z., Habibi Najafi M.B., Levin D.B. Microbial degradation of low-density polyethylene and synthesis of polyhydroxyalkanoate polymers // *Can. J. Microbiol.* 2019. V. 65. No. 3. P. 224–234. doi: 10.1139/cjm-2018-0335
72. de Mattos-Shiple K.M.J., Ford K.L., Alberti F., Banks A.M., Bailey A.M., Foster G.D. The good, the bad and the tasty: the many roles of mushrooms // *Stud. Mycol.* 2016. V. 85. No. 1. P. 125–157. doi: 10.1016/j.simyco.2016.11.002
73. Biology and biotechnology of actinobacteria / Eds. J. Wink, F. Mohammadipanah, J. Hamedi. Cham: Springer, 2017. Chapter VII. P. 151–180. doi: 10.1007/978-3-319-60339-1
74. Dobrovol'skaya T.G., Zvyagintsev D.G., Chernov I.Yu., Golovchenko A.V., Zenova G.M., Lysak L.V., Manucharova N.A., Marfenina O.E., Polyanskaya L.M., Stepanov A.L., Umarov M.M. The role of microorganisms in the ecological functions of soils // *Eurasian Soil Sci.* 2015. V. 48. P. 959–967. doi: 10.1134/S1064229315090033
75. Gohain A., Manpoong C., Saikia R., De Mandal S. Actinobacteria: diversity and biotechnological applications // *Recent Advancements in Microbial Diversity* / Eds. S. De Mandal, P. Bhatt. Academic Press, 2020. P. 217–231. doi: 10.1016/B978-0-12-821265-3.00009-8
76. Grigoryan L.N., Bataeva Yu.V. Ecological features and biotechnological possibilities of soil actinobacteria (review) // *Theoretical and Applied Ecology*. 2023. No. 2. P. 6–19 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2023-2-006-019
77. Arun D., Kannabiran K. Plastic associated environmental pollution: A systematic review on biodegradation methods, challenges and future prospects // *Res. J. Chem. Environ.* 2023. V. 27. No. 2. P. 122–134. doi: 10.25303/2702rjce1220134
78. Auta H.S., Emenike C.U., Jayanthi B., Fauziah S.H. Growth kinetics and biodeterioration of polypropylene microplastics by *Bacillus* sp. and *Rhodococcus* sp. isolated

from mangrove sediment // Mar. Pollut. Bull. 2018. V. 127. P. 15–21. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.11.036

79. Jabloun R., Khalil M., Moussa I.E.B., Simao-Beauvoir A.M., Lerat S., Brzezinski R., Beaulieu C. Enzymatic degradation of p-nitrophenyl esters, polyethylene terephthalate, cutin, and suberin by Sub1, a suberinase encoded by the plant pathogen *Streptomyces scabies* // Microbes Environ. 2020. V. 35. No. 1. Article No. ME19086. doi: 10.1264/jsme2.ME19086

80. Singh M.J., Sedhuraman P. Biosurfactant, polythene, plastic, and diesel biodegradation activity of endophytic *Nocardopsis* sp. mrinalini9 isolated from *Hibiscus rosasinensis* leaves // Bioresour. Bioprocess. 2015. V. 2. Article No. 2. doi: 10.1186/s40643-014-0034-4

81. Gaytán I., Sánchez-Reyes A., Burelo M., Vargas-Suárez M., Liachko I., Press M., Sullivan S., Cruz-Gómez M.J., Loza-Tavera H. Degradation of recalcitrant polyurethane and xenobiotic additives by a selected landfill microbial community and its biodegradative potential revealed by proximity ligation-based metagenomic analysis // Front. Microbiol. 2020. V. 10. Article No. 2986. doi: 10.3389/fmicb.2019.02986

82. Herrero Acero E., Ribitsch D., Steinkellner G., Gruber K., Greimel K., Eiteljoerg I., Trotscha E., Wei R., Zimmermann W., Zinn M., Cavaco-Paulo A., Freddi G., Schwab H., Guebitz G. Enzymatic surface hydrolysis of PET: effect of structural diversity on kinetic properties of cutinases from *Thermobifida* // Macromolecules. 2011. V. 44. No. 12. P. 4632–4640. doi: 10.1021/ma200949p

83. Kleeberg I., Hetz C., Kroppenstedt R.M., Müller R.J., Deckwer W.D. Biodegradation of aliphatic-aromatic copolyesters by *Thermomonospora fusca* and other thermophilic compost isolates // Appl. Environ. Microbiol. 1998. V. 64. No. 5. P. 1731–1735. doi: 10.1128/AEM.64.5.1731-1735.1998

84. Wei R., Oeser T., Then J., Kühn N., Barth M., Schmidt J., Zimmermann W. Functional characterization and structural modeling of synthetic polyester-degrading hydrolases from *Thermomonospora curvata* // AMB Express. 2014. V. 4. Article No. 44. doi: 10.1186/s13568-014-0044-9

85. Ribitsch D., Herero Acero E., Greimel K., Dellacher A., Zitzenbacher S., Marold A., Rodriguez R.D., Steinkellner G., Gruber K., Schwab H., Guebitz G.M. A new esterase from *Thermobifida halotolerans* hydrolyses polyethylene terephthalate (PET) and polylactic acid (PLA) // Polymers. 2012. V. 4. P. 617–629. doi: 10.3390/polym4010617

86. Kawai F., Oda M., Tamashiro T., Waku T., Tanaka N., Yamamoto M., Mizushima H., Miyakawa T., Tanokura M. A novel Ca²⁺-activated, thermostabilized polyesterase capable of hydrolyzing polyethylene terephthalate from *Saccharomonospora viridis* AHK190 // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2014. V. 98. No. 24. P. 10053–10064. doi: 10.1007/s00253-014-5860-y

87. Barth M., Oeser T., Wei R., Then J., Schmidt J., Zimmermann W. Effect of hydrolysis products on the

enzymatic degradation of polyethylene terephthalate nanoparticles by a polyester hydrolase from *Thermobifida fusca* // Biochem. Eng. J. 2015. V. 93. P. 222–228. doi: 10.1016/j.bej.2014.10.012

88. Austin H.P., Allen M.D., Donohoe B.S., Rorrer N.A., Kearns F.L., Silveira R.L., Pollard B.C., Dominick G., Duman R., El Omari K., Mykhaylyk V., Wagner A., Michener W.E., Amore A., Skaf M.S., Crowley M.F., Thorne A.W., Johnson C.W., Woodcock H.L., McGeehan J.E., Beckham G.T. Characterization and engineering of a plastic-degrading aromatic polyesterase // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2018. V. 115. No. 19. P. E4350–E4357. doi: 10.1073/pnas.1718804115

89. Pujic P., Beaman B.L., Ravalison M., Boiron P., Rodriguez-Nava V. Nocardia and Actinomyces // Molecular Medical Microbiology / Eds. Y. Tang, A. Sails. Academic Press, 2015. V. 2. P. 731–752. doi: 10.1016/B978-0-12-397169-2.00040-8

90. Gilan I., Sivan A. Effect of proteases on biofilm formation of the plastic-degrading actinomycete *Rhodococcus ruber* C208 // FEMS Microbiol. Lett. V. 342. No. 1. P. 18–23. doi: 10.1111/1574-6968.12114

91. Rodríguez-Fonseca M.F., Sánchez-Suárez J., Valero M.F., Ruiz-Balaguera S., Díaz L.E. *Streptomyces* as potential synthetic polymer degraders: a systematic review // Bioengineering (Bazel). 2021. V. 8. No. 11. Article No. 154. doi: 10.3390/bioengineering8110154

92. Mabrouk M.M., Sabry S.A. Degradation of poly (3-hydroxybutyrate) and its copolymer poly (3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) by a marine *Streptomyces* sp. SNG9 // Microbiol. Res. 2001. V. 156. No. 4. P. 323–335. doi: 10.1078/0944-5013-00115

93. Shah A.A., Hasan F., Hameed A. Degradation of poly (3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) by a newly isolated *Actinomadura* sp. AF-555, from soil // Int. Biodeterior. Biodegrad. 2010. V. 64. No. 4. P. 281–285. doi: 10.1016/j.ibiod.2009.10.012

94. Tokiwa Y., Iwamoto A., Koyama M., Kataoka N., Nishida H. Biological recycling of plastics containing ester bonds // Makromol. Chem. Macromol. Symp. 1992. V. 57. No. 1. P. 273–279. doi: 10.1002/masy.19920570125

95. Tseng M., Hoang K.C., Yang M.K., Yang S.F., Chu W.S. Polyester-degrading thermophilic actinomycetes isolated from different environment in Taiwan // Biodegradation. 2007. V. 18. No. 5. P. 579–583. doi: 10.1007/s10532-006-9089-z

96. Mohanan N., Montazer Z., Sharma P.K., Levin D.B. Microbial and enzymatic degradation of synthetic plastics // Front. Microbiol. 2020. V. 11. Article No. 580709. doi: 10.3389/fmicb.2020.580709

97. Müller R.J., Schrader H., Profe J., Dresler K., Deckwer W.D. Enzymatic degradation of poly(ethylene terephthalate): rapid hydrolysis using a hydrolase from *T. fusca* // Macromol. Rapid Commun. 2005. V. 26. P. 1400–1405. doi: 10.1002/marc.200500410

98. Fett W.F., Wijey C., Moreau R.A., Osman S.F. Production of cutinase by *Thermomonospora fusca* ATCC 27730 // J. Appl. Microbiol. 1999. V. 86. No. 4. P. 561–568. doi: 10.1046/j.1365-2672.1999.00690.x
99. Hu X., Thumarat U., Zhang X., Tang M., Kawai F. Diversity of polyester-degrading bacteria in compost and molecular analysis of a thermoactive esterase from *Thermobifida alba* AHK119 // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2010. V. 87. No. 2. P. 771–779. doi: 10.1007/s00253-010-2555-x
100. Islam S., Apitius L., Jakob F., Schwaneberg U. Targeting microplastic particles in the void of diluted suspensions // Environ. Int. 2019. V. 123. P. 428–435. doi: 10.1016/j.envint.2018.12.029
101. Baker P.J., Poultney C., Liu Z., Gross R.A., Montclare J.K. Identification and comparison of cutinases for synthetic polyester degradation // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2012. V. 93. P. 229–240. doi: 10.1007/s00253-011-3402-4
102. Gamerith C., Zartl B., Pellis A., Guillaumot F., Marty A., Herrero Acero E., Guebitz G.M. Enzymatic recovery of polyester building blocks from polymer blends // Process Biochem. 2017. V. 59. P. 58–64. doi: 10.1016/j.procbio.2017.01.004
103. Eberl A., Heumann S., Brückner T., Araujo R., Cavaco-Paulo A., Kaufmann F., Kroutil W., Guebitz G.M. Enzymatic surface hydrolysis of poly(ethylene terephthalate) and bis(benzoyloxyethyl) terephthalate by lipase and cutinase in the presence of surface active molecules // J. Biotechnol. 2009. V. 143. No. 3. P. 207–212. doi: 10.1016/j.jbiotec.2009.07.008
104. Huerta Lwanga E., Thapa B., Yang X., Gertsen H., Salánki T., Geissen V., Garbeva P. Decay of low-density polyethylene by bacteria extracted from earthworm's guts: A potential for soil restoration // Sci. Total Environ. 2018. V. 624. P. 753–757. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.12.144
105. Avio C.G., Gorbi S., Regoli F. Plastics and microplastics in the oceans: From emerging pollutants to emerged threat // Mar. Environ. Res. 2017. V. 128. P. 2–11. doi: 10.1016/j.marenvres.2016.05.012