

История развития и передовые области применения ферментов (обзор)

В. В. Мартынов, Т. Н. Щемелинина,
Е. М. Анчугова, М. Ю. Маркарова, А. Г. Донцов

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар

martynov.v.v@ib.komisc.ru
tatyana.komi@mail.ru
anchugova@ib.komisc.ru
myriam@mail.ru
dontsov@ib.komisc.ru

Аннотация

Природные катализаторы – ферменты становятся все более популярными и привлекательными для промышленности благодаря своей экологичности и высокой эффективности по сравнению с традиционными методами. Данный обзор прослеживает путь развития этой области от первых шагов до современных достижений, основанных на тонкой настройке ферментов и их эволюции. Научные статьи обзора были отобраны по ключевым словам, связанным с целлюлолитическими и лигнинолитическими ферментами, штаммами бактерий и грибов, а также использованием промышленных отходов в качестве питательных сред для продуцентов ферментов. Продемонстрированы передовые примеры применения ферментов в промышленности.

Ключевые слова:

ферменты, лигноцеллюлозные отходы, бактерии, грибы, питательные среды, промышленное производство

Введение

Ферменты – это природные вещества, которые играют ключевую роль во многих промышленных процессах. Они не только экологически безопасны, но и обладают огромным потенциалом в различных сферах – от биотехнологий до производства потребительских товаров [1]. История использования ферментативных процессов восходит к древним временам, о чем свидетельствует практика получения спирта, известная еще в 7000 г. до н. э. Среди всего многообразия ферментов особый промышленный интерес вызывают целлюлолитические ферменты, к которым относятся эндоглюканызы, экзоглюканызы, β -глюкозидазы и ксиланызы. Эти соединения незаменимы в производстве биотоплива, пищевых продуктов, кормов для животных, текстиля, моющих средств, лекарств и бумаги [2, 3]. Другая важная группа – это лигнинпероксидазы, Mn-пероксидазы и лакказы. Они находят применение в текстильной промышленности, при обработке целлюлозы, в производстве

Historical development and cutting-edge applications of enzymes: a review

V. V. Martynov, T. N. Shchemelinina,
E. M. Anchugova, M. Yu. Markarova, A. G. Dontsov

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

Syktывkar
martynov.v.v@ib.komisc.ru
tatyana.komi@mail.ru
anchugova@ib.komisc.ru
myriam@mail.ru
dontsov@ib.komisc.ru

Abstract

The use of enzymes as natural catalysts is gaining a significant industrial traction because of their environmental compatibility and high efficiency compared to the conventional methods. This review outlines the trajectory of this field of research, from its beginnings to its current state, which is characterised by advances in enzyme fine-tuning and directed evolution. Scientific papers for this review have been selected using keywords related to cellulolytic and ligninolytic enzymes, bacterial and fungal strains, and the use of industrial waste as nutrient media for enzyme producers. Cutting-edge examples of enzyme applications in industry are demonstrated.

Keywords:

enzymes, lignocellulose waste, bacteria, fungi, nutrient media, industrial production

кормов, моющих средств, продуктов питания, пива и косметики. Кроме того, эти ферменты эффективно удаляют разнообразные промышленные красители [4].

Грибы занимают особое место среди продуцентов промышленных ферментов благодаря высокой стабильности секретируемых веществ. Исторически ферменты использовались в хлебопечении, пивоварении, производстве сыра, антибиотиков, а также при обработке таких материалов, как лен и кожа. Сегодня более половины всех производимых ферментов получают именно из грибов, во многом благодаря их способности выделять ферменты во внешнюю среду [5].

В связи с этим целью настоящего исследования – комплексный анализ современных подходов к получению целлюлолитических и лигнинолитических ферментов с использованием промышленных отходов и оценка их потенциала. В обзоре последовательно рассмотрены исто-

рические аспекты развития ферментативных технологий, характеристика промышленных отходов как альтернативных субстратов, биохимические основы разложения лигнина и целлюлозы, а также сравнительный анализ различных продуцентов, включая бактерии и грибы бурой/белой гнили. Особое внимание авторы уделяют вопросам оптимизации состава питательных сред, параметров культивирования и выбора нетрадиционных субстратов.

Материалы и методы

Поиск научных публикаций, релевантных к теме исследования, осуществляли в метапоисковой системе Google Scholar. Стратегия поиска включала использование таких ключевых слов, как «история развития применения ферментов», «валоризация лигноцеллюлозных отходов», «продуценты ферментов», «бактериальные ферменты», «ксилотрофные базидиомицеты», «глубинная ферментация», «области применения ферментов», «твердофазная ферментация», «целлюлазы», «ксилазы», «β-глюкозидазы». Поиск был сосредоточен как на классических работах, так и современных публикациях за период с 2021 по 2025 г. в рецензируемых журналах.

История развития и передовые области применения ферментов. Ферменты – это биологические катализаторы белковой природы (за исключением каталитической РНК, которую также называют рибозимом). Термин «энзим» происходит от греческого слова, означающего «закваска» [6]. История изучения ферментативных процессов является важным разделом развития биотехнологии. В XIX в. терминологическое различие между понятиями «фермент» и «энзим» отражало различные точки зрения в теоретическом споре Л. Пастера, с одной стороны, и М. Бертло и К. Либиха – с другой, касающимся природы спиртового брожения. Знаковым достижением стало создание в 1823 г. И. Шутценбахом промышленного процесса уксуснокислого брожения, известного как «быстрое производство уксусной кислоты». Этимологически термин «фермент» (от лат. *fermentum* – закваска) первоначально применяли к живым организмам («организованные ферменты»), а термин «энзим» предложен был в 1876 г. В. Кюне для обозначения секретируемых клетками «неорганизованных ферментов», например, пепсина желудочного сока [7]. Э. Фишер в серии экспериментов 1894 г. обнаружил субстратную специфичность ферментов к гликозидам и олигосахаридам [8]. Переломным моментом стало описание Э. Бюхнером (1897) возможности спиртового брожения с использованием бесклеточного дрожжевого экстракта. Последовавшие за этими открытиями достижения в исследовании биохимических и молекулярно-биологических принципов привели к значительным прорывам в биотехнологии. Этот прогресс позволил расширить возможности технологического использования ферментов, в частности, в промышленности [9, 10] (табл. 1).

Разложение целлюлозы и лигнина. Разложение целлюлозы и гемицеллюлозы является ключевым процессом в биогеохимических циклах и имеет значительный потенциал для промышленного применения, включая производ-

ство биотоплива и переработку отходов [11]. В природных экосистемах этот процесс осуществляется разнообразными микроорганизмами [12], включая как аэробные, так и анаэробные бактерии, а также грибы отдельных таксонов Ascomycota и Basidiomycota [13]. Последние подразделяются на грибы бурой гнили, белой гнили и мягкой гнили, в зависимости от их способности разлагать каждый тип лигноцеллюлозных компонентов.

Гидролиз целлюлозы происходит под действием гемицеллюлаз, которые разрывают гликозидную связь между двумя углеводами. Существует три типа гемицеллюлаз, различающихся по способу действия и месту расщепления [14, 15]:

1. Эндоглюканызы расщепляют β-1,4-гликозидные связи во внутренней структуре и более активны в растворимой части субстрата. GH5–GH12, GH26, GH44, GH45, GH48, GH51, GH74 и GH124 считаются эндоглюканызами [16].

2. Экзоглюканызы расщепляют связи на концах субстратов и высвобождают молекулы целлобиозы. К этой категории относятся GH3, GH43 и некоторые представители других семейств GH [17].

3. β-глюкозидазы отвечают за расщепление целлобиозы, высвобождаемой эндоглюканызами и экзоглюканызами. β-глюкозидазы удаляют нередуцирующие концевые глюкозильные остатки из сахаридов и гликозидов, чтобы получить глюкозу [18]. GH1–GH3, GH5, GH30, GH39 и GH116 – ключевые β-глюкозидазы.

Из-за разнообразия состава гемицеллюлозы в ее расщеплении участвует множество ферментов. Для расщепления ксиланов эндоферменты ксиланазы, например, из группы GH10, гидролизуют β-D-ксилопиранозидные связи, высвобождая ксилобиозу, ксилоолигосахариды и ксилозу [там же]. В расщеплении маннанов участвуют β-маннаназа, β-маннозидаза, ацетилманнановая эстераза, β-глюкозидаза и α-галактозидаза, относящиеся к GH1, GH2, GH3, GH5, GH26, GH27 и GH113 [19]. Основную цепь ксилоглюкана расщепляют представители GH74, GH29 и GH95, обладающие ксилоглюкан-специфичной эндо-β-1,4-глюканызной активностью [20].

Семейства карбоксилэстераз (CE) и вспомогательных ферментов (AA) способствуют действию GH в расщеплении целлюлозы и гемицеллюлозы. CEс воздействуют на пектиновые олигосахариды и арабиноксиланы, расщепляя сложно-эфирные связи и высвобождая ацил или алкил, в то время как семейства AA9–AA17 состоят из литических полисахаридных монооксигеназ (LPMO), которые расщепляют кристаллическую полисахаридную цепь целлюлозы и других углеводов посредством прямых окислительных реакций [21].

В целом бактерии и грибы используют схожие наборы ферментов, перечисленных выше, для расщепления целлюлозы и гемицеллюлозы [22].

Эндоглюканызы некоторых видов грибов более эффективно воздействуют на аморфные домены. Скорее всего, это связано с тем, что у грибов больше эндоглюканыз «удерживающего» типа, таких как GH7, GH5 и GH12 [23], чем у бактерий. Известно, что эндоглюканызы «удерживающего» типа нацелены на неупорядоченные домены целлюлозы, которые поэтому менее устойчивы [24].

Хронология ключевых открытий в ферментативных процессах

Table 1

Chronology of key discoveries in enzymatic processes

Год	Открытие	Ученые	Значение
1823	Разработан процесс ферментации уксусной кислоты	И. Шутценбах	Первый промышленный процесс с использованием ферментов
1833	Открытие диастазы (смесь амилаз)	А. Пайен	Первое выделение активного фермента
1836	Введение понятия «катализаторы» – химические вещества, ускоряющие реакцию без изменения своего состава	Й. Я. Берцелиус	Теоретическое обоснование катализа
1877	Введение термина «фермент»	В. Кюне	Разделение понятий «фермент» и «энзим»
1894	Модель «замок-ключ»	Э. Фишер	Объяснение субстратной специфичности ферментов
1897	Брожение без живых клеток	Э. Бюхнер	Доказательство работы ферментов <i>in vitro</i> , окончательное опровержение витализма
1913	Уравнение кинетики ферментов	Л. Михаэлис, М. Л. Ментен	Количественное описание ферментативных реакций
1926	Кристаллизация уреазы	Д. Б. Самнер	Доказательство белковой природы ферментов
1929	Установлены кофакторный механизм «зимаза/козимаза» (белковый фермент / небелковый кофермент) и механизм обратимой фосфатной активации спиртового брожения	А. Харден, Г. фон Эйлер-Хельпин	Начало изучения соединений промежуточного метаболизма
1934	Патент на биосинтез эфедрина		Первое промышленное применение иммобилизованных дрожжей (получение L-эфедрина)
1948	Теория стабилизации переходного состояния ферментами	Л. Полинг	Обоснование рационального дизайна лекарств, инженерии ферментов и промышленной биотехнологии
1949	Открыто и подробно классифицировано значительное количество классов ферментов		Систематизация ферментов
1940-1950	Синтез флавинадениндинуклеотида (ФАД) и аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), выявлены особенности их структуры и реакционных механизмов	А. Р. Тодд	Основа современных представлений о структуре и методах синтеза нуклеотидов и нуклеиновых кислот
1950	Открытие возможности иммобилизации белков с сохранением об их функции		Первые шаги в биокатализе
1951	Определение аминокислотной последовательности (первичной структуры) инсулина	Ф. Сэнгер	Методологический прорыв в молекулярной биологии
1953	Модель структуры ДНК	Д. Уотсон, Ф. Крик	Фундаментальный прорыв, определивший дальнейшее развитие биологии
1958	Теория индуцированного соответствия	Д. Кошланд	Современное представление о механизме действия ферментов и их специфичности
1958-1960	Определены трехмерные структуры белка	Д. Кендрю, М. Перутц	Прорыв в структурной биологии
1965	Определена атомарная структура лизоцима с визуализацией активного центра	Д. Филлипс с соавт.	Доказательство теории индуцированного соответствия
1967	Кристаллическая структура химотрипсина выявила ключевые структурные элементы: классическая каталитическая триада и оксианионная полость		Создан структурный шаблон для предсказания функций неизученных гидролаз и конструирования искусственных ферментов
1971	Создан Банк данных белков (Protein Data Bank, PDB)		Систематизация структур белков
1978	Получение рекомбинантного инсулина		Начало эры генной инженерии в производстве ферментов
1982	Коммерческое производство человеческого инсулина		Появление биофармацевтики
1991	Зарождение современного биокатализа		Начало современной эры ферментативных технологий
2005-2007	Высокопроизводительные технологии секвенирования ДНК		Доступность полногеномного анализа
2010	Разработка трансаминазы для синтеза ситаглиптина		Первый пример рационального дизайна фермента для промышленного синтеза
2020	Биокаталитический каскад из девяти ферментов для производства исплатавира		Создание самой длинной полностью ферментативной цепочки для синтеза вещества

Разложение лигнина включает в себя деполимеризацию алкилароматических структур и последующее расщепление ароматического кольца. Деполимеризация осуществляется преимущественно посредством окислительной деструкции, а расщепление ароматического кольца – процесс переноса электронов на большие рас-

стояния и окисление фенольных фрагментов [25]. Как у бактерий, так и у грибов расщепление ароматического кольца катализируется негемовыми железосодержащими интра- и экстрадиольными диоксигеназами [26]. Интрадиолдиоксигеназы расщепляют катехольные субстраты между гидроксильными группами с помощью негемового

центра Fe (III), в то время как экстрадиолдиоксигеназы катализируют разрыв связи в положениях, смежных с гидроксильными группами, и обычно содержат негемовый центр Fe (II).

Способностью к разложению лигнина обладают как бактерии, так и грибы. Например, у гриба *Aspergillus flavus* скорость разложения лигнина составляет 44,6 % в течение 3 сут при оптимальных условиях [27], а у бактерии *Bacillus cereus* – 89 % [28].

Продуценты лигноцеллюлолитических ферментов. В контексте современного курса на устойчивое развитие лигноцеллюлолитические ферменты представляют собой перспективное решение для переработки значительных объемов лигноцеллюлозных отходов. Эти ферменты обеспечивают экологически безопасный и экономически целесообразный способ разложения биомассы, позволяя получать ценные продукты (биотопливо, химические вещества, корма и т. д.) и тем самым способствуя более устойчивой экономике.

Бактерии – продуценты лигноцеллюлолитических ферментов. Бактерии обладают огромным потенциалом в процессах биоконверсии лигноцеллюлозных субстратов. Большинство выделенных исследователями аэробных целлюлолитических бактерий относятся к отряду *Actinomycetales* (тип *Actinobacteria*) [29, 30], среди анаэробов преобладают представители отряда *Clostridiales* (тип *Firmicutes*) [31]. Термофильный аэроб *Thermobifida fusca* синтезирует комплекс лигнинолитических и целлюлолитических ферментов [32, 33], тогда как *Clostridium thermocellum* и *Caldicellulosiruptor bescii* расщепляют лигнин, используя высвобождающиеся сахара в качестве источника энергии [34]. Механизмы бактериальной деградации актинобактериями и протеобактериями включают три основных процесса: деполимеризация лигнина, катаболизм ароматических соединений и биосинтез специфических метаболитов. В отличие от гидролитического расщепления целлюлозы и гемицеллюлозы, деполимеризация включает окислительно-восстановительную реакцию, которая состоит из переноса электронов изменения редокс-потенциала [35]. Исследованные штаммы *Sphingomonas*, *Pseudomonas*, *Rhodococcus* и *Nocardia* демонстрируют различные стратегии расщепления лигнина для синтеза биопродуктов [36–41]. Zhang et al. [42] показали, углеводный и аминокислотный обмены были наиболее

активными путями деградации лигноцеллюлозы, причем основную роль играли углеводно-активные ферменты (CAZymes) семейств CE1, CE4, AA3, AA7, CE3, AA4, GH3, GH1, GH2, AA1. Основными продуцентами этих ферментов выступают представители родов *Pseudoxanthomonas*, *Pseudomonas*, *Saccharopolyspora* и *Microbispora*.

В другой работе показано, что разложение лигноцеллюлозы у штаммов бактерий *Pseudoxanthomonas*, *Thermopolyspora*, *Chelativorans*, *Thermobacillus* сопряжено с циклом трикарбоновых кислот и пентозофосфатным путем [43]. Внимания заслуживают бактерии родов *Bacillus* и *Clostridium*, продуцирующие ферменты, которые эффективно функционируют в экстремальных условиях [44, 45]. Генетические исследования позволили идентифицировать лигнолитические ферменты у различных видов бактерий, однако следует отметить, что бактериальные стратегии расщепления менее изучены и считаются в целом менее эффективными по сравнению с грибами [46, 47]. Основными продуцентами лигнин-модифицирующих ферментов среди бактерий являются почвенные актиномицеты [48]. У бактерий обнаружены только два класса ферментов, расщепляющих лигнин: DyP-пероксидазы и Cu-содержащие оксидазы лигнина LMCО [49–51]. В табл. 2 приведены преимущества и недостатки бактерий как продуцентов ферментов [31].

Грибы – продуценты лигноцеллюлолитических ферментов. Грибы, разлагающие древесину, преимущественно представители класса Agaricomycetes (Basidiomycota) и отдельных классов Ascomycota, играют ключевую роль в биodeградации лигноцеллюлозы [52]. Их классификация на грибы белой и бурой гнили основана на физиологических стратегиях.

Грибы бурой гнили, составляющие менее 10 % таксономического разнообразия базидиомицетов (*Coniophora puteana*, *Fomitopsis pinicola*, *Gloeophyllum trabeum*, *Postia placenta*, *Serpula lacrymans* и *Wolfiporia cocos*) [53], используют неферментативный механизм разложения лигноцеллюлозы: вырабатывают гидроксильные радикалы, образующиеся в результате окислительно-восстановительной реакции между H_2O_2 и ионами Fe (III) в ходе реакции Фентона, окисляя кристаллическую целлюлозу и лигнин в древесине и создавая трещины в ее структуре [54]. По мере прорастания гифов в трещины, они выделяют гемицеллюлазу и эндоглюканазу для дальней-

Таблица 2

Преимущества и недостатки бактерий-продуцентов ферментов

Table 2

Advantages and disadvantages of enzyme-producing bacteria

Преимущества	Недостатки
Адаптивность: широкий диапазон устойчивости к температуре, pH	Чувствительность: подавление роста и активности под действием ингибиторов в лигноцеллюлозной биомассе
Универсальность: высокая пластичность метаболизма бактерий, толерантность к изменениям условий культивирования способствуют созданию более эффективных и рентабельных технологий биоконверсии	Эффективность: низкая скорость разложения лигноцеллюлозы для промышленных масштабов
Экологичность: бактериальная биоконверсия лигноцеллюлозы – экологичная альтернатива химическим методам переработки	Стоимость: высокие затраты на культивирование бактерий и оптимизацию процессов биоконверсии
Перспективность: возможности генной инженерии для улучшения штаммов	Масштабирование: технологические сложности поддержания стабильных параметров культивирования бактерий при переходе к промышленным объемам

Таблица 3

Сравнительный анализ путей разложения лигнина

Table 3

Comparative analysis of lignin decomposition pathways

Критерий	Грибы бурой гнили	Грибы белой гнили
Основной механизм	Неферментный (реакция Фентона)	Ферментативный (оксидоредуктазы)
Первичная мишень	Целлюлоза/гемицеллюлоза	Лигнин
Энергоэффективность	Высокая	Умеренная
Биотехнологический потенциал	Ограничен	Высокий

шей деполимеризации гемицеллюлозы и целлюлозы [55], образуя кубическую структуру гнилей. Так, в работе Irbe et al. [56] показано, что необратимые процессы в клеточной стенке древесины начались сразу после колонизации древесины грибом *Coniophora puteana*. На начальной стадии разрушения клеточной стенки отмечено образование гидроксильных радикалов и выявлен достоверный рост УФ поглощения лигнина, свидетельствующий о его окислительной модификации. Результаты исследований подтверждают высокую способность *F. pinicola* разлагать лигнин мертвой древесины, коры [57, 58]. Химический анализ и ИК-Фурье-спектроскопия показали, что гриб бурой гнили *G. trabeum* преимущественно разрушал целлюлозу и гемицеллюлозу, в то время как гриб белой гнили *T. versicolor* разрушал как голоцеллюлозу, так и лигнин [59, 60].

Грибы белой гнили реализуют ферментативную стратегию. Первичная деструкция лигнина осуществляется внеклеточными ферментами, а именно оксидоредуктазами, лигнинпероксидазами, лакказами, Mn-пероксидазами, универсальными пероксидазами, Cu-радикалоксидазами, пероксидазами, деполимеризующими лигнин, что выражается в обесцвечивании, и фенолоксилящими многокомпонентными оксидазами, а также рядом медиаторов, например, активными формами кислорода, свободными радикалами и ароматическими промежуточными продуктами [61–63]. Грибы белой гнили – это сапротрофы, способные полностью разлагать лигнин с помощью лакказ и лигнин-модифицирующих пероксидаз, в результате чего в гниющей древесине остаются белые целлюлозные и гемицеллюлозные полимеры [64]. Последующий гидролиз полимеров осуществляется целлюлазой и гемицеллюлазой. Представители этой группы являются основными редуцентами в лесах, и многие из них, такие как *Agaricus bisporus*, *Lentinula edodes*, *Pleurotus ostreatus*, *P. eryngii* и *Flammulina velutipes*, употребляют в пищу. Генетической особенностью грибов белой гнили является паралогичное расширение генов оксидаз и гидролаз (содержат несколько копий генов лакказы, пероксидазы, целлюлазного комплекса и глюкозидгидролаз). К числу наиболее изученных представителей относятся следующие виды: *Auricularia delicata*, *Fomitiporia mediterranea*, *Ganoderma lucidum*, *Heterobasidion annosum*, *Perenniporia fraxinea*, *P. ostreatus*, *Punctularia strigosozonata*, *Schizophyllum commune*, *Stereum hirsutum* и *Trametes versicolor*. *Pleurotus ostreatus*, *P. pulmonarius* и *Lentinus sajor-caju* обеспечивают снижение энергозатрат при рафинировании до 28 % за счет интенсивного расщепления лигнина при минимальных потерях глюкана. *Trametes versicolor* вызывал наибольшие потери глюкана [65]. Штамм *Podospira anserina* демонстрировал свою способность расщеплять лигнин за счет усиленного синтеза лакказ [66, 67].

Таким образом, как грибы бурой, так белой гнили способны разлагать лигнин, высвобождая ацильные и алкильные группы [51, 68–70], однако их механизмы деструкции принципиально различаются (табл. 3) [46, 71, 72]. Грибы бурой гнили реализуют преимущественно неферментативный путь, известный как реакция Фентона. Этот энергоэффективный процесс опосредован вза-

имодействием ионов Fe (II) и пероксида водорода. В ходе реакции происходит восстановление Fe (III) до Fe (II) в растительных клетках с одновременным образованием гидроксильных радикалов –ОН, которые деполимеризуют лигнинные полимеры [63, 72] и расщепляют целлюлозу и гемицеллюлозу, повышая их доступность для других гидролитических ферментов. Некоторые аскомицеты, включая возбудителей мягкой гнили, выделяют окислительные ферменты (лакказы и пероксидазы), которые катализируют окисление фенольных фрагментов лигнина и разрушают его структуру посредством пероксид-зависимых реакций.

Факторы эффективного культивирования базидиомицетов: среды, условия и метаболические стратегии. Перспективность использования различных видов ксилотрофных базидиомицетов для промышленного производства во многом определяется физико-химическими условиями и режимами их культивирования, оказывающими влияние на параметры роста мицелия и биомассу (максимальный сухой вес мицелия, максимальный рост мицелия, максимальная скорость роста мицелия, плотность мицелия, диаметр колонии и т. д.). Достижение максимального роста мицелия и высокой активности возможно при разнообразных условиях культивирования [73, 74].

Питательные среды условно классифицируются на натуральные, синтетические и полусинтетические. Синтетические среды (например, среда Чапека-Докса, декстрозный агар Сабуро) характеризуются стабильным составом, так как все компоненты известны и, как правило, содержат минимально необходимый набор веществ для роста: источники углерода, азота, реже – витамины, минеральные соли и аминокислоты. Натуральные среды состоят из органических веществ растительного или животного происхождения (растительные или древесные экстракты, пивное сусло, кокосовая вода и т. д.), а также побочные продукты (молочная сыворотка, сырная сыворотка, кровь и т. д.). Состав этих компонентов неизвестен полностью или имеет диапазон изменчивости для отдельных частей [75]. Полусинтетические среды включают синтетическую основу с добавлением незначительных количеств биологических компонентов: дрожжевого или грибного экстракта, гидролизата казеина, альбумина или нативной сыворотки крови. Например, агар с экстрактом солода (МЕА).

В научных исследованиях для выращивания грибов преимущественно применяются синтетические и полусинтетические среды, реже – среды на основе сельскохозяй-

ственного сырья и отходов. Наиболее распространенным выбором являются различные коммерчески доступные обезвоженные питательные среды, такие как картофельный агар с декстрозой (PDA), MEA, агар Чапека-Докса (CDA), агар с экстрактом дрожжевого солода (YMEA), агар с кукурузной мукой (CMA), агар Сабуро с декстрозой (SDA), экстракт солодовых дрожжей (MYE) [76–82]. Стоит отметить, что традиционные синтетические и полусинтетические питательные среды не всегда обеспечивают более эффективный рост, чем натуральные [83]. Использование нетрадиционных субстратов, преимущественно производственных и сельскохозяйственных отходов, способствует значительному снижению себестоимости конечного продукта. К примеру, исследования показали положительное влияние состава среды на рост таких видов грибов, как *Pleurotus cystidiosus* и *P. ostreatus* [84], *Cyclocybe cylindracea* [78], *Floccularia luteovirens* [85], *Lentinus swartzii* [82].

Натуральные среды богаты биологически активными веществами, жизненно важными для роста грибов, и могут использоваться в качестве моносубстратов. Особенно востребованы природные среды на основе местных растительных и сельскохозяйственных отходов. Среди нетрадиционных субстратов для роста продуцентов ферментов (*Aspergillus niger*, *A. heteromorphus*, *A. fumigatus*, *A. oryzae*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Lentinus conatus*, *L. edodes*, *L. roseus*, *L. squarrosulus*, *L. subnudus*, *L. swartzii*, *Macrolepiota deters*, *M. dolichaula*, *Pleurotus cystidiosus*, *P. djamor*, *P. eryngii*, *P. giganteus*, *Phaseolus aureus*, *P. ostreatus*, *P. sajor-caju*, *P. salmoneostramineus*, *Poria cocos*, *Pycnoporus cinnabarinus*, *P. sanguineus*, *Sarcodon aspratus*, *Schizophyllum commune*, *Stropharia rugosoannulata*, *Trametes versicolor*, *Tricholoma reesei*, *T. terreum*, *Volvariella volvacea*) используются пшеница, пшеничная солома и отруби, рис, желтая и белая кукуруза, кукурузные початки и солома, ячмень, овес, бобы, горох, фасоль, картофельная, банановая кожура, отходы кокосовой пальмы, трава, жом сахарного тростника, хлопковые отходы, жмых облепихи, яблони, семена льна, горчицы, рапса, рыжика, опил, кородревесные отходы и пр. [76–82, 86–88].

Однако рост грибов зависит не только от выбора питательных сред, но и от параметров культивирования: температуры, pH среды и аэрации. Не существует единой универсальной среды для оптимального роста всех видов грибов, поскольку диапазон температур для роста мицелия весьма широк. Температура является ключевым фактором, влияющим на метаболические процессы: ассимиляцию углерода и азота, дыхание и биосинтез [75]. Обычно исследователи сосредоточены на изучении таких основных температур роста, как минимальная (начало роста), оптимальная (наилучший рост) и максимальная (прекращение роста). Эксперименты проводят в диапазоне температур +10...+40° С с интервалом 5 или 10° С, редко 3° С [79, 83, 89–94]. Оптимальная температура существенно варьирует для разных видов и даже штаммов и может составлять от +10 до +45° С.

Одним из важнейших химических факторов для выращивания грибов является pH среды, определяющим морфологические изменения и синтез метаболитов, рас-

творимость солей и усвоение необходимых питательных веществ [95]. Известно, что грибы могут развиваться в широком диапазоне pH (от 2–3 до 10–12), наиболее часто исследования ведут в диапазоне pH от 4,0 до 9,0 [74, 83, 91, 93, 96–99]. Некоторые виды грибов проявляют кислотофильность (pH 0–5,5), нейтрофильность (5,5–8,0) или алкалофильность (выше 8,0). Базидиомицеты представляют уникальную группу макромицетов, способных развиваться практически во всех наземных экосистемах, однако в целом слабокислая и нейтральная среды наиболее благоприятны для их роста.

Влияние источников углерода и азота на рост мицелия. Грибы как хемоорганотрофы получают энергию и углерод из органических соединений. Базидиомицеты, относясь к экологическим группам с различными трофическими стратегиями, используют разные источники углерода, такие как моносахариды, дисахариды, полисахариды, сахарные спирты, а также природные источники природного, такие как патока, черный сахар, ржаная мука. Эффективность использования моносахаридов можно схематически представить следующим образом: глюкоза > фруктоза > ксилоза = манноза > декстроза > галактоза > арабиноза.

Азот является одним из ключевых элементов, необходимых для роста грибов, поскольку не являются diaзотрофами. Базидиомицеты используют широкий спектр органических (аминокислоты, пептиды, сложные органические соединения азота, белки) и неорганических (соли аммония, нитраты) источников азота. Ранжирование азотных субстратов по эффективности ассимиляции выявило следующую последовательность: аспарагин > аланин = глицин > аргинин > триптофан [75, 100–103].

Оптимальное соотношение C/N является критически важным параметром, регулирующим рост и метаболизм мицелия. Теоретически в питательных средах следует поддерживать соотношение C/N около 40/1. Однако анализ публикаций показал значительные отклонения от оптимального, в основном встречаются вариации от 1 : 1 [104, 105] до 20 : 1 [74, 106, 107].

Благодаря своим эффективным ферментативным системам грибы демонстрируют значительную селективность в отношении наиболее благоприятных источников углерода при относительно низкой селективности в отношении источников азота, что позволяет им адаптироваться к изменяющимся условиям культивирования.

Сферы промышленного применения ферментов. Ферменты находят широкое применение в различных отраслях промышленности. В пищевой промышленности они используются при производстве сыра, пива, хлебобулочных изделий и других продуктов. В текстильной промышленности ферментативные процессы применяют для отбеливания, обработки и искусственного состаривания тканей. Фармацевтическая отрасль использует ферменты как для синтеза лекарственных препаратов, так и в диагностических системах. Особое значение ферменты имеют в производстве биотоплива, где осуществляют деполимеризацию лигноцеллюлозной биомассы до моносахаридов с последующей ферментацией в этанол (табл. 4).

Среди промышленно значимых ферментов особое место занимает целлюлаза, синтезируемая:

- грибами белой гнили: *Agaricus arvensis*, *Phanerochaete chrysosporium*, *Phlebia gigantea*, *Pleurotus ostreatus*, *Sporotrichum thermophile*, *Trametes versicolor*;
- грибами мягкой гнили: *Aspergillus niger*, *A. oryzae*, *A. nidulans*, *A. terreus*, *Chaetomium celluliticum*, *C. thermophilum*, *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, *Melanocarpus albomyces*, *Humicola insolens*, *H. grisea*, *Mucor circinelloides*, *Neurospora crassa*, *Paecilomyces inflatus*, *Penicillium brasilianum*, *P. decumbans*, *P. echinulatum*, *P. fumigosum*, *P. janthinellum*, *P. occitanis*, *Thermoascus aurantiacus*, *Trichoderma atroviride*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum*, *T. reesei*;
- грибами бурой гнили: *Coniophora puteana*, *Fomitopsis sp.*, *Lanzites trabeum*, *Poria placenta*, *Tyromyces palustris*;
- аскомицетами: *Cellulomonas uda*, *C. fimi*, *C. bioazotea*, *Streptomyces drozdowiczii*, *S. lividans*, *Thermomonospora curvata*, *T. fusca*;
- анаэробными бактериями: *Acetivibrio cellulolyticus*, *Butyrivibrio fibrisolvens*, *Clostridium acetobutylicum*, *C. cellulolyticum*, *C. papyrosolvens*, *C. thermocellum*, *Fibrobacter succinogenes*, *Ruminococcus albus*;
- анаэробными бактериями: *Acinetobacter amitatus*, *A. junii*, *Acidothermus cellulolyticus*, *Anoxybacillus sp.*, *Bacillus amyloliquefaciens*, *B. circulans*, *B. flexus*, *B. licheniformis*, *B. pumilus*, *B. subtilis*, *Bacteriodes sp.*, *Eubacterium cellulosolvens*, *Cellulomonas bioazotea*, *Cellvibrio gilvus*, *Geobacillus sp.*, *Microbispora bispora*, *Paenibacillus curdlandolyticus*, *Pseudomonas cellulosa*, *Rhodothermus marinus*, *Salinivibrio sp.* [120–122].

Широкое промышленное применение целлюлаз: от их использования в составе моющих средств до сельскохозяйственных технологий, обуславливает актуальность производства этих ферментов из отходов (табл. 4). Важным преимуществом ферментативных процессов является их экологическая безопасность, поскольку они не приводят к образованию токсичных стоков в отличие от традиционных химических методов в процессах.

В производстве кормов гидролитическое воздействие целлюлаз и ксиланаз способствует выделению легкоусваиваемых моносахаридов для потребления молочнокислыми бактериями в пищеварительной системе жвачных животных, что оптимизирует ферментацию и повышает питательную ценность кормов.

Целлюлолитические ферменты играют ключевую роль в целлюлозно-бумажной промышленности, где их применяют в процессах биоотбеливания. Данная технология представляет собой экологически безопасную альтернативу

традиционным химическим реагентам. Ферментативная обработка улучшает не только оптические свойства бумажной продукции, но и механические характеристики, такие как прочность на разрыв, индекс прочности, фактор разрыва, сопротивление двойному перегибу и воздухопроницаемость [123].

Накопление ферментов в процессе биоконверсии целлюлозы и лигнина. Ксилотрофные базидиомицеты являются эффективными продуцентами ферментов, разрушающих клеточную стенку растений [124]. Благодаря своим экологическим и биологическим особенностям они обладают высокой адаптивностью к разнообразным средам и ресурсам. Более того, некоторые виды демонстрируют исключительный потенциал в производстве определенных групп гидролитических ферментов при оптимальных условиях культивирования, что отражено в табл. 5.

В условиях глубинного культивирования Metreveli et al. [125] установили, что кристаллическая целлюлоза (МКЦ) является эффективным источником углерода для обеспечения максимальной активности эндоглюканазы, общей целлюлазы и ксиланазы у исследованных штаммов. Штамм *Irpeх lacteus* характеризуется высокой продуктивностью (табл. 5), однако при его культивировании в ферментере необходимо создать условия, препятствующие накоплению редуцирующих сахаров в среде. Отмечен аддитивный эффект на секрецию целлюлазы и ксиланазы у *I. lacteus* при совместном использовании кристаллической целлюлозы и мандаринового жмыха, что может служить перспективным подходом для повышения выхода целевых ферментов. Исследования бразильских ученых показали, что культивирование штаммов грибов в консорциумах при твердофазной ферментации способствует более высокой выработке ферментов, расщепляющих лигноцеллюлозу, по сравнению с культивированием в монокультурах [126]. Анализ ферментативного потенциала штаммов *Fomes fomentarius* TMF2, *Schizophyllum commune* TMF3 и *Bjerkandera adusta* TMF1 F при культивировании на альтернативных субстратах (пивная дробина, подсолнечный,

Некоторые области промышленного применения целлюлазных ферментов

Таблица 4

Table 4

Some areas of industrial application of cellulase enzymes

Фермент	Отрасль производства	Применение	Ссылка
Целлюлазы	Синтетические моющие средства	Добавка в рецептуры	[108]
		Состаривание ткани	[109]
	Текстильная	Полировка волокон	[110]
		Силосование	[111]
	Кормовая	Кормовая добавка	[112]
		Получение редуцирующих сахаров	[110]
	Целлюлозно-бумажная	Деникинг макулатуры	[113]
	Переработка отходов	Ускорение компостирования	[114]
	Пищевая	Улучшение органолептических свойств теста	[115]
		Осветление соков	[116]
	Кормовая	Улучшение питательных свойств	[117]
	Целлюлозно-бумажная	Отбеливание целлюлозы	[118]
		Дейкинг макулатуры	[119]

Потенциал в производстве определенных групп гидролитических ферментов

Table 5

Potential for the production of certain groups of hydrolytic enzymes

Вид	Режим	Субстрат	Выход ферментов, ед./мл			Ссылка
			β-глюкозидаза	Ксиланаза	Целлюлаза	
<i>I. lacteus</i>	ГК 27° С, pH 6,0 8 сут	Пшеничная солома	1,5	18	–	[125]
		В присутствии глюкозы/МКЦ: Жмых мандарина	0,87/0,82	23,8/24,5	11/14,2	
		Пшеничная солома	1,34/2,08	39,1/63,2	29,4/46,5	
		Пшеничные отруби	1,18/1,46	45,2/67,2	17,4/24,5	
		Буковые опилки	0,21/0,38	10,3/8,2	3,8/4,3	
<i>A. fumigatus</i> <i>T. versicolor</i> <i>P. ostreatus</i>	ТФФ	Жом сахарного тростника, пшеничные отруби	171,09	38	–	[126]
<i>F. fomentarius</i>	ТФФ 25° С, 190 об/мин 30 мин	Подсолнечный жмых	–	16,84	1,49	[128]
		Пивная дробина	–	15,88	1,42	
		Соевый жмых	–	5,08	1,00	
		Кофейный жмых	–	0,89	1,32	
<i>B. adusta</i>		Подсолнечный жмых	–	12,88	3,71	
		Пивная дробина	–	18,39	2,76	
		Соевый жмых	–	5,06	0,44	
		Кофейный жмых	–	1,21	0,95	
<i>S. commune</i>		Подсолнечный жмых	–	13,21	2,51	
		Пивная дробина	–	17,47	1,21	
		Соевый жмых	–	1,86	0,68	
		Кофейный жмых	–	6,23	0,78	
<i>S. commune</i> ARC-11	ТФФ 30 °С, pH 7,0 8 суток	Рисовая солома	–	4288.3	–	[129]
<i>P. sajor caju</i> , <i>P. ostreatus</i> , <i>P. chrysosporium</i>	ТФФ (24 ± 2 °С, pH 7,0) 7 суток	Рисовые отруби	–	293	182	[130]
		Рисовая солома	–	81,9	34,3	
		Пшеничная солома	–	124,3	97,8	
		Сорговая солома	–	302,2	132,2	
		Солома баджра	–	113,5	77,8	
		Сорговое сено	–	84,7	95,5	
		Кукурузная солома	–	118,4	113,3	
<i>Trametes hirsuta</i>	ГК	Биомасса сорго	–	670 ед/л	540	[131]
<i>Armillaria mellea</i> NK-35	ТФФ, 26 °С 30 суток	Пивное сусло	–	13,5	31,2	[127]
	45 суток		–	27,8	48,4	
<i>P. ostreatus</i> 0738	14 суток		–	11,4	19,3	
	30 суток		–	7,1	11,4	
<i>Lentinus edodes</i> F-249	14 суток		–	46	140	
	45 суток		–	19	67,7	
<i>Ganoderma lucidum</i> 0917	14 суток		–	27,5	13,3	
	35 суток		–	8,0	8,0	
<i>Grifola frondosa</i> 1315	14 суток		–	23,3	6,7	
	35 суток		–	5,6	8,3	
<i>T. hirsuta</i> F 3197	ТФФ 26 °С 30 суток	Кордревесные отходы				[132]
<i>F. pinicola</i> F 3205			–	–	1280	
<i>L. sulphureus</i> F 3217			–	–	1051	
			–	–	1109	
<i>F. pinicola</i> F 3205	ГК 26 °С, 150 об/мин 16 суток	Кофейная шелуха	1170 ед./г	665	–	[133]
<i>Rhodofomes roseus</i>	ГК 26 °С, 150 об/мин 16 суток		1430 ед./г	5000	–	

Условные обозначения. ГК – глубинное культивирование; ТФФ – твердофазная ферментация.

Keys. GK – submerged cultivation; ТФФ – solid-state fermentation.

соевый и кофейный жмыхи) подтвердил перспективность использования сельскохозяйственных отходов в качестве сырья для биосинтеза промышленно значимых ферментов. Оптимизация параметров культивирования позволила увеличить продукцию ксиланазы грибами белой гнили *S. commune* ARC-11 в 2,38 раза по сравнению с исходными условиями, при этом источником углерода служила рисовая солома. Высокие уровни ферментативной активности биомассы были также получены при культивировании штаммов *Pleurotus sajor caju*, *P. ostreatus*, *Phanerochaete chrysosporium* на различных сельскохозяйственных отходах. Потенциал в качестве лигноцеллюлозного субстрата для культивирования базидиомицета *Trametes hirsuta* AA-017 и производства ферментов (целлюлазы и ксиланазы) отмечен для биомассы индонезийских сортов сорго (*Sorghum bicolor* L.). В исследовании Vetchinkina et al. [127] продемонстрировано влияние цветности грибных культур на активность ферментов.

Анализ состава кородревесных отходов склада в Республике Коми выявил высокое содержание питательных элементов, отсутствие токсичности и возможность использования для твердофазной ферментации ксилотрофных базидиомицетов (*Trametes hirsuta* F 3197, *Fomitopsis pinicola* F 3205, *Laetiporus sulphureus* F 3217). Также штаммы *Fomitopsis pinicola* F 3205 и *Rhodofomes roseus*, культивируемые на кофейной шелухе, были эффективны в производстве β -глюкозидазы и ксиланазы (см. табл. 5).

Выводы

Настоящий обзор систематизирует развитие производства ферментов – от первых эмпирических разработок до современных методов направленного дизайна. Научные открытия складываются в единую картину, позволяя создавать новые, более совершенные промышленные процессы с использованием ферментов.

В статье подчеркивается важность лигноцеллюлитических ферментов грибов как устойчивой альтернативы химическому сырью. Кроме того, в исследовании особое внимание уделено текущему и потенциальному промышленному применению данных ферментов в таких отраслях, как производство биотоплива, сельскохозяйственных продуктов и восстановление окружающей среды. Эта работа дает первоначальное представление о более экологических методах утилизации отходов и потенциальном использовании возобновляемых ресурсов.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература / References

1. Microbial lignocellulolytic enzymes for the effective valorization of lignocellulosic biomass: a review / P. Nargotra, V. Sharma, Y.-C. Lee [et al.] // *Catalysts*. – 2022. – Vol. 13. – P. 83. – DOI: 10.3390/catal13010083
2. Current perspective on production and applications of microbial cellulases: a review / N. Bhardwaj, B. Kumar, K. Agrawal [et al.] // *Bioresources and Bioprocessing*. – 2021. – Vol. 8. – P. 95. – DOI: 10.1186/s40643-021-00447-6
3. Ejaz, U. Cellulases: from bioactivity to a variety of industrial applications / U. Ejaz, M. Sohail, A. Ghanemi // *Biomimetics*. – 2021. – Vol. 6. – P. 44. – DOI: 10.3390/biomimetics6030044
4. Chauhan, A. K. Synthetic dyes degradation using lignolytic enzymes produced from *Halopiger aswanensis* strain ABC_IITR by solid state fermentation / A. K. Chauhan, B. Choudhury // *Chemosphere*. – 2021. – Vol. 273. – P. 12967. – DOI: 10.1016/j.chemosphere.2021.129671
5. Comprehensive insight into fungal enzymes: structure, classification, and their role in mankind's challenges / H. El-Gendi, A. K. Saleh, R. Badierah [et al.] // *Journal of Fungi*. – 2021. – Vol. 8. – P. 23. – DOI: 10.3390/jof8010023
6. Saxena, S. Microbial enzymes and their industrial applications / S. Saxena // *Applied Microbiology*. – New Delhi : Springer, 2015. – P. 121–154. – DOI: 10.1007/978-81-322-2259-0_9
7. Абрамова, З. И. Биохимия: ферменты и коферменты : учебное пособие. Часть 2 / З. И. Абрамова. – Казань : КФУ, 2021. – 247 с.
Abramova, Z. I. Biohimiya: fermenty i kofermenty [Biochemistry: enzymes and coenzymes] : Textbook. Part 2 / Z. I. Abramova. – Kazan : KFU, 2021. – 246 p.
8. Buchholz, K. Enzyme technology: history and current trends: innovations and future directions / K. Buchholz, U. T. Bornscheuer // *Applied Bioengineering*. – [S. l.] : [s. n.], 2017. – P. 11–46. – DOI: 10.1002/9783527800599.ch2
9. Slagman, S. Biocatalytic routes to anti-viral agents and their synthetic intermediates / S. Slagman, W. D. Fessner // *Chemical Society Reviews*. – 2021. – Vol. 50, № 3. – P. 1968–2009. – DOI: 10.1039/D0CS00763C
10. Nazor, J. Enzyme evolution for industrial biocatalytic cascades / J. Nazor, J. Liu, G. Huisman // *Current Opinion in Biotechnology*. – 2021. – Vol. 69. – P. 182–190. – DOI: 10.1016/j.copbio.2020.12.013
11. Lignocellulose degradation in bacteria and fungi: cellulosomes and industrial relevance / K.-T. Hsin, H. Lee, Y.-C. Huang [et al.] // *Frontiers in Microbiology*. – 2025. – Vol. 16. – P. 1583746. – DOI: 10.3389/fmicb.2025.1583746
12. Weimer, P. J. Degradation of cellulose and hemicellulose by ruminal microorganisms / P. J. Weimer // *Microorganisms*. – 2022. – Vol. 10. – P. 2345. – DOI: 10.3390/microorganisms10122345
13. Wood decay fungi: an analysis of worldwide research / T. Li, L. Cui, X. Song [et al.] // *Journal of Soils and Sediments*. – 2022. – Vol. 22. – P. 1688–1702. – DOI: 10.1007/s11368-022-03225-9
14. Bhardwaj, N. A detailed overview of xylanases: an emerging biomolecule for current and future prospective / N. Bhardwaj, B. Kumar, P. Verma // *Bioresources and Bioprocessing*. – 2019. – Vol. 6. – P. 276. – DOI: 10.1186/s40643-019-0276-2
15. Datta, R. Enzymatic degradation of cellulose in soil: a review / R. Datta // *Heliyon*. – 2024. – Vol. 10. – e24022. – DOI: 10.1016/j.heliyon.2024.e24022
16. Biochemical characterization of an endoglucanase GH7 from thermophile *Thermothielavioides terrestris* ex-

- pressed on *Aspergillus nidulans* / R. C. Alnoch, J. C. S. Salgado, G. S. Alves [et al.] // *Catalysts*. – 2023. – Vol. 13. – P. 582. – DOI: 10.3390/catal13030582
17. Enzymatic diversity of the *Clostridium thermocellum* cellulosome is crucial for the degradation of crystalline cellulose and plant biomass / K. Hirano, M. Kurosaki, S. Nihei [et al.] // *Scientific Reports*. – 2016. – Vol. 6. – P. 35709. – DOI: 10.1038/srep35709
18. Puchart, V. Xylanases of glycoside hydrolase family 30 – an overview / V. Puchart, K. Šuchová, P. Biely // *Biotechnology Advances*. – 2021. – Vol. 47. – P. 107704. – DOI: 10.1016/j.biotechadv.2021.107704
19. Dawood, A. Applications of microbial beta-mannanases / A. Dawood, K. Ma // *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. – 2020. – Vol. 8. – P. 598630. – DOI: 10.3389/fbioe.2020.598630
20. Carbohydrate-active enzymes in *Pythium* and their role in plant cell wall and storage polysaccharide degradation // M. M. Zerillo, B. N. Adhikari, J. P. Hamilton [et al.] // *PLoS One*. – 2013. – Vol. 8. – P. e72572. – DOI: 10.1371/journal.pone.0072572
21. An overview of recent developments in hetero-catalytic conversion of cellulosic biomass / L. Ward, M. S. Islam, N. Kao [et al.] // *Research Communication in Engineering Science and Technology*. – 2020. – Vol. 4. – P. 43–54. – DOI: 10.22597/rcest.v4.65
22. A parts list for fungal cellulosomes revealed by comparative genomics / C. H. Haitjema, S. P. Gilmore, J. K. Henske [et al.] // *Nature Microbiology*. – 2017. – Vol. 2. – P. 17087. – DOI: 10.1038/nmicrobiol.2017.87
23. The hydrolysis mechanism of a GH45 cellulase and its potential relation to lytic transglycosylase and expansin function / V. S. Bharadwaj, B. C. Knott, J. Ståhlberg [et al.] // *Journal of Biological Chemistry*. – 2020. – Vol. 295. – P. 4477–4487. – DOI: 10.1074/jbc.RA119.011406
24. Loelovich, M. Preparation, characterization and application of amorphized cellulose – a review / M. Loelovich // *Polymers*. – 2021. – Vol. 13. – P. 4313. – DOI: 10.3390/polym13244313
25. Higuchi, T. Microbial degradation of lignin: role of lignin peroxidase, manganese peroxidase, and laccase / T. Higuchi // *The Proceedings of the Japan Academy. Series B*. – 2004. – Vol. 80. – P. 204–214. – DOI: 10.2183/pjab.80.204
26. Semana, P. Four aromatic intradiol ring cleavage dioxygenases from *Aspergillus niger* / P. Semana, J. Powlowski // *Applied Environmental Microbiology*. – 2019. – Vol. 85. – P. 1786. – DOI: 10.1128/AEM.01786-19
27. Li, X. Biotransformation of lignin: mechanisms, applications and future work / X. Li, Y. Zheng // *Biotechnology Progress*. – 2020. – Vol. 36. – P. e2922. – DOI: 10.1002/btpr.2922
28. Effective bioremediation of pulp and paper mill wastewater using *Bacillus cereus* as a possible kraft lignin-degrading bacterium / R. Kumar, A. Singh, A. Maurya [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2022. – Vol. 352. – P. 127076. – DOI: 10.1016/j.biortech.2022.127076
29. Potential of lignocellulolytic actinomycete isolates in the degradation of rice straw / M. Chauhan, S. Kumar, M. M. Rather [et al.] // *Hazardous Chemicals: Overview, Toxicological Profile, Challenges, and Future Perspectives*. – *Hazardous Chemicals*. – 2025. – P. 743–754. – DOI: 10.1016/B978-0-323-95235-4.00003-7
30. Biotechnological importance of Actinomycetes / M. H. Kontro, J. S. Yaradoddi, N. R. Banapurmath [et al.] // *Actinobacteria. Rhizosphere Biology*. – Singapore : Springer, 2021. – P. 271–290. – DOI: 10.1007/978-981-16-3353-9_15
31. A review on bacterial contribution to lignocellulose breakdown into useful bio-products / O. B. Chukwuma, M. Rafatullah, H. A. Tajarudin [et al.] // *International Journal of Environmental Research and Public Health*. – 2021. – Vol. 18. – P. 6001. – DOI: 10.3390/ijerph18116001
32. Nakamura, S. Decomposition of rice chaff using a cocultivation system of *Thermobifida fusca* and *Ureibacillus thermosphaericus* / S. Nakamura, N. Kurosawa // *Proceedings*. – 2021. – Vol. 66, № 1. – P. 31. – DOI: 10.3390/proceedings2020066031
33. Thermophilic fungi and their enzymes for biorefineries / A. Sharma, A. Sharma, S. Singh [et al.] // *Fungi in Extreme Environments: Ecological Role and Biotechnological Significance* / ed. by S. Tiquia-Arashi, M. Grube. – Cham : Springer, 2019. – P. 479–502. – DOI: 10.1007/978-3-030-19030-9_24
34. Bacterial valorization of lignin: strains, enzymes, conversion pathways, biosensors, and perspectives / S. Lee, M. Kang, J.-H. Bae [et al.] // *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. – 2019. – Vol. 7. – P. 209. – DOI: 10.3389/fbioe.2019.00209
35. Xie, S. Lignin conversion: opportunities and challenges for the integrated biorefinery / S. Xie, A. J. Ragauskas, J. S. Yuan // *Industrial Biotechnology*. – 2016. – Vol. 12. – P. 161–167. – DOI: 10.1089/ind.2016.0007
36. Lignin depolymerization and utilization by bacteria / R. Xu, K. Zhang, P. Liu [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2018. – Vol. 269. – P. 557–566. – DOI: 10.1016/j.biortech.2018.08.118
37. *Nocardia rosealba* sp. nov., a novel ligninase-producing *Actinobacterium* isolated from soil / Z. Huang, C. He, Z. Wang [et al.] // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2022. – Vol. 72, № 6. – P. 005416. – DOI: 10.1099/ijsem.0.005416
38. Prospects of *Pseudomonas* in microbial fuel, bioremediation, and sustainability / Y. J. Song, N. L. Zhao, D. R. Dai [et al.] // *ChemSusChem*. – 2025. – Vol. 18, № 2. – P. e202401324. – DOI: 10.1002/cssc.202401324
39. Kraft lignin decomposition by lignin-derived aromatic compound degrader *Rhodococcus* sp. DK17 / D. Kim, M. Kim, H.-W. Kim [et al.] // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2025. – Vol. 41. – P. 127. – DOI: 10.1007/s11274-025-04350-6
40. Hydroxyl radicals production via quinone redox cycling by the ligninolytic bacteria *Streptomyces cyaneus* and its effectiveness to degrade kraft lignin / J. M. Molina-Guijarro, F. Guillén, J. Rodríguez [et al.]

- // Wood Science and Technology. – 2025. – Vol. 59. – P. 44. – DOI: 10.1007/s00226-025-01643-9
41. Zhou, Q. Lignin-degrading enzymes and the potential of *Pseudomonas putida* as a cell factory for lignin degradation and valorization / Q. Zhou, A. Franssen, H. de Winde // Microorganisms. – 2025. – Vol. 13. – P. 935. – DOI: 10.3390/microorganisms13040935
 42. Metagenomic insights into the lignocellulose degradation mechanism during short-term composting of peach sawdust: core microbial community and carbohydrate-active enzyme profile analysis / W. W. Zhang, Y. X. Guo, Q. J. Chen [et al.] // Environmental Technology and Innovation. – 2025. – Vol. 37. – P. 103959. – DOI: 10.1016/j.eti.2024.103959
 43. Enhancing composting efficiency of horticultural residues through wheat straw addition: microbial mechanisms driving metabolic heat generation / Y. Hu, H. Li, B. Tian [et al.] // Journal of Environmental Management. – 2025. – Vol. 377. – P. 124632. – DOI: 10.1016/j.jenvman.2025.124632
 44. Benatti, A. L. T. Lignocellulolytic biocatalysts: the main players involved in multiple biotechnological processes for biomass valorization / A. L. T. Benatti, M. L. T. M. Polizeli // Microorganisms. – 2023. – Vol. 11, № 1. – P. 162. – DOI: 10.3390/microorganisms11010162
 45. Zoghalmi, A. Lignocellulosic biomass: understanding recalcitrance and predicting hydrolysis / A. Zoghalmi, G. Paës // Frontiers in Chemistry. – 2019. – Vol. 7. – DOI: 10.3389/fchem.2019.00874
 46. Lignin degradation: microorganisms, enzymes involved, genomes analysis and evolution / G. Janusz, A. Pawlik, J. Sulej [et al.] // FEMS Microbiology Reviews. – 2017. – Vol. 41. – P. 941–962. – DOI: 10.1093/femsre/fux049
 47. Applications of white rot fungi in bioremediation with nanoparticles and biosynthesis of metallic nanoparticles / K. He, G. Chen, G. Zeng [et al.] // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2017. – Vol. 101. – P. 4853–4862. – DOI: 10.1007/s00253-017-8328-z
 48. Pathways for degradation of lignin in bacteria and fungi / T. D. H. Bugg, M. Ahmad, E. M. Hardiman [et al.] // Nature Product Reports. – 2011. – Vol. 28. – P. 1883–1896. – DOI: 10.1039/c1np00042j
 49. Bacterial catabolism of lignin-derived aromatics: new findings in a recent decade: update on bacterial lignin catabolism / N. Kamimura, K. Takahashi, K. Mori [et al.] // Environmental Microbiology Reports. – 2017. – Vol. 9. – P. 679–705. – DOI: 10.1111/1758-2229.12597
 50. Discovery of lignin-transforming bacteria and enzymes in thermophilic environments using stable isotope probing / D. J. Levy-Booth, L. E. Navas, M. M. Fetherolf [et al.] // ISME Journal. – 2022. – Vol. 16. – P. 1944–1956. – DOI: 10.1038/s41396-022-01241-8
 51. Bacterial contributions to delignification and lignocellulose degradation in forest soils with metagenomic and quantitative stable isotope probing / R. C. Wilhelm, R. Singh, L. D. Eltis [et al.] // ISME Journal. – 2019. – Vol. 13. – P. 413–429. – DOI: 10.1038/s41396-018-0279-6
 52. Singh, N. Secretomics of wood-degrading fungi and anaerobic rumen fungi associated with biodegradation of recalcitrant plant biomass / N. Singh, J. Singh // Recent Advancement in White Biotechnology Through Fungi. Fungal Biology / ed. by A. Yadav, S. Singh, S. Mishra, A. Gupta. – Cham : Springer, 2019. – P. 1–16. – DOI: 10.1007/978-3-030-25506-0_1
 53. Gilbertson, R. L. Wood-rotting fungi of North America / R. L. Gilbertson // Mycologia. – 1980. – Vol. 72, № 1. – P. 1–49. – DOI: 10.1080/00275514.1980.12021153
 54. Arantes, V. Current understanding of brown-rot fungal biodegradation mechanisms: a review / V. Arantes, B. Goodell // Deterioration and protection of sustainable biomaterials. – 2014. – P. 3–21. – DOI: 10.1021/bk-2014-1158.ch001
 55. Evolutionary dynamics of host specialization in wood-decay fungi / F. S. Krah, C. Bässler, C. Heibl [et al.] // BMC Evolutionary Biology. – 2018. – Vol. 18. – P. 119. – DOI: 10.1186/s12862-018-1229-7
 56. Characterisation of the initial degradation stage of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sapwood after attack by brownrot fungus *Coniophora puteana* / I. Irbe, I. Andersone, B. Andersons [et al.] // Biodegradation. – 2011. – Vol. 22. – P. 719–728. – DOI: 10.1007/s10532-010-9449-6
 57. Transcriptomic insights into the degradation mechanisms of *Fomitopsis pinicola* and its host preference for coniferous over broadleaf deadwood / J. Xue, Y. Wei, L. Chen [et al.] // Microorganisms. – 2025. – Vol. 13. – P. 1006. – DOI: 10.3390/microorganisms13051006
 58. Kamei, I. Wood-rotting fungi for biofuel production / I. Kamei // Fungi in Fuel Biotechnology. Fungal Biology / ed. by G. Salehi Jouzani, M. Tabatabaei, M. Aghbashlo. – Cham : Springer, 2020. – P. 123–147. – DOI: 10.1007/978-3-030-44488-4_6
 59. Molecular breeding of lignin-degrading brown-rot fungus *Gloeophyllum trabeum* by homologous expression of laccase gene / M. Arimoto, K. Yamagishi, J. Wang [et al.] // AMB Express. – 2015. – Vol. 5. – P. 81. – DOI: 10.1186/s13568-015-0173-9
 60. Outdoor wood mats-based engineering composite: influence of process parameters on decay resistance against wood-degrading fungi *Trametes versicolor* and *Gloeophyllum trabeum* / M. Bao, N. Li, Y. Bao [et al.] // Polymers. – 2021. – Vol. 13. – P. 3173. – DOI: 10.3390/polym13183173
 61. Oxidoreductases and reactive oxygen species in conversion of lignocellulosic biomass / B. Bissaro, A. Várnai, Å. K. Röhr [et al.] // Microbiology and Molecular Biology Reviews. – 2018. – Vol. 82. – P. e00029–18. – DOI: 10.1128/MMBR.00029-18
 62. Lignin-enzyme interactions in the hydrolysis of lignocellulosic biomass / A. C. dos Santos, E. Ximenes, Y. Kim [et al.] // Trends in Biotechnology. – 2018. – S0167-7799. – P. 30306–30308. – DOI: 10.1016/j.tibtech.2018.10.010
 63. Recent advances in synthesis and degradation of lignin and lignin nanoparticles and their emerging applications in nanotechnology / V. K. Yadav, N. Gupta, P. Kumar [et al.] // Materials. – 2022. – Vol. 15. – P. 953. – DOI: 10.3390/ma15030953

64. Enhanced lignin biodegradation by consortium of white rot fungi: microbial synergistic effects and product mapping / T. Cui, B. Yuan, H. Guo [et al.] // *Biotechnology for Biofuels*. – 2021. – Vol. 14. – P. 162. – DOI: 10.1186/s13068-021-02011-y
65. Characterizing fungal decay of beech wood: potential for biotechnological applications / E. Bari, K. Ohno, N. Yilgor [et al.] // *Microorganisms*. – 2021. – Vol. 9. – P. 247. – DOI: 10.3390/microorganisms9020247
66. Ferrari, R. Lignin degradation by ascomycetes / R. Ferrari, V. Gautier, P. Silar // *Advances in Botanical Research* / ed. by M. Morel-Rouhier, R. Sormani. – New York : Academic Press, 2021. – P. 77–113. – DOI: 10.1016/bs.abr.2021.05.006
67. Evidence for ligninolytic activity of the ascomycete fungus *Podospira anserine* / G. van Erven, A. F. Kleijn, A. Patyshakuliyeva [et al.] // *Biotechnology for Biofuels*. – 2020. – Vol. 13. – P. 75. – DOI: 10.1186/s13068-020-01713-z
68. Bacterial enzymes involved in lignin degradation / G. de Gonzalo, D. I. Colpa, M. H. Habib [et al.] // *Journal of Biotechnology*. – 2016. – Vol. 236. – P. 110–119. – DOI: 10.1016/j.jbiotec.2016.08.011
69. The bacterial degradation of lignin – a review / D. Grgas, M. Rukavina, D. Bešlo [et al.] // *Water*. – 2023. – Vol. 15. – P. 272. – DOI: 10.3390/w15071272
70. Christopher, L. P. Lignin biodegradation with laccase-mediator systems / L. P. Christopher, B. Yao, Y. Ji // *Frontiers in Energy Research*. – 2014. – Vol. 2. – P. 12. – DOI: 10.3389/fenrg.2014.00012
71. Lignocellulose degradation mechanisms across the tree of life / S. M. Cragg, G. T. Beckham, N. C. Bruce [et al.] // *Current Opinion in Chemical Biology*. – 2015. – Vol. 29. – P. 108–119. – DOI: 10.1016/j.cbpa.2015.10.018
72. Wood decay fungi and their bacterial interaction partners in the built environment – a systematic review on fungal bacteria interactions in dead wood and timber / J. Embacher, S. Zeilinger, M. Kirchmair [et al.] // *Fungal Biology Reviews*. – 2023. – Vol. 45. – P. 100305. – DOI: 10.1016/j.fbr.2022.100305
73. Effect of cultivation conditions on mycelial growth and antibacterial activity of *Lentinula edodes* and *Fomitopsis betulina* / T. A. Krupodorova, V. Yu. Barshteyn, T. O. Kizitska [et al.] // *Czech Mycology*. – 2019. – Vol. 71, № 2. – P. 167–186. – DOI: 10.33585/cmy.71204
74. Effects of cultivation parameters on intracellular polysaccharide production in submerged culture of the edible medicinal mushroom *Lentinula edodes* / N. Bisko, K. Mustafin, G. Al-Maali [et al.] // *Czech Mycology*. – 2020. – Vol. 72, № 1. – P. 1–17. – DOI: 10.33585/cmy.72101
75. Krupodorova, T. A. Review of the basic cultivation conditions influence on the growth of basidiomycetes / T. A. Krupodorova, V. Y. Barshteyn, A. S. Sekan // *Current Research in Environmental and Applied Mycology*. – 2021. – Vol. 11, № 1. – P. 494–531. – DOI: 10.5943/cream/11/1/34
76. Mushroom strains able to grow at high temperatures and low pH values / S. A. Furlan, L. J. Virmond, D. A. Miers [et al.] // *World Journal of Microbiology & Biotechnology*. – 1997. – Vol. 13. – P. 689–692. – DOI: 10.1023/A:1018579123385
77. Salmones, D. Cultivation of Mexican wild strains of *Agaricus bisporus*, the button mushroom, under different growth conditions *in vitro* and determination of their productivity / D. Salmones, R. Gaitan-Hernandez, G. Mata // *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*. – 2018. – Vol. 22, № 1. – P. 45–53. – DOI: 10.25518/1780-4507.16281
78. Optimization of culture conditions for mycelial growth and basidiocarp production of *Cyclocybe cylindracea* (Maire) / H. R. R. Landingin, B. E. Francisco, R. M. R. Dulay [et al.] // *CLSU International Journal of Science and Technology*. – 2020. – Vol. 4, № 1. – P. 1–17. – DOI: 10.22137/ijst.2020.v4n1.01
79. Effect of different agro-wastes, casing materials and supplements on the growth, yield and nutrition of milky mushroom (*Calocybe indica*) / H. Sardar, M. A. Anjum, A. Nawaz [et al.] // *Folia Horticulturae*. – 2020. – Vol. 32, № 1. – P. 115–124. – DOI: 10.2478/fhort-2020-0011
80. Influence of nutritional and climatic conditions on mycelial growth of three oyster mushroom strains / N. H. Abdel Aziz, N. S. Yousef, M. E. El-Haddad [et al.] // *Arab Universities Journal of Agricultural Sciences*. – 2018. – Vol. 26, № 2A. – P. 1165–1173. – DOI: 10.21608/ajs.2018.28368
81. Effect of different media, pH and temperature on growth of *Pleurotus ostreatus* / A. Pant, V. Kumar, S. S. Bisht [et al.] // *Journal of Bio Innovation*. – 2020. – Vol. 9, № 2. – P. 132–140.
82. Optimization of culture conditions for mycelial growth and fruiting body production of naturally-occurring Philippine mushroom *Lentinus swartzii* Berk. / R. M. R. Dulay, E. C. Cabrera, S. P. Kalaw [et al.] // *Journal of Applied Biology and Biotechnology*. – 2021. – Vol. 9, № 3. – P. 17–25. – DOI: 10.7324/JABB.2021.93038
83. Cultural and physiological studies on wild mushroom specimens of *Schizophyllum commune* and *Lentinula edodes* / B. P. K. Reddy, A. U. Rajashekhar, P. Harikrishna [et al.] // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. – 2017. – Vol. 6, № 7. – P. 2352–2357. – DOI: 10.20546/ijcmas.2017.607.278
84. Hoa, H. T. The effects of temperature and nutritional conditions on mycelium growth of two oyster mushrooms (*Pleurotus ostreatus* and *Pleurotus cystidiosus*) / H. T. Hoa, C. L. Wang // *Mycobiology*. – 2015. – Vol. 43, № 1. – P. 14–23. – DOI: 10.5941/myco.2015.43.1.14
85. Mycelial growth of the edible wild mushrooms *Floccularia luteovirens* in different culture mediums and pH / Y. Arana-Gabriel, C. Burrola-Aguilar, A. Alcala-Adan [et al.] // *Agro Productividad*. – 2020. – Vol. 13, № 10. – P. 33–38. – DOI: 10.32854/agrop.v13i10.1745
86. Current insights in fungal importance – a comprehensive review / V. M. Corbu, I. Gheorghe-Barbu, A. Ş. Dumbravă Adan [et al.] // *Microorganisms*. – 2023. – Vol. 11, № 6. – P. 1384. – DOI: 10.3390/microorganisms11061384

87. Effects of supplementation of sea buckthorn press cake on mycelium growth and polysaccharides of *Inonotus obliquus* in submerged cultivation / G. Beltrame, J. Hemming, H. Yang [et al.] // Journal of Applied Microbiology. – 2021. – № 131 (3). – P. 1318–1330. – DOI: 10.1111/jam.15028
88. Akinyele, B. J. Effect of agrowastes, pH and temperature variation on the growth of *Volvariella volvacea* / B. J. Akinyele, F. C. Adetuyi // African Journal of Biotechnology. – 2005. – Vol. 4, № 12. – P. 1390–1395.
89. Teoh, Y. P. Effect of temperature on *Schizophyllum commune* growth and 4Hpyran-4-one, 2,3-dihydro-3, 5-dihydroxy-6-methyl- production using a bubble column bioreactor / Y. P. Teoh, M. M. Don // Chiang Mai Journal of Science. – 2016. – Vol. 43, № 3. – P. 461–468.
90. Influence of temperature and pH on mycelial growth and chlamydospore production of paddy straw mushroom *Volvariella volvacea* (Bull. Ex Fr.) / N. K. Kumar, A. S. Krishnamoorthy, A. Kamalakannan [et al.] // The Journal of Research ANGRAU. – 2016. – Vol. 44 (1–2). – P. 1–7.
91. Rosnan, N. D. First record of *in vitro* growth evaluation of wild mushroom, *Schizophyllum commune* from Pulau Kapas in Malaysia / N. D. Rosnan, N. Chuen, A. A. Ngadin // Asian Journal of Agriculture and Biology. – 2019. – Vol. 7, № 4. – P. 602–609.
92. Optimization of mycelia growth parameters for wild white rot fungi *Trametes elegans* and *Trametes versicolor* / S. Sagar, M. Thakur, I. Sharma [et al.] // Asia Life Sciences. – 2020. – Vol. 12, № 1. – P. 5–14.
93. Effect of cultural variability on mycelial growth of eleven mushroom isolates of *Pleurotus* spp. / M. V. Phadke, A. C. Jadhav, M. C. Dhavale [et al.] // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. – 2020. – Vol. 9, № 6. – P. 881–888.
94. Studies on optimization of culture conditions and medium components for the production of mycelial biomass of *Auricularia delicata* under submerged fermentation / M. S. Jacob, L. Xiao, M. F. Stephano [et al.] // Asian Journal of Biology. – 2020. – Vol. 10, № 4. – P. 56–67.
95. Elisashvili, V. Submerged cultivation of medicinal mushrooms: bioprocesses and products (review) / V. Elisashvili // International Journal of Medicinal Mushrooms. – 2012. – Vol. 14, № 3. – P. 211–239.
96. Effect of physicochemical components on mycelial growth of *Agaricus bisporus* – a popular edible mushroom / M. Ismail, G. Kibriya, J. Hossain [et al.] // Plant Environment Development. – 2016. – Vol. 5, № 1. – P. 7–12.
97. Culture characteristics and optimal conditions for mycelial growth of *Calocybe indica* / G. J. Min, H. S. Park, E. J. Lee [et al.] // Korean Journal of Mycology. – 2020. – Vol. 48, № 3. – P. 273–284. – DOI: 10.4489/KJM.20200027
98. Aminah, M. H. S. Influence of pH and temperature on *in vitro* mycelial growth performance of wild edible *Schizophyllum commune* of northern Malaysia / M. H. S. Aminah, S. T. Sam, Z. Zakaria // AIP Conference Proceedings. – 2020. – Vol. 2291. – P. 020100. – DOI: 10.1063/5.0023889
99. Sravani, B. Influence of media, pH and temperature on the growth of *Sclerotium rolfsii* (Sacc.) causing collar rot of chickpea / B. Sravani, R. Chandra // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. – 2020. – Vol. 9, № 1. – P. 174–178.
100. The influence of carbon and nitrogen sources in nutrient media on biomass accumulation by basidiomycetes medicinal mushrooms genus *Trametes* (Fr.) / I. R. Klechak, N. A. Bisko, N. Y. Mytropolska [et al.] // Naukovi Visti NTUU KPI. – 2014. – Vol. 3. – P. 52–57.
101. Lazarević, J. Effects of temperature, pH and carbon and nitrogen sources on growth of *in vitro* cultures of ectomycorrhizal isolates from *Pinus heldreichii* forest / J. Lazarević, D. Stojičić, N. Keča // Forest Systems. – 2016. – Vol. 25, № 1. – P. e048. – DOI: 10.5424/fs/2016251-07036
102. Suitable conditions for mycelial growth of *Phellinus* spp. / H. Hur, A. Imtiaj, M. W. Lee [et al.] // Mycobiology. – 2008. – Vol. 36, № 3. – P. 152–156.
103. Pekşen, A. Determination of optimum culture conditions for mycelial growth of *Macrolepota procera* mushroom / A. Pekşen, B. Kibar // Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus. – 2020. – Vol. 19, № 1. – P. 11–20. – DOI: 10.24326/asphc.2020.1.2
104. Culture conditions for the mycelial growth of *Ganoderma applanatum* / W. S. Jo, Y. J. Cho, D. H. Cho [et al.] // Mycobiology. – 2009. – Vol. 37, № 2. – P. 94–102. – DOI: 10.4489/myco.2009.37.2.094
105. The culture conditions for the mycelial growth of *Auricularia auricula-judae* / W. S. Jo, D. G. Kim, S. J. Seok [et al.] // Journal of Mushroom. – 2014. – Vol. 12, № 2. – P. 88–95. – DOI: 10.14480/JM.2014.12.2.88
106. The optimal culture conditions for the mycelial growth of *Oudemansiella radicata* / S. B. Kim, S. H. Kim, K. R. Lee [et al.] // Mycobiology. – 2005. – Vol. 33, № 4. – P. 230–234. – DOI: 10.4489/MYCO.2005.33.4.230
107. Ma, Y. Biological characteristics for mycelial growth of *Agaricus bisporus* / Y. Ma, C. Y. Guan, X. J. Meng // Applied Mechanics and Materials. – 2014. – Vol. 508. – P. 297–302.
108. Yazıcı, S. Ö. Optimization for coproduction of protease and cellulase from *Bacillus subtilis* M-11 by the Box-Behnken design and their detergent compatibility / S. Ö. Yazıcı, I. Özmen // Brazilian Journal of Chemical Engineering. – 2020. – Vol. 37. – P. 49–59. – DOI: 10.1007/s43153-020-00025-x
109. Goswami, K. Purification and characterization of cellulase produced by *Novosphingobium* sp. CM1 and its waste hydrolysis efficiency and bio-stoning potential / K. Goswami, H. P. D. Boruah, R. Saikia // Journal of Applied Microbiology. – 2022. – Vol. 132. – P. 3618–3628. – DOI: 10.1111/jam.15475
110. Recombinant cellulase of *Caulobacter crescentus*: potential applications for biofuels and textile industries / L. Bussler, D. Jacomini, J. M. Corrêa [et al.] // Cellulose. – 2021. – Vol. 28. – P. 2813–2832. – DOI: 10.1007/s10570-021-03700-5
111. Impact of cellulase and lactic acid bacteria inoculant to modify ensiling characteristics and *in vitro* di-

- gestibility of sweet corn stover and cassava pulp silage / C. Kaewpila, S. Thip-Uten, A. Cherdthong [et al.] // Agriculture. – 2021. – Vol. 11. – P. 66. – DOI: 10.3390/agriculture11010066
112. An *in vitro* study on the role of cellulases and xylanases of *Bacillus subtilis* in dairy cattle nutrition / V. Bontà, M. Battelli, E. Rama [et al.] // Microorganisms. – 2024. – Vol. 12. – P. 300. – DOI: 10.3390/microorganisms12020300
113. Cicekler, M. Effects of cellulase enzyme in deinking of solvent-based inks from mixed office wastes / M. Cicekler, A. Tutus // Biocatalysis and Biotransformation. – 2020. – Vol. 39. – P. 152–160. – DOI: 10.1080/10242422.2020.1834538
114. Cellulolytic bacteria isolation, screening and optimization of enzyme production from vermicompost of paper cup waste / A. Karthika, R. Seenivasagan, R. Kasimani [et al.] // Waste Management. – 2020. – Vol. 116. – P. 58–65. – DOI: 10.1016/j.wasman.2020.06.036
115. Combined strategies for improving the heterologous expression of a novel xylanase from *Fusarium oxysporum* FO47 in *Pichia pastoris* / C. Liu, Y. Zhang, C. Ye [et al.] // Synthetic and Systems Biotechnology. – 2024. – Vol. 9. – P. 426–435. – DOI: 10.1016/j.synbio.2024.03.012
116. Immobilization of xylanase on ZnO nanoparticles obtained by green synthesis from *Eupatorium cannabinum* L. and its application in enrichment of fruit juices / S. S. Pekdemir, B. Bakar, R. Taş [et al.] // Molecular Catalysis. – 2024. – Vol. 562. – P. 114232. – DOI: 10.1016/j.mcat.2024.114232
117. Expression in *Pichia pastoris* of thermostable endo-1,4- β -xylanase from the actinobacterium *Nocardopsis halotolerans*: properties and use for saccharification of xylan-containing products / A. V. Lisov, O. V. Belova, A. A. Belov [et al.] // International Journal of Molecular Sciences. – 2024. – Vol. 25. – P. 9121. – DOI: 10.3390/ijms25169121
118. Xylanase treatment of eucalypt kraft pulps: effect of carryover / J. M. S. Matos, D. V. Evtuguin, A. P. Mendes de Sousa [et al.] // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2024. – Vol. 108. – P. 210. – DOI: 10.1007/s00253-024-13027-3
119. Synergistic effect of cellulose-xylanolytic and laccase enzyme consortia for improved deinking of waste papers / G. K. Gupta, R. K. Kapoor, D. Chhabra [et al.] // Bioresource Technology. – 2024. – Vol. 408. – P. 131173. – DOI: 10.1016/j.biortech.2024.131173
120. Lignin degradation by selected fungal species / A. Knežević, I. Milovanović, M. Stajić [et al.] // Bioresource Technology. – 2013. – Vol. 138. – P. 117–123.
121. Fungal solid-state fermentation and various methods of enhancement in cellulase production / L. W. Yoon, T. N. Ang, G. C. Ngoh [et al.] // Biomass and Bioenergy. – 2014. – Vol. 67. – P. 319–338. – DOI: 10.1016/j.biombioe.2014.05.013
122. Enzyme activity profiles produced on wood and straw by four fungi of different decay strategies / E. Veloz, T. Mali, H. K. Mattila [et al.] // Microorganisms. – 2020. – Vol. 8, № 1. – P. 73. – DOI: 10.3390/microorganisms8010073
123. Eco-friendly bleaching of agrowaste wheat straw using crude alkalo-thermotolerant cellulase-free xylano-pectinolytic enzymes / D. Sharma, R. Nagpal, S. Agrawal [et al.] // Applied Biochemistry and Biotechnology. – Vol. 194. – P. 620–634. – DOI: 10.1007/s12010-021-03641-6
124. Bentil, J. A. Biocatalytic potential of basidiomycetes: relevance, challenges and research interventions in industrial processes / J. A. Bentil // Scientific African. – 2021. – Vol. 11. – P. e00717. – DOI: 10.1016/j.sciaf.2021.e00717
125. Metreveli, E. The carbon source controls the secretion and yield of polysaccharide-hydrolyzing enzymes of basidiomycetes / E. Metreveli, T. Khardziani, V. Elisashvili // Biomolecules. – 2021. – Vol. 11, № 9. – P. 1341. – DOI: 10.3390/biom11091341
126. Lignocellulose-degrading enzymes production by solid-state fermentation through fungal consortium among Ascomycetes and Basidiomycetes / P. de Oliveira Rodrigues, L. V. A. Gurgel, D. Pasquini [et al.] // Renewable Energy. – 2020. – Vol. 145. – P. 2683–2693. – DOI: 10.1016/j.renene.2019.08.041
127. Vetchinkina, E. P. Comparative characteristics of mycelial mats of xylophilic basidiomycetes / E. P. Vetchinkina // Mycological Progress. – 2025. – Vol. 24. – P. 47. – DOI: 10.1007/s11557-025-02068-1
128. Valorization of lignocellulosic wastes for extracellular enzyme production by novel Basidiomycetes: screening, hydrolysis, and bioethanol production / N. Ilić, S. Davidović, M. Milić [et al.] // Biomass Conversion and Biorefinery. – 2023. – Vol. 13. – P. 17175–17186. – DOI: 10.1007/s13399-021-02145-x
129. Rice straw fermentation by *Schizophyllum commune* ARC-11 to produce high level of xylanase for its application in pre-bleaching / A. Gautam, A. Kumar, A. K. Bharti [et al.] // Journal of Genetic Engineering and Biotechnology. – 2018. – Vol. 16, № 2. – P. 693–701. – DOI: 10.1016/j.jgeb.2018.02.006
130. Shradhdha, S. Production of lignolytic and cellulolytic enzymes by using basidiomycetes fungi in the solid-state fermentation of different agro-residues / S. Shradhdha, D. S. Murty // Research Journal of Biotechnology. – 2020. – Vol. 15, № 9. – P. 10–17.
131. Sequential production of ligninolytic, xylanolytic, and cellulolytic enzymes by *Trametes hirsuta* AA-017 under different biomass of Indonesian sorghum accessions-induced cultures / A. Andriani, A. Maharani, D. H. Y. Yanto [et al.] // Bioresource Technology Reports. – 2020. – Vol. 12. – P. 100562. – DOI: 10.1016/j.biteb.2020.100562
132. Мартынов, В. В. Перспективы биотехнологической утилизации кородревесных отходов длительного срока хранения на основе микодеструкции / В. В. Мартынов, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова // Поволжский экологический журнал. – 2024. – № 4. – С. 500–508. – DOI: 10.35885/1684-7318-2024-4-500-508
Martynov, V. V. Perspektivy biotekhnologicheskoy utilizatsii korodrevesnykh othodov dlitel'nogo sroka hraneni-

- ya na osnove mikodestrukcii [Potential of utilizing aged bark-and-wood waste through mycological degradation as a biotechnological process] / V. V. Martynov, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova // Povolzhskij ekologicheskij zhurnal [Povolzhskiy Journal of Ecology]. – 2024. – № 4. – P. 500–508. – DOI: 10.35885/1684-7318-2024-4-500-508
133. Мартынов, В. В. Валоризация лигноцеллюлозного отхода – кофейной шелухи / В. В. Мартынов, Т. Н. Щемелинина, Е. М. Анчугова // Известия Коми научного центра УрО РАН. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2024. – № 9 (75). – С. 75–79. – DOI: 10.19110/1994-5655-2024-9-75-79
- Martynov, V. V. Valorizaciya lignocellyuloznogo othoda – kofejnoj sheluhi [Coffee silverskin valorization] / V. V. Martynov, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. – 2024. – № 9 (75). – P. 75–79. – DOI: 10.19110/1994-5655-2024-9-75-79

Благодарность (госзадание)

Работа выполнена при финансировании государственного задания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по теме «Микробные сообщества экосистем Севера, их биотехнологический потенциал и технологии его реализации» (№ 125021201993-3).

Acknowledgements (state task)

The work was funded by the State Assignment of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the topic «Microbial communities of ecosystems of the North, their biotechnological potential and technologies for its implementation» (№ 125021201993-3).

Информация об авторах:

Мартынов Владислав Владимирович – аспирант, инженер лаборатории экспериментальной микробиологии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 57218542348, <https://orcid.org/0000-0003-0806-9320> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: martynov.v.v@ib.komisc.ru).

Щемелинина Татьяна Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экспериментальной микробиологии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: tatyanakomi@mail.ru).

Анчугова Елена Михайловна – младший научный сотрудник лаборатории экспериментальной микробиологии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

Маркарова Мария Юрьевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экспериментальной микробиологии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; Scopus Author ID – 6507043630, <https://orcid.org/0000-0002-7951-2222> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая; e-mail: myriam@mail.ru).

Донцов Андрей Геннадиевич – кандидат химических наук, старший научный сотрудник лаборатории экспериментальной микробиологии и биотехнологии Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук; <https://orcid.org/0000-0003-2559-5226> (167982, Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: dontsov@ib.komisc.ru).

About the authors:

Vladislav V. Martynov – Postgraduate Student, Engineer at the Laboratory of Experimental Microbiology and Biotechnology, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 57218542348, <https://orcid.org/0000-0003-0806-9320> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: martynov.v.v@ib.komisc.ru).

Tatiana N. Shchemelinina – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Laboratory of Experimental Microbiology and Biotechnology, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 56711948200, <https://orcid.org/0000-0002-4052-6424> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: tatyanakomi@mail.ru).

Elena M. Anchugova – Junior Researcher at the Laboratory of Experimental Microbiology and Biotechnology, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID 56711975900, <https://orcid.org/0000-0002-7912-3518> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: anchugova@ib.komisc.ru).

Maria Yu. Markarova – Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher at the Laboratory of Experimental Microbiology and Biotechnology, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID – 6507043630, <https://orcid.org/0000-0002-7951-2222> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: myriam@mail.ru).

Andrey G. Dontsov – Candidate of Sciences (Chemistry), Senior Researcher at the Laboratory of Experimental Microbiology and Biotechnology, Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; <https://orcid.org/0000-0003-2559-5226> (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russian Federation; e-mail: dontsov@ib.komisc.ru).

Для цитирования:

История развития и передовые области применения ферментов (обзор) / В. В. Мартынов, Т. Н. Шемелинина, Е. М. Анчугова [и др.] // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2025. – № 7 (83). – С. 132–147.

For citation:

Istoriya razvitiya i peredovye oblasti primeneniya fermentov (obzor) [Historical development and cutting-edge applications of enzymes: a review] / V. V. Martynov, T. N. Shchemelinina, E. M. Anchugova [et al.] // Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2025. – № 7 (83). – P. 132–147.

Дата поступления статьи: 05.09.2025

Прошла рецензирование: 10.09.2025

Принято решение о публикации: 15.09.2025

Received: 05.09.2025

Reviewed: 10.09.2025

Accepted: 15.09.2025