

## РЕМЕДИАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ВОДНЫХ ГРИБОВ

Е. В. Федосеева<sup>1</sup>, В. А. Терехова<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
119071 Москва, Ленинский пр-т, 33, e-mail: elenafedoseeva@gmail.com

<sup>2</sup> Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
119991 Москва, Ленинские горы, 1, e-mail: \*vterekhova@gmail.com

Поступила в редакцию 20.09.2023

Обзор посвящен анализу информации о водных грибах как потенциальных агентах биоремедиации водных сред при химическом загрязнении. Рассмотрены подходы к классификации групп водной микробиоты на основании продолжительности существования в водных средах и морфофизиологических особенностях видов. Изложены известные механизмы взаимодействия грибов и поллютантов, результатом которых является биодеградация или биосорбция поллютантов, а, в конечном счете, снижение концентрации химических веществ, доступных для других обитателей водных сред. Рассмотрены конкретные примеры, иллюстрирующие существенную роль грибных ферментов в этих процессах. Приводятся данные об использовании в целях микоремедиации грибных штаммов, выделенных из морских и пресных вод, охарактеризована эффективность грибов разного происхождения в биоремедиации. Сделан вывод о том, что более перспективным направлением микоремедиации представляется ориентация на выбор видов грибов-биодеструкторов, обладающих специфическим ферментами, способными приводить к деградации загрязняющих веществ.

*Ключевые слова:* гидромикробиота, микоремедиация, биодеградация, биосорбция, морские грибы, пресноводные грибы, загрязнение, эффективность очистки вод.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-50-71

### ВВЕДЕНИЕ

Микоремедиация является одним из перспективных направлений биоремедиации природных сред, в которых в качестве активного компонента используются грибы. Микоремедиация может стать самостоятельным или дополнительным подходом для восстановления качества водных биомов, которые в настоящее время подвергаются серьезной угрозе загрязнения и деградации. В качестве агентов биоремедиации водных сред целесообразно использовать грибы водного происхождения, поскольку они хорошо адаптированы к обитанию в воде и имеют необходимые приспособления и соответствующие жизненные стратегии.

Обзорная статья содержит анализ литературы, посвященной современной структуре водной микробиоты, принципам выделения грибных форм и видов на основании продолжительности жизни в водной среде. В многообразном комплексе грибов на основании постоянства и продолжительности жизни в морских или пресноводных водоемах, выделяют постоянных обитателей водной среды (облигатные, или истинно водные) и иммигрантов, появляющихся в водоемах периодически.

Для обоснования актуальности ремедиации водных объектов в обзоре приводятся сведения о нарастающей угрозе химического загрязнения водных сред на фоне увеличивающегося антропогенного влияния и изменений климата, о приоритетных органических и не-

органических загрязняющих веществах, воздействию которых подвергаются морские и пресные воды.

А основной части обзора, посвященной непосредственно микоремедиации, анализируются распространенность и суть понятия микоремедиация, преимущества способа снижения токсического действия загрязняющих веществ с использованием грибов, рассмотрены основные механизмы микоремедиации, которые реализуются в разных формах биодеградации или иммобилизации (биосорбции) токсикантов.

Рассмотрены конкретные примеры применения водных грибов, выделенных из морских сред обитания, для биоремедиации полициклических ароматических углеводородов (ПАУ), пестицидов, фармацевтических препаратов и тяжелых металлов (ТМ). Дана характеристика ремедиационному потенциалу и значению грибов морского происхождения для микоремедиации загрязненных водных сред.

Для сравнения эффективности морских и пресноводных видов грибов как агентов биоремедиации обобщены сведения о результатах применения представителей гидромикробиоты, выделенных из пресных вод. Охарактеризованы достоинства и проблемы практического применения таких грибов с целью восстановления нормального функционирования водных ценозов.

## ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ КАК КОМПОНЕНТЫ ВОДНЫХ БИОМОВ

Грибы являются жизненно важным компонентом функционирования и саморегулирования наземных и водных экосистем. С момента первых публикаций о таксономических исследованиях грибов в водоемах (начало XIX века) знания о водных грибах значительно расширились. При этом грибы водных биомов, особенно это относится к мицелиальным формам, продолжают оставаться одной из наименее изученных таксономических групп водных организмов.

В водных экосистемах, как и в наземных, грибы представляют значимый функциональный компонент блока деструкторов органического материала. Их значение особенно велико в процессах трансформации труднодоступной для бактерий органической материи, в составе которой хитин, целлюлоза и другие сложные полимерные молекулы. Колонизируя труднодоступные для других организмов субстраты, грибы способны наращивать значительную биомассу, тем самым непосредственно включаются в трофические цепи как источник питания ряда гидробионтов. Активно продуцируя в водной среде биологически активные вещества и ферменты, грибы могут существенно изменять ее физико-химические параметры и структуру водной биоты [Дудка, 1985 (Dudka, 1985)]. Грибы в водных экосистемах характеризуются высокой устойчивостью к действию токсических веществ, что объясняют высоким адаптационным потенциалом к техногенным и природно-климатическим условиям биомов и хорошей регенерирующей способностью грибов [Рейвн и др., 1990 (Raven et al., 1990)].

Биомы водных экосистем различаются, в первую очередь, соленостью воды, содержанием в ней элементов питания и кислорода, температурой, скоростью течения. Микобиота экосистем биомов стоячих вод более разнообразна, поскольку диапазон изменений условий (глубина, степень зарастания растительностью, химический состав воды), влияющих на видовой состав их обитателей и накопление биомассы, более широкий. На состав грибного комплекса в биомах проточных вод влияет, главным образом, скорость течения. Обилие и видовой состав грибов в экосистемах океанических и приморских биомов, помимо солености определяется наличием элементов питания, субстратов для закрепления, оптимальной для конкретных видов температурой.

Многообразный комплекс грибов в водоемах и водотоках многими исследователями структурируется на основе целого ряда прин-

ципов и подходов. Наиболее существенным представляется выделение видов и форм водной микобиоты на основании постоянства и продолжительности жизни в водной среде.

Среди грибов, обитающих в экосистемах водных биомов, традиционно выделяют две большие экологические группы: постоянные обитатели водной среды (облигатные, или истинно водные) и иммигранты, появляющиеся в водоемах периодически. Грибы первой группы (зооспоровые, водные гифомицеты) весь жизненный цикл проводят в воде и играют существенную роль в трофических сетях водоемов. Грибы второй группы – терригенные – неоднородны по своей приспособленности к существованию в водной среде, среди них есть неактивные формы, со временем исчезающие, и активные. Микологом с мировым именем И.А. Дудкой в монографии “Водные несовершенные грибы СССР” (1985) обобщены результаты многолетних исследований микобиоты водных экосистем. К числу ряда устойчивых положений, предложенных в этой книге, относится обоснованное выделение в структуре грибных комплексов водоемов видов-резидентов, составляющих активное ядро гидромикобиоты, и транзитных видов.

К истинно водным (или облигатно водным) грибам и грибоподобным организмам относится большая группа представителей Chytridiomycota, Hymenochytridiomycota и Oomycota. Они составляют группу первичноводных, весь жизненный цикл которых проходит в воде с подвижными зооспорами, способствующими их распространению в водных условиях. Изучение экологии хитридиевых и гифохитриевых осложнено методическими трудностями: культивирование подавляющего числа видов этих грибов в лабораторных условиях сопряжено с поддержанием определенной плотности культуры клеток хозяев [Громов и др., 2002 (Gromov et al., 2002)]. Экология представителей таксона Oomycota достаточно хорошо изучена. Дается высокая оценка роли данных водных грибоподобных организмов в естественных пресных водоемах, которая заключается в участии в разложении аллохтонного и аутохтонного органического материала растительного и животного происхождения. Большинство из оомицетов сапротрофы, но отдельные виды (например, *Saprolegnia ferax*, *S. parasitica*) могут паразитировать на различных гидробионтах, главным образом, на рыбах, вызывая их заболевания и гибель. На основании приуроченности видов рода *Achlya* (*A. prolifera*, *A. dissusa*) к чистым участ-

кам водоемов и водотоков их можно отнести к видам индикаторам олигосапробности воды [Терехова, 2007 (Terekhova, 2007)]. В целом оомицеты как активные звенья пищевых цепей вносят большой вклад в энергетический бюджет водоемов, разлагая труднодоступные для других деструкторов соединения (лигнин, хитин, целлюлозу).

К наиболее изученным в группе облигатно-водных грибов следует отнести водные гифомицеты, или “ингольдиевые грибы”, названные так по имени крупнейшего британского исследователя Инголд, положившей начало их планомерному изучению на протяжении многих лет [Ingold, 1942, 1949, 1960, 1973, 1975]. “Ингольдиевые грибы” формируют группу вторичноводных, или ремигрантных, грибов. Как группа ремигрантных организмов, которые вторично приспособились к обитанию в воде, они представляют большой теоретический интерес для изучения различных аспектов адаптивной эволюции. Наибольшее практическое значение гифомицеты имеют в очищении пресноводных водоемов от растительных остатков, в пополнении пищевых запасов для животных-гидробионтов. Водные гифомицеты в ходе своей жизнедеятельности изменяют субстрат, делая его доступным для бактерий. Логично, что структура сообществ водных гифомицетов зависит от наличия субстрата. Многими исследованиями доказано, что видовой состав и энергия спорообразования этих грибов определяется разнообразием прибрежной растительности и присутствием в водоемах листового опада [Дудка, 1985 (Dudka, 1985); Woonyeun et al., 2002 и другие].

Если сравнивать степень изученности мицелиальных грибов с дрожжевыми формами, то, бесспорно, больше работ посвящено дрожжам, видовое разнообразие которых привлекает не только исследователей, но специалистов разных сфер народного хозяйства. Дрожжи в водоемах ведут, в основном, сапротрофный образ жизни и, как и мицелиальные грибы, активно участвуют в процессах деструкции органических веществ в водоеме. Благодаря высокой скорости накопления биомассы дрожжи водоемов являются одним из важнейших источников полноценного белка, витаминов и других соединений, служат ресурсной базой для питания многих гидробионтов. В целом, дрожжи очень устойчивы к действию многих факторов и развиваются в водоемах в широких диапазонах температура воды, кислотности, содержания растворенного кислорода и различных минеральных веществ

в воде [Tan, Lim, 1983; Солнцева и др., 1987 (Solntseva et al., 1987) и др.].

Особую часть водной микобиоты составляют виды, не имеющие специальных приспособлений для жизни в воде, так называемые терригенные микромицеты. Это сборная в эволюционном и таксономическом отношении группа с чрезвычайно большим диапазоном функциональной активности, вплоть до паразитирования и контроля численности как мелких, так и крупных гидробионтов. Среди множества суждений относительно уровня экологической адаптации терригенных микромицетов к водным условиям наиболее целесообразным, на наш взгляд, следует считать предложение о разделении водных терригенных грибов на виды-резиденты и транзитные виды [Дудка, 1985 (Dudka, 1985)].

Виды-резиденты, входящие в “ядро” гидромикобиоты, обладают известной активностью в водной среде, обуславливают ее участие в функционировании гетеротрофного блока биогидроценоза. Среди них есть постоянные виды, характеризующиеся постоянной, мигранты – периодической, случайные виды – спорадической активностью.

Транзитные виды, в свою очередь, объединяют неактивные формы (сразу или быстро исчезающие) и активные (обладающие длительной активностью). Последние, регулярно попадающие в воду из почвы, воздуха, на различных субстратах животного и растительного происхождения и продолжающие свое развитие в водных условиях, также влияют на формирование ценологических отношений в водных биоценозах [Kuenh, Koehn, 1988; Reváy, Gönczöl, 1990].

Способность к продуцированию широкого спектра внеклеточных ферментов у микромицетов, обитающих в водоемах и водотоках, свидетельствует о возможности их активного участия в деструкции органического материала в водной среде. Так, среди грибов, выделенных с погруженных в воду древесины и листьев, 18 видов активно образовывали амилазы, ксиланазы, целлюлазы, протеазы, пероксидазы и липазы, 5 видов разлагали хитин, 8 – выделяли тирозиназу и лакказы [Zare-Maivan, Shearer, 1988]. Отмечают высокую целлюлозолитическую активность у пигментированных штаммов видов *Trichoderma*, *Aspergillus niger* и *Penicillium miszynskii*, выделенных из водных местообитаний [Tan et al., 1989].

В контексте задач данного обзора подчеркнем способность целого ряда терригенных микромицетов длительно и активно развиваться в воде. Такие грибы образуют интенсивное

спорношение, включаются в пищевые цепи водных экосистем, участвуя в деструкции

#### ВЛИЯНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДНЫХ СРЕД НА МИКОБИОТУ

Экосистемы морских и пресноводных биомов в равной степени интересуют микологов-биотехнологов, однако в пресной воде микобиота изучена в большей степени. Прежде всего это связано с достижениями в области медицинской микологии и остротой проблем борьбы с микозами. Специалисты этой сферы регулярно контролируют наличие возбудителей инфекций грибного происхождения, представляющих опасность для здоровья населения в закрытых водоемах населенных пунктов и очистных сооружениях, в целях организации борьбы с патогенными и оппортунистическими видами возбудителей микозов.

Пресная вода составляет около 2.5% общего количества воды на Земле, из них 1.2% — поверхностные воды и 30.1% — подземные воды, доступные для различного использования [Singh et al., 2023]. Ситуация усугубляется тем, что пресные воды представляют собой запас питьевой воды, поэтому проблема их загрязнения вызывает особый интерес. Питьевая вода плохого качества является одной из самых серьезных проблем для здоровья населения и окружающей среды во всем мире [Laad, Ghule, 2023]. Плесневые грибы доставляют много проблем из-за обрастаний труб и других технических сооружений. В соленой морской среде таких проблем меньше.

Приведем краткий анализ положения дел, свидетельствующий об остроте проблемы химического загрязнения экосистем водных биомов и необходимости принятия срочных мер для обеспечения качества воды и сохранения водных ресурсов.

Загрязнение водной среды представляет собой катастрофическую угрозу на общемировом уровне и во многих отдельных странах и регионах. Многие загрязняющие вещества попадают в окружающую среду со сточными водами, включая патогенные бактерии и их метаболиты, органические и неорганические химические вещества, пестициды, соединения тяжелых металлов (ТМ) и металлоидов, частицы микропластика и наноматериалов, фармакологических препаратов и антибиотиков. Население сталкивается с острой нехваткой безопасной питьевой воды не только из-за сокращения запасов, но и из-за ухудшения качества [Laad, Ghule, 2023].

Большая часть населения Российской Федерации (73%) проживает на урбанизированных территориях, где выбросами и сбросами загрязняющих веществ промышленных

труднодоступного органического материала в воде и донных отложениях.

предприятий, жилищно-коммунального хозяйства, автотранспорта загрязнены практически все природные среды [Логина, 2003 (Logina, 2003); Черногаева, Ждановская, 2018 (Chernogaeva, Zhdanovskaya, 2018)]. “Около 70% случаев высокого и экстремально высокого загрязнения поверхностных вод связано не столько с аварийными ситуациями, сколько с систематическими сбросами неочищенных сточных вод” [Обзор..., 1994–2017 (Review..., 1994-2017); Черногаева, Ждановская, 2018 (Chernogaeva, Zhdanovskaya, 2018)]. Проблема обеспечения безопасности водной среды становится все более очевидной на фоне увеличения антропогенного загрязнения и изменения климата [Esterhuizen-Londt et al., 2016]. Водные ресурсы подвергаются стрессам под влиянием антропогенной деятельности, прежде всего таких, как сельское хозяйство, промышленность, урбанизация, добыча полезных ископаемых [Singh et al., 2023]. Восстановление и повторное использование водных ресурсов в настоящее время признано неотъемлемым компонентом их сохранения.

Морские воды, как и пресные, подвержены антропогенному воздействию, нарастающему большими темпами. Опубликованные в 2018 г. результаты исследований свидетельствуют о том, что лишь 13.2% мирового океана соответствует определению “морской дикой природы”, а остальная часть подвержена деятельности человека с негативными последствиями для биоты [Jones et al., 2018].

Среди поллютантов водных сред лидирующее положение занимают нефть и нефтепродукты, ТМ. Растет перечень веществ, накопление которых фиксируется в концентрациях, превышающих установленные нормативы, среди которых пестициды, фармакологические препараты и антибиотики, наноматериалы, радиоактивные отходы, микропластик. Известный вред водоемам наносят биогенные питательные вещества в повышенных концентрациях. К этому приводит попадание в воды удобрений, используемых в сельском хозяйстве [Frid, Caswell, 2017]. Они вызывают порой не меньшую тревогу, чем пестициды [Singh et al., 2023]. Повышенные дозы удобрений и пестицидов – важная группа действующих факторов на все живые компоненты агроценозов и сопредельных водных сред. В последние годы обострилась проблема с антибиотикорезистентностью из-за бесконтрольного применения фармацевтических препаратов в сельском

хозяйстве. Они загрязняют сточные и поверхностные воды, проникают в подземные воды, источники снабжения населения питьевой водой [Esterhuizen-Londt et al., 2016].

Химические вещества неорганической природы, в первую очередь, ТМ также большая проблема для водоснабжения населения. Такие ТМ и металлоиды, как никель (Ni), кадмий (Cd), мышьяк (As), ртуть (Hg) и свинец (Pb) относят к числу наиболее часто выявляемых загрязнителей в городской среде, где происходит широкий спектр деятельности человека [Zulkifli et al., 2018]. Подземные воды различных районов Индии содержат такие химические вещества, как Hg, Zn, Cd, хром (Cr), свинец (Pb), фториды (F) и металлоиды, такие как селен (Se) и мышьяк (As), в концентрациях, превышающих рекомендованный предел [Laad, Ghule, 2023].

#### МИКОРЕМЕДИАЦИЯ: ОБОСНОВАННОСТЬ ПОДХОДОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Для решения проблемы загрязнения водных сред принимается ряд мер и предлагается широкий спектр инновационных подходов. Интерес к биологическим способам очистки природных сред от загрязнения в последние годы неуклонно возрастает, поскольку биоремедиация относится к общепризнанным так называемым “nature-friendly” технологиям. Она предполагает направленное использование биологических процессов для разложения, преобразования и удаления опасных загрязнителей из окружающей среды с целью снижения темпов дальнейшего распространения поллютантов и степени загрязнения природных объектов [AbuQamar et al., 2023].

Биоремедиация признана эффективной для преобразования вредных и стойких токсичных химических агрегатов в безопасные продукты путем реализации естественных биологических процессов живых организмов [Rathore et al., 2021]. В биоремедиации применяют представителей разных групп биоты (агентов биоремедиации): высшие растения и водоросли, бактерии и грибы. В настоящее время развитие получили биоремедиационные технологии с применением групп организмов из разных таксонов и консорциумов микроорганизмов [Djelal et al., 2013; Garcha et al., 2014; AbuQamar et al., 2023].

К перспективным биоремедиационным направлениям относится микоремедиация, действующий компонент которой представлен отдельными видами грибов или целым консорциумом из нескольких представителей микобиоты.

Микоремедиация, при которой грибы разлагают или иммобилизуют загрязняющие

Конечным пунктом и аккумулятором многих токсичных соединений являются моря и океаны [Alvarenga et al., 2014]. Загрязнения морских экосистем приобретают острый характер при аварийных ситуациях в береговой зоне, но и постепенное накопление поллютантов лишь до определенного предела носит хронический характер. Загрязняющие вещества изменяют физические, химические и биологические характеристики океана и прибрежных зон в худшую сторону, угрожая морским организмам, экосистемам и биоразнообразию, нарушая функционирование и продуктивность экосистем. К важным проблемам, обусловленным накоплением загрязняющих веществ в морских экосистемах, относят цветение водорослей и закисление океана [Senthil Kumar, Prasannamedha, 2021].

вещества, представляет собой безопасный и щадящий для окружающей среды способ очистки среды обитания, поскольку в нем задействованы естественные биологические механизмы [Akhtara, Mannana, 2020; AbuQamar et al., 2023]. Устойчивый рост, хорошие способности к регенерации, образование обширной сети гиф, синтез широкого спектра ферментов, высокое отношение площади поверхности к объему делают грибы, по мнению ряда авторов, “идеальным” агентом биоремедиации для очистки почв и вод от различных загрязнителей [Akhtara, Mannana, 2020; AbuQamar et al., 2023]. Существенным является факт, что грибы обладают развитыми возможностями адаптации к широкому спектру условий окружающей среды (колебаниям температур, минерализации, pH, осмотического давления и др.) [Терехова, 2007 (Terekhova, 2007); AbuQamar et al., 2023]. В литературе приводятся сообщения об успешном применении грибов для биоремедиации благодаря их способности к продуцированию органических хелатирующих кислот, деструкции нефти и нефтепродуктов, пестицидов, синтетических поверхностно-активных веществ, ароматических углеводов и синтетических полимеров, а также биосорбционной активности по отношению к ТМ [Позднякова и др., 2008 (Pozdnyakova et al., 2008); Arwidsson et al., 2010; Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019); Akhtara, Mannana, 2020].

Грибы можно использовать как локально для очистки от различных загрязнителей, так и в биореакторах, представляющих собой системы с контролируемыми физико-химическими условиями, направленные на стимулирование

микробного роста [Aragão et al., 2020; Akhtara, Mannana, 2020]. Для отдельных техник микоремедиации используются как живые культуры грибов, так и в виде высушенной биомассы [AbuQamar et al., 2023]. Так для биосорбции может быть использована как “живая”, так и “мертвая” биомасса, а также предварительно химически обработанная биомасса. Использование “живой” биомассы признается более трудоемким процессом, так как необходимо предусмотреть систему жизнеобеспечения, размножения и десорбции ТМ. В связи с этим применение “мертвой” биомассы в технологических процессах более рентабельно и менее затратно, при этом уровень сорбции “живой” биомассой во многих случаях оказывается выше, чем у “неживой” [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)].

Обоснованность предложений о включении грибов в процесс ремедиации базируется на уникальных свойствах грибов к сорбции и утилизации загрязняющих веществ.

Многие виды грибов сочетают свойства биодеструкторов и биосорбентов [Домрачева и др., 2014 (Domracheva et al., 2014)], поэтому важнейшими механизмами микоремедиации считаются биodeградация и биосорбция [Rathore et al., 2021]. Значимым компонентом процесса микоремедиации является и биоконверсия поллютантов [Barh et al., 2021]. В ряде обзоров, посвященных биodeградации, дается исчерпывающий анализ понятий и терминов, относящихся, в числе прочего, к микоремедиации [Домрачева и др., 2014 (Domracheva et al., 2014); Скугорева и др., 2021 (Skugoreva et al., 2019); Barh et al., 2021].

Остановимся на наиболее важных для нашего обзора определениях понятий. Биodeградация (биоразложение, биологический распад) – это процесс деструкции, катализатором которого являются ферменты и метаболиты микроорганизмов. В этом процессе происходит полная или частичная минерализация молекул сложных соединений в более простые формы, такие как  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и другие неорганические соединения. Выделяют два механизма микробной биодеструкции: прямое и косвенное воздействие микроорганизмов. Прямое воздействие микроорганизмов, в частности, грибов, в процессе биodeградации проявляется при их развитии непосредственно на поверхности материала и состоит в использовании его в качестве субстрата, источника питательных веществ и энергии. Биологический смысл биodeградации в данном случае объясняется необходимостью расщепления молекул сложных соединений до элементов, необходимых для питания

микроорганизмов. Такая биодеструкция на основе биокатализа сопровождается продуцированием различных метаболитов, способных вызывать и косвенное влияние на структуру материалов, подвергающихся атаке микроорганизмов [Домрачева и др., 2014 (Domracheva et al., 2014); Barh et al., 2021].

Мощность ферментных систем, их разнообразие и лабильность позволяют грибам использовать в качестве источников питания различные полимеры как природного, так и синтетического происхождения [Скугорева и др., 2021 (Skugoreva et al., 2021)]. При этом благодаря выделению многочисленных внеклеточных ферментов грибы эффективно разлагают неполимерные материалы и трудно поддающиеся обработке загрязнители (nonpolymeric, intractable pollutants) [Nyanhongo et al., 2007; Barh et al., 2021]. В микробиологической деструкции участвуют такие экзоферменты, как лакказа, оксигеназа, липаза, полиуретаназа, лигнинпероксидаза, гидролаза алканов, алканмонооксидаза и другие [Васнев и др., 1997 (Vasnev et al., 1997); Домрачева и др., 2014 (Domracheva et al., 2014); Скугорева и др., 2021 (Skugoreva et al., 2021)].

Биосорбция представляет собой физико-химический процесс, который заключается в удалении веществ из раствора биологическим материалом [Gadd et al., 2009]. Среди микробных биосорбентов лидирующие позиции занимают микроскопические мицелиальные грибы, проявляющие стабильно высокую сорбционную активность к большинству ТМ [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. В качестве биосорбентов интересны дрожжи благодаря доступности, хорошей культивируемости и возможностью создания мутантных форм [Аронбаев, 2015 (Aronbaev, 2015)]. Грибы обладают уникальными особенностями, способствующими увеличению сорбционной емкости по отношению к ТМ [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Клеточная стенка содержит хитин – полисахарид, обладающий высокой сорбционной способностью благодаря хелатированию ТМ. Кроме хитина, в составе внутреннего слоя клеточной стенки может присутствовать целлюлоза. Меланины – связанные с клеточной стенкой фенольные молекулы – являются еще одной группой соединений, которые вырабатываются грибами в ответ на действие ТМ. В ряде работ особо подчеркивается роль пигментированных грибов в иммобилизации ТМ. Некоторые меланины микромицетов являются эффективными биосорбентами меди [Gadd and De Rome, 1988; Caesar-Tonthat et al., 1995]. Функциональные

группы полимеров клеточной стенки (гидроксильные, карбонильные, карбоксильные, сульфгидрильные, тиоэфирные, сульфонатные, аминные, иминные, амидные, имидазольные и другие) способны к ионному взаимодействию и формированию комплексных соединений с ионами металлов [Gupta, Mohapatra, 2003; Awofolu et al., 2006; Alluri et al., 2007].

Согласно классификации на основе клеточного метаболизма, механизмы биосорбции разделяют на зависимые и независимые от него [Gadd, 2009; Gupta, Mohapatra, 2003; Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Только живым микроорганизмам присущи механизмы иммобилизации токсичных металлов, зависимые от метаболизма, поскольку в их основе лежит перенос ионов ТМ через клеточную мембрану, внутриклеточное поглощение и накопление (биоаккумуляция) [Gadd, Griffiths, 1978; Abbas et al., 2014; Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Зависимые от метаболизма механизмы объединяют термином биоаккумуляция [Barh et al., 2021].

Независимые от метаболизма механизмы характерны как для "живой", так и "неживой" биомассы. Они включают неспецифическое связывание металла с клеточными поверхностями микроорганизмов, слоями слизи, внеклеточными матрицами (то есть пассивное поглощение) и осаждение на поверхности микробной клетки [Gadd, Griffiths, 1978; Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Независимые от метаболизма механизмы объединяют термином биосорбция – фиксация ионов ТМ или других загрязняющих веществ биомассой за пределами метаболической энергии (beyond metabolic energy) [Barh et al., 2021]. В биосорбцию могут быть вовлечены такие процессы связывания, как поверхностное комплексообразование, ионный обмен, осаждение и ковалентное связывание [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019); Barh et al., 2021]. На рис. 1 приведена схема, иллюстрирующая механизмы микоремедиации.



**Рис. 1.** Схема, отражающая механизмы биоремедиации [дополненная по Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)].

**Fig. 1.** Scheme showing the mechanisms of bioremediation (according to Skugoreva et al., 2019).

Согласно классификации на основе местоположения выделяют следующие механизмы биосорбции: 1) внутриклеточное накопление; 2) внеклеточное накопление и осаждение; 3) сорбция и осаждение на поверхности клеток [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)].

Особый механизм утилизации отходов и загрязняющих веществ представляет биоконверсия (биотрансформация). Биоконверсия включает три процесса: предварительную об-

работку, гидролиз и ферментацию. Биоконверсия означает превращение лигноцеллюлозы в биопродукты [Barh et al., 2021]. Для биоконверсии имеют большой потенциал сельскохозяйственные отходы, отходы лесного хозяйства, древесный материал, трава, твердые бытовые отходы и другие лигноцеллюлозные остатки. Трансформация с помощью грибов является мощным инструментом преобразования промышленных отходов в грибную биомассу.

Приведенные выше механизмы биоремедиации характерны как в целом для микробной ремедиации, так и для процессов, в которых участвуют грибы.

Работ, посвященных исследованиям грибов как агентов биоремедиации загрязнен-

#### РЕМЕДИАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ГРИБОВ МОРСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Микоремедиация, как уже подчеркивалось, в настоящее время рассматривается как экологически чистый и эффективный метод удаления загрязняющих веществ из водных сред [Vasconcelos et al 2019; Bankole et al., 2022]. Грибы при этом могут использоваться как самостоятельные агенты ремедиации или быть интегрированными в комплексные системы биоремедиации [Esterhuizen-Londt et al., 2016].

Привлекательными объектами исследований в направлении биоремедиации являются виды грибов, выделенные из морских вод, поскольку они обладают уникальными ферментами для биодegradации [Sarkar et al., 2010; Trincone, 2010] и биотрансформации поллютантов [Rocha et al. 2009; Rocha et al., 2010].

Рассмотрим примеры активности грибов, выделенных из морской воды, по отношению к некоторым группам загрязняющих веществ.

Полициклические ароматические углеводороды. В ряде исследований подчеркивается эффективность микоремедиации водных сред, содержащих ПАУ [Vasconcelos et al 2019; Bankole et al., 2022]. Основными проблемами, с которыми приходится сталкиваться при удалении большинства низкомолекулярных ПАУ из окружающей среды, являются низкая растворимость в воде и сопротивляемость микробной атаке из-за высокой гидрофобности [Luning Prak, Pritchard, 2002; Okere, Semple, 2012]. Эта проблема решается посредством введения поверхностно-активных веществ для повышения растворимости и биодоступности ПАУ в водных системах [Li, Chen, 2009]. Применение ассоциаций из нескольких видов грибов в процессе деградации ПАУ имеет преимущество перед моновидовыми агентами ремедиации, что объясняется координированностью и синергизмом ко-метаболической активности разных видов при минерализации сложных соединений [Kumari et al. 2018].

Грибы, выделенные из морских сред, используют углеводороды в качестве источников энергии и углерода. В некоторых работах убедительно обосновывается применение грибов, выделенных из морских сред, загрязненных ПАУ, как базового элемента перспективной технологии восстановления сред и рекультивации загрязненных территорий [Vasconcelos et al., 2019].

ных почв заметно больше, чем тех, в которых речь идет об очистке водных сред [Zeghal et al., 2021; AbuQamar et al., 2023], тем не менее, такая практика отражена в целом ряде опубликованных статей.

В частности, при анализе способности нескольких грибных штаммов, выделенных из морских губок, разлагать пирен и бензо[а]пирен сделан вывод о том, что штаммы двух видов *Tolypocladium* sp. и *Xylaria* sp., обладая хорошими биоремедиационными показателями, характеризуются специфичностью по отношению к разным химическим веществам [Vasconcelos et al., 2019]. Удаление бензо[а]пирена из среды связано в основном с механизмом адсорбции этого ПАУ мицелием штамма *Xylaria* sp. Штамм *Tolypocladium* sp. снижал концентрацию пирена благодаря механизму биодegradации, до уровня 95% от исходной концентрации через 7 сут инкубации. Дegradация происходила в основном по пути цитохрома P450, отмечается важная роль в процессе деградации ферментов монооксигеназы и диоксигеназы. Полное отсутствие токсичности воды, загрязненной ПАУ, после обработки грибами подтверждено через 21 сут инкубации с грибными культурами в стандартных биотестах по реакции ракообразных *Artemia salina*.

В серии экспериментов в продолжение работ в этом направлении исследована эффективность деградации флуорантена ассоциацией морских грибов *Aspergillus aculeatus* и *Mucor correctis* при добавлении поверхностно-активных веществ [Bankole et al., 2022]. Совместное культивирование двух видов показало, что флуорантен после 7 сут инкубации с грибами разлагается на 98.4%. Отмечена специфическая активность отдельных ферментов при деградации флуорантена: 93, 85 и 71% лакказы, лигнин-пероксидазы и марганцевой пероксидазы, соответственно. Роль пероксидазы в деградации ПАУ и фенолов отмечалась и в других работах [Singh, 2006; Giubilei et al., 2009]. Контроль разложения флуорантена при совместном культивировании *A. aculeatus* и *M. correctis* осуществленный методом газовой хроматографии-масс-спектрометрии показал образование пяти основных метаболитов: 1.2-дигидроксифлуорантена, 9H-флуорен-1.9-дикарбоновой, бензол-1,2,4-трикарбоновой, бензол-1.3-дикарбоновой и бензойной кислот.

Пестициды. По химическому составу пестициды делятся на неорганические, органические и препараты биологического проис-

хождения. С точки зрения регулирования и трансформации в окружающей среде, наибольшую опасность представляют органические пестициды, включая хлорорганические (ДДТ – DDT) и фосфорорганические (паратион-метил – methyl parathion).

Для снижения токсичности пестицидов эффективны биodeградация и отдельно ферментативный гидролиз [Shimazu et al., 2001; Rocha et al., 2013; Alvarenga et al., 2014]. Под действием ферментов токсичность паратион-метила снижается, однако в процессе гидролиза образуется побочный продукт – п-нитрофенол (PNP), классифицируемый как приоритетный загрязнитель окружающей среды [Shimazu et al., 2001]. Бактериальная деградация пестицидов лучше изучена [Krishna, Philip, 2008; Rocha et al., 2013] по сравнению с грибной [Alvarenga et al., 2014]. В ходе бактериального разложения паратион-метила нередко образуется п-нитрофенол.

Основными ферментами, участвующими в гидролизе фосфорорганических пестицидов, являются фосфотриэстеразы и карбоксиэстеразы; эффективность детоксикации первыми, обычно, выше [Sogorb, Vilanova, 2002; Alvarenga et al., 2014]. Фосфотриэстеразы катализируют гидролиз фосфорорганических пестицидов [Sogorb, Vilanova, 2002]. Морские грибы – уникальный источник ферментов биodeградации пестицидов – фосфотриэстераз [Sarkar et al., 2010; Trincone, 2010].

Скрининговые исследования семи штаммов морских грибов, в которых оценивалась их способность к росту в присутствии паратион-метила [Alvarenga et al., 2014], показали, что наибольшая активность характерна для *Aspergillus sydowii* и *Penicillium decaturense*, которые в течение 20–30 сут экспозиции полностью разлагали пестицид. Эти виды грибов использовали паратион-метил в качестве единственного источника углерода. При деградации паратион-метила с участием *A. sydowii* кроме п-нитрофенола не было обнаружено других метаболитов. Трансформация пестицида при участии *P. decaturense* сопровождалась появлением токсичной формы – метилпараоксона, который затем деградировал до п-нитрофенола. Виды *A. sydowii* и *P. decaturense* также были способны разлагать п-нитрофенол, в среднем на 51 и 40%, соответственно. В присутствии п-нитрофенола наблюдали незначительное уменьшение мицелиальной массы, в основном *A. sydowii*, что авторы объясняют накоплением данного продукта в мицелии, запускающим механизм биodeградации и последующую гибель клеток.

Интересные результаты получены при биodeградации ДДТ морскими грибами, выделенными из морских губок [Ortega et al., 2011]. Виды *A. sydowii*, *Bionectria* sp., *P. miczynskii*, *P. raistrickii* и *Trichoderma* sp. тестировали на их способность к росту при высокой концентрации пестицида ДДТ на твердых и в жидких питательных средах. Анализ культуральной жидкости показал существенную элиминацию пестицида под действием *Trichoderma* sp. Предполагают, что в этом процессе задействованы два механизма – биodeградация и биоаккумуляция пестицида. Количественный химический анализ показал, что ДДТ накапливался в мицелии, а степень элиминации химического соединения достигала максимума 58% через 14 сут.

Фармацевтические препараты. Лекарственные препараты, представляющие разнообразную по химическому составу группу веществ, попадая в окружающую среду, становятся опасными загрязнителями поверхностных и грунтовых вод, проникают в питьевую воду, обильно приставлены в стоках водоподготовки [Nunes et al., 2014; Esterhuizen-Londt et al., 2016]. Примерами приоритетных загрязнителей из группы фармацевтических препаратов служат различные антибиотики, галогенидрины, являющиеся промежуточным звеном в синтезе фармацевтических препаратов; анальгетики и их активные компоненты (ибупрофен, парацетамол, ацетаминофен и другие) [Rocha et al., 2010; Rocha et al., 2013; Nunes et al., 2014; Esterhuizen-Londt et al., 2016]. Смесь фармацевтических препаратов в воде имеет широкий спектр экологических последствий даже при низких концентрациях [Nunes et al., 2014]. В настоящее время фармацевтические загрязнители представляют собой серьезную проблему, поскольку даже современные очистные сооружения не могут полностью их устранить, а продукты распада могут быть еще более токсичными, чем исходные препараты [Esterhuizen-Londt et al., 2016]. Микоремедиация рассматривается как альтернатива или дополнительный подход для решения этой проблемы.

Штамм водного происхождения *Mucor hiemalis* был исследован Esterhuizen-Londt et al. [2016] с точки зрения его способности к деградации и поглощению ацетаминофена. Результаты показали, что *M. hiemalis* сорбировал от 1 до 2 мг ацетаминофена на 1 г сухой биомассы при воздействии от 10 до 100 нг/мл этого препарата в течение 24–48 ч. Можно заключить, что *M. hiemalis* вполне подходит для интегрирования в системы биоремедиации гидрорезонансов для быстрой деградации ацетаминофена при низких концентрациях в воде. Что касается механизма элиминации ацетами-

нофена, то в данном случае не наблюдалось повышения активности внеклеточной пероксидазы или окислительного стресса у *M. hiemalis*, приводящему к активизации ферментов системы антиоксидантной защиты, как это нередко наблюдается под воздействием токсикантов.

Выделенный из морской воды гриб *A. sydowii* способен к биотрансформации производных бромацетофенона, относящегося к группе галогенгидринов [Rocha et al., 2010]. Клетки мицелия, выращенные в искусственной морской воде с высокой концентрацией ионов хлора, катализировали биотрансформацию  $\alpha$ -бромацетофенона в 2-бром-1-фенилэтанол 4. Культивирование в морской среде положительно ассоциировано с продукцией редуктазы, которая принимает участие в биотрансформации бромацетофенона [Rocha et al. 2009; Rocha et al., 2010].

Доказаны деградация и поглощение антибиотика окситетрациклина грибами, выделенными из донных морских отложений. Под действием этих видов через 15 сут снижение концентрации окситетрациклина достигала значительных величин: *Beauveria bassiana* (78.3%), *Epicoccum nigrum* (75.8%), *A. terreus* (74.1%), *T. harzianum* (77.3%) и *P. commune* (68.2%). Такую эффективность связывают не только с высокой активностью ферментов, в первую очередь, пероксидазы и лакказы, но и с сорбционной способностью этих грибов [Ahumada-Rudolph et al., 2021].

**Тяжелые металлы.** В целом, применение грибов в качестве биосорбентов ТМ хорошо известно и подробно описано в литературе [Скугорева и др., 2019; (Skugoreva et al., 2019)]. В рамках данного обзора в фокусе внимания грибы водного происхождения, у которых изучена сорбционная способность по отношению к соединениям ТМ. Морские микроорганизмы, как правило, обладают рядом преимуществ перед пресноводными. К ним отно-

сятся устойчивость к высокому уровню засоленности, низким температурам, высокому давлению, ультрафиолетовому излучению, ТМ [Dash et al., 2013].

Выделенные из морских вод *Pestalotiopsis* sp. и *P. janthinellum* показали биокаталитическую активность в условиях иммобилизационной системы для очистки сточных вод [Chen et al., 2013]. Так, пеллеты, образованные из мицелия *P. janthinellum*, благодаря высокой сорбционной активности гриба обесцвечивали целый спектр красителей: конго красный, нафтоловый зеленый В, эриохром черный Т, amino черный 10В и ряд других [Wang et al., 2015].

Динамика ряда физиологических и биохимических показателей *P. janthinellum*, а также транскриптомные аспекты высокой устойчивости штамма к действию хрома позволили предложить этот вид в качестве сорбента хрома. [Bao et al., 2022]. Установлено, что по мере увеличения концентрации  $Cr^{6+}$  в грибных клетках увеличивалось содержание активных форм кислорода, провоцирующего перекисное окисление липидов и активность супероксиддисмутазы, пероксидазы и каталазы. С увеличением концентрации хрома резко возрастало содержание в клетках пролина, который являясь важным органическим проникаемым веществом, обладает сильной гидрофильностью и противодействует обезвоживанию. Авторы отобрали 10 генов-концентраторов (speculative hub genes), связанных с устойчивостью *P. janthinellum* к хрому.

В таблице 1 приведены обобщающие сведения о результатах применения грибов, выделенных из водных сред, для биоремедиации воды, загрязненной ПАУ, пестицидами, фармпрепаратами, ТМ. Результаты приведенных исследований подчеркивают потенциал применения и значение грибов морского происхождения для микоремедиации загрязненных водных сред.

#### РЕМЕДИАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ГРИБОВ ПРЕСНОВОДНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Грибы, выделенные из пресных вод, активно исследуются с целью биоремедиации. К одним из наиболее изученных грибных агентов биоремедиации следует отнести пресноводные штаммы аскомицетов *Clavariopsis aquatica* WD(A)-00-01 из коллекции Центра экологических исследований имени Гельмгольца (Германия, Лейпциг), *Phoma* sp. УНН 5-1-03 и *Myriocoonium* sp. УНН 1-13-18-4, выделенные из р. Заале (Германия, Саксония-Анхальт) [Junghanns et al., 2008a].

Эти грибы, наряду с другими изолятами из пресноводных и слабоминерализованных сред

(*Varicosporium* sp., *Alternaria* sp., *Cylindrocarpon didymium*, *Coniothyrium* sp., *Myriocoonium* sp.), проявили способность обесцвечивать синтетические азо- и антрахиноновые красители [Junghanns et al., 2008a]. При определенных условиях эти водные грибы даже более эффективно обесцвечивали красители, чем штаммы грибов белой гнили [Junghanns et al., 2008a], что, предположительно, было связано с участием внеклеточной лакказы [Wesenberg et al., 2003].

**Таблица 1.** Обобщающие сведения о применении водных грибов, выделенных из сред с повышенной минерализацией, для биоремедиации биотопов

**Table 1.** Summary of the results of using aquatic fungi isolated from mineralized habitats for biotope bioremediation

Название гриба Fungal species	Происхождение Origin	Соединение Substances	Механизм биоремедиации Mechanism of bioremediation	Ферменты Enzymes	Ссылка Reference
<i>Полициклические ароматические углеводороды</i>					
<i>Tolyposcladium</i> sp.	мицелиальные грибы морского происхождения, выделенные из морских губок (Бразилия)	пирен	биodeградация	монооксигеназы и диоксигеназы	Vasconcelos et al., 2019
<i>Xylaria</i> sp.	мицелиальные грибы морского происхождения, выделенные из морских губок (Бразилия)	бензо[а]пирен	биосорбция, биodeградация	–	Vasconcelos et al., 2019
<i>Aspergillus aculeatus</i> и <i>Mucor irregularis</i> (со-культура)	береговая линия Атлантического океана (Нигерия)	флуорантен	биodeградация	лакказа, лигнин-пероксидаза и марганцевая пероксидаза	Bankole et al., 2022
<i>Пестициды</i>					
<i>Aspergillus sydowii</i>	морской штамм	паратион-метила и продукт его гидролиза п-нитрофенол	биodeградация, биосорбция	фосфотриэстеразы и карбоксиэстеразы	Alvarenga et al., 2014
<i>Penicillium decaturense</i>	морской штамм	паратион-метила и продукт его гидролиза п-нитрофенол	биodeградация	фосфотриэстеразы и карбоксиэстеразы	Alvarenga et al., 2014
<i>Trichoderma</i> sp.	морские губки	ДДТ	биodeградация, биосорбция (биоаккумуляция)	–	Ortega et al., 2011
<i>Фармацевтические препараты</i>					
<i>Mucor hiemalis</i>	водный штамм из Немецкой коллекции микроорганизмов и клеточных культур Института Лейбница	ацетаминофен	биodeградация, биосорбция	активизации пероксидазной активности не отмечали	Esterhuizen-Londt et al., 2016
<i>Penicillium commune</i> , <i>Epicoccum nigrum</i> , <i>Trichoderma harzianum</i> , <i>Aspergillus terreus</i> , <i>Beauveria bassiana</i>	донные отложения на лососевых фермах (Чили)	окситетрациклин	биodeградация, биосорбция	ряд ферментов, включая пероксидазы и лакказы	Ahumada-Rudolph et al., 2021
<i>Aspergillus sydowii</i>	Образец губки <i>Chelonaplysilla erecta</i> , собранной у побережья Атлантического океана (Бразилия)	бромацетофенон	биотрансформация	редуктазы (предположительно)	Rocha et al., 2010
<i>Тяжелые металлы</i>					
<i>Penicillium janthinellum</i>	Образцы морских донных отложений, собранные у острова Нанджи на побережье Тихого океана (Китай)	хром	биосорбция (предположительно)	–	Bao et al., 2022

Биотрансформацию двух полициклических мускусных отдушек (polycyclic musk fragrances) – галаксонида (ГЛ) и тоналида (ТЛ) – пресноводными изолятами *Clavariopsis aquatica* WD(A)-00-1 и *Myriocoonium* sp. УНН 1-13-18-4 оценивали в работе Martin et al. [2007]. Особое внимание уделено влиянию внеклеточных оксидоредуктаз, таких как лакказы, которые продуцировали исследуемые штаммы при разложении ГЛ и ТЛ [Martin et al., 2007].

Продуцирующий лакказу штамм *Phoma* sp. УНН 5-1-03 использовали как агент биоремедиации при очистке вод от микрозагрязнителей: бисфенол А (БФА), карбамазепин (КБЗ), 17 $\alpha$ -этинилэстрадиол (ЭЭ), диклофенак (ДФ), сульфаметоксазол (СМК), технический нонилфенол (тНФ) и триклозан (ТКЗ) [Hofmann, Schlosser, 2016]. В этом процессе отмечены два механизма микоремедиации: и биодеградация, и биосорбция. Скорость биодеградации (биотрансформации), осуществляемой живой грибной биомассой, снижалась в ряду: ЭЭ >> БСА > ТКЗ > тНФ > ДФ > СМК > КБЗ. Биосорбция эффективна по отношению к ЭЭ, БСА, ТКЗ и тНФ и незначительна для КБЗ, ДФ и СМК. По мнению авторов [Hofmann, Schlosser, 2016], биодеградации ЭЭ, БСА, ДФ, ТКЗ и тНФ пресноводным штаммом *Phoma* sp. в значительной степени способствовала внеклеточная лакказа вместе с клеточно-ассоциированными ферментами, такими как, монооксигеназы цитохрома P450. При этом в биодеградации СМК и КБК лакказы, по-видимому, не играли значительной роли [Hofmann, Schlosser, 2016].

Проведено сравнение активности грибов *Phoma* sp. УНН 5-1-03 и *C. aquatica* WD(A)-00-01 по биокаталитическому и биосорбционному удалению БФА, а также двух фталатных эфиров с различной структурой и гидрофобностью – ди-н-бутилфталата (ДБФ) и диэтилфталата (ДЭФ) [Carstens et al., 2020]. В биодеградации этих трех соединений установлена важная роль реакций, катализируемых лакказой и монооксигеназами цитохрома P450 (Carstens et al., 2020). Полагают, что высокая эффективность *Phoma* sp. УНН 5-1-03 в отношении БФА связана с окислением этого соединения внеклеточными лакказами и/или пероксидазами, активность которых была зарегистрирована у *Phoma* sp. ранее [Cajthaml, 2015; Hofmann, Schlosser, 2016]. Вид *C. aquatica* WD(A)-00-01 был наиболее эффективен в биодеградации ДЭФ.

Способность обесцвечивать синтетические красители была зафиксирована для нескольких пресноводных штаммов – *Colletotrichum dematium*, *Corynespora cassiicola*, *Alternaria alternata*, *Dictyosporium zhejiangensis*, *D. zhe-*

*jiangensis*, *Plectosporium tabacinum*, *Fusarium thapsinum*, *Acrogenospora sphaerocephala*, *Ceriporia lacerata*, – выделенных из затопленной в водоемах древесины (Китай, провинция Чжэцзян) [Yang et al., 2016]. Основным механизмом обесцвечивания является биодеградация, поскольку грибы могут продуцировать различные неспецифические внеклеточные и внутриклеточные ферменты, участвующие в процессе обесцвечивания красителя, такие как лакказа, марганцевая пероксидаза, марганцево-независимая пероксидаза, лигнин-пероксидаза, тирозиназа и другие [Yang et al., 2016]. В таблице 2 приведены обобщающие сведения о результатах исследования биоремедиационной способности пресноводных грибов.

Таким образом, в биодеградации загрязняющих веществ грибными агентами в основном принимают участие две группы ферментов – внеклеточные оксидоредуктазы (лакказы) и монооксигеназы цитохрома P450. Лакказы представляют собой универсальные биокатализаторы с высоким потенциалом применения для целей детоксикации загрязнителей окружающей среды. Поэтому важен выбор штаммов, способных к активной продукции лакказы, и оптимальных условий для их культивирования. Перспективными продуцентами лакказы оказались два пресноводных штамма аскомицетов *Phoma* sp. (УНН 5-1-03) и *C. aquatica* WD(A)-00-01.

У *C. aquatica* WD(A)-00-01 было идентифицировано пять предполагаемых генов лакказы (от lcc1 до lcc5), которые дифференциально экспрессировались в ответ на стадию роста гриба и потенциальные индукторы лакказы [Solé et al., 2012]. Помимо генов лакказ в геноме *C. aquatica* WD(A)-00-01 были идентифицированы многочисленные гены пероксидаз и предполагаемых монооксигеназ цитохрома P450 [Heeger et al., 2021]. Экспрессия некоторых из них повышалась на субстратах, содержащих лигноцеллюлозу [Heeger et al., 2021]. Это наблюдение свидетельствует о том, что штамм *C. aquatica* способен в некоторой степени модифицировать лигнин, возможно, для облегчения использования полисахаридных компонентов лигноцеллюлозы в качестве источников углерода и энергии [Heeger et al., 2021].

Повышение продукции лакказы у *Phoma* sp. УНН 5-1-03 достигалось посредством комбинации альтернативного субстрата (томатный сок) и элиситоров (ремазол бриллиантовый синий R и CuSO<sub>4</sub>) [Junghanns et al., 2008b]. Медь, являясь частью активного центра лакказ, часто применяется для увеличения продукции лакказы грибами [Klonowska et al., 2001]. Интересно, что в отличие от многих лакказ наземных грибов, ни

один из генов лакказы *C. aquatica* не оказался активируемым медью. Однако медь сильно повышала внеклеточную лакказную активность *C. aquatica*, возможно, за счет стабилизации медьсодержащего каталитического центра фер-

мента. Было обнаружено, что медь вдвое повышает активность лакказы уже при концентрации около 1.8 мкМ, что способствует адаптации грибов к низким концентрациям меди в водных средах обитания [Solé et al., 2012].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экосистемы водных биомов представляют источник грибов, перспективных для целей биоремедиации. Специфические условия роста и развития грибов в водной среде способствуют приобретению адаптаций, необходимых для разработки и реализации микоремедиационных технологий.

У грибов водного происхождения отмечают наличие двух основных механизмов биоремедиации – биосорбцию и биодеградацию.

Биосорбционные явления у грибов в целом хорошо известны и описаны во многих источниках, посвященных, прежде всего, механизмам снижения концентрации в средах ТМ [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Механизм биосорбции зафиксирован в процессах микоремедиации сред, загрязненных ТМ; микрозагрязняющими веществами ЭЭ, БСА, ТКЗ и тНФ [Hofmann, Schlosser, 2016]; ПАУ бензо[а]пиреном [Vasconcelos et al., 2019]; пестицидами паратион-метилом и продуктом его гидролиза п-нитрофенолом [Alvarenga et al., 2014]; пестицидом ДДТ [Ortega et al., 2011]; фармацевтическими препаратами ацетаминофеном [Esterhuizen-Londt et al., 2016] и окситетрациклином [Ahumada-Rudolph et al., 2021].

К полезным для процессов микоремедиации адаптациям и характеристикам водных грибов относят широкий спектр продуцируемых ферментов, принимающих участие в биодеградации [Rocha et al., 2009; Rocha et al., 2010; Sarkar et al., 2010; Trincone, 2010].

В качестве продуцентов ферментов, участвующих в биодеградации поллютантов более эффективны штаммы, выделенные из морской воды. В детальных исследованиях доказано, что культивирование в среде с повышенным содержанием минеральных солей положительно ассоциировано с продукцией некоторых ферментов, принимающих участие в биотрансформации загрязняющих веществ. Более высокие концентрации минеральных солей стимулируют рост грибов, продукцию лакказы и обесцвечивание синтетических красителей у двух базидиомицетов, выделенных из морской воды [D'Souza et al., 2006]. Культивирование в высокоминерализованной среде сопровождается продукцией редуктазы, которая, предположительно, принимает участие в биотрансформации бромацетофенона [Rocha et al., 2009; Rocha et

al., 2010]. У морских видов *A. sydowii* и *P. decaturense* обнаружены фосфотриэстеразы и карбоксиэстеразы, необходимые для биотрансформации ряда пестицидов [Alvarenga et al., 2014].

Высокие концентрации неорганических анионов, таких как сульфаты и хлориды, и щелочные значения pH, обнаруженные в водах некоторых мест обитания грибов, часто обнаруживаются и в промышленных стоках, содержащих красители и ряд других загрязняющих веществ Junghanns et al. [2008a]. Обилие неорганических веществ затрудняют традиционные технологические процессы очистки сточных вод [Pophali et al., 2003]. Представители водной микобиоты, адаптированные к средам, близким по составу к сточным водам, могут быть полезны для очистки реальных сточных вод, содержащих красители и другие загрязняющие вещества [Junghanns et al., 2008a].

Пресноводные грибы, как и изоляты из морских вод, представляют интерес для организации биоремедиации по типу биодеградации. Примером эффективных агентов микоремедиации из числа пресноводных видов являются аскомицеты *C. aquatica* WD(A)-00-01 и *Phoma* sp. УНН 5-1-03. В геноме *C. aquatica* WD(A)-00-01 помимо пяти генов лакказ идентифицированы многочисленные гены пероксидаз и предполагаемых монооксигеназ цитохрома P450 [Heeger et al., 2021]. Штамм *Phoma* sp. УНН 5-1-03 является активным продуцентом внеклеточных лакказ [Martin et al., 2007; Carstens et al., 2020].

Сравнение активности грибов морского и пресноводного происхождения как потенциальных ремедиантов водных сред в большинстве случаев показывает преимущество первых. Однако есть и исключения. Анализ скорости биотрансформации трех органических соединений: БФА и двух фталатных эфиров ДБФ и ДЭФ морскими (*Paradendryphiella arenariae* и *Ascocoryne* sp.) и пресноводными (*Phoma* sp. и *C. aquatica*) штаммами, показал, что эффективность (рассчитанная по скорости элиминации органических поллютантов, нормированной по биомассе) по отношению к БФА снижалась в ряду *Phoma* sp. > *P. arenariae*; по отношению к ДБФ в ряду *Ascocoryne* sp. > *Phoma* sp. > *C. aquatica* > *P. arenariae*, и, наконец, по отношению ДЭФ в ряду *C. aquatica* > *P. arenariae* > *Ascocoryne* sp. > *Phoma* sp. [Carstens et al., 2020].

**Таблица 2.** Обобщающие сведения о результатах применения водных грибов, выделенных из пресных вод, для биоремедиации биотопов

**Table 2.** Summary of the results of using aquatic fungi isolated from freshwater habitats for biotope bioremediation

Название гриба Fungal species	Происхождение Origin	Соединение Substances	Механизм биоремедиации Mechanism of bioremediation	Ферменты Enzymes	Ссылка Reference
<i>Clavariopsis aquatica</i> (WD(A)-00-01)	коллекция Центра экологических исследований имени Гельмгольца (Германия, Лейпциг)	азо- и антрахиноновые синтетические красители БФА, фталатные эфиры ди-н-бутилфталат и диэтилфталат	– биodeградация	внеклеточные лакказы (предположительно) монооксигеназы цитохрома P450 и внеклеточные лакказы	Junghanns et al., 2008a Carstens et al., 2020
<i>Phoma</i> sp. (УНН 5-1-03)	р. Заале (Германия, Саксония-Анхальт)	азо- и антрахиноновые синтетические красители ЭЭ, БСА, ТКЗ и тНФ	– биodeградация, биосорбция	внеклеточные лакказы (предположительно) внеклеточные лакказа, монооксигеназы цитохрома P450 (предположительно)	Junghanns et al., 2008a Hofmann, Schlosser, 2016
		ДФ	биodeградация	внеклеточные лакказы, монооксигеназы цитохрома P450 (предположительно)	Hofmann, Schlosser, 2016
		БФА	биodeградация	внеклеточные лакказы и/или пероксидазы	Carstens et al., 2020
		фталатные эфиры ди-н-бутилфталат и диэтилфталат	биodeградация	монооксигеназы цитохрома P450 и внеклеточные лакказы	Carstens et al., 2020
<i>Myrioconium</i> sp. (УНН 1-13-18-4)	р. Заале (Германия, Саксония-Анхальт)	полициклические мускусные отдушки: галаксолид и тонаlid	биodeградация	внеклеточные лакказы	Martin et al., 2007
<i>Colletotrichum dematium</i> , <i>Corynespora cassicola</i> , <i>Alternaria alternata</i> , <i>Dictyosporium zhejiangensis</i> , <i>D. zhejiangensis</i> , <i>Plectosporium tabacinum</i> , <i>Fusarium thapsinum</i> , <i>Acrogenospora sphaerocephala</i> , <i>Ceriporia lacerata</i>	затопленная в водоемах древесина (Китай, провинция Чжэцзян)	Синтетические красители	биodeградация (основной механизм)	–	Yang et al., 2016

**Примечание.** Бисфенол А (БФА), карбамазепин (КБЗ), 17 $\alpha$ -этинилэстрадиол (ЭЭ), диклофенак (ДФ), сульфаметоксазол (СМК), технический нонилфенол (тНФ) и триклозан (ТКЗ).

**Note.** Bisphenol A (BPA), carbamazepine (CBZ), 17 $\alpha$ -ethinyl estradiol (EE), diclofenac (DF), sulfamethoxazole (SMC), technical nonylphenol (tNP) and triclosan (TCZ).

Значительно более высокая скорость биотрансформации БФА, наблюдаемая у пресноводного штамма *Phoma* sp. по сравнению с морским штаммом *P. renariae*, связывают с окислением бисфенола-А внеклеточными лакказами и/или пероксидазами, активность которых была зарегистрирована у *Phoma* sp. (в дополнение к внутриклеточным ферментам) [Junghanns et al., 2008a; Hofmann, Schlosser, 2016]. Штамм *C. aquatica* был эффективен в биодеградации ДЭФ благодаря высокой активности монооксигеназ цитохрома P450. Можно резюмировать, что на эффективность элиминации поллютантов влияют не только условия среды обитания, из которой был выделен грибной агент, но индивидуальные характеристики штамма – агента ремедиации. Важную роль в ремедиационном процессе играют продуцируемые грибами неспецифические внеклеточные и внутриклеточные ферменты, такие как лакказы, марганцевая пероксидаза, марганцево-независимая пероксидаза, лигнин-пероксидаза, тирозиназа, монооксигеназы цитохрома P450 и другие [Yang et al.,

2016]. На данном этапе нет оснований утверждать, что наличие пигментации, в частности, меланина у культур грибов, испытанных в средах, загрязненных поллютантами разной природы, имеет такое же большое значение для ремедиационного потенциала грибов как комплекс ферментов.

Таким образом, проведенный анализ публикаций позволяет заключить, что грибы – представители морской и пресноводной микобиоты, представляют интерес как агенты ремедиации загрязненных сред по типу биосорбции и биодеградации поллютантов. При этом благодаря комплексу уникальных ферментов биодеградацию токсических веществ следует отнести к наиболее действенным механизмам микоремедиации. Ориентация на поиск видов грибов-биодеструкторов, обладающих специфическим ферментами, способными приводить к разложению сложных органических и неорганических веществ, – обоснованное перспективное направление в разработке современных технологий биоремедиации.

Работа поддержана Российским научным фондом – грант 22-24-00666 “Меланинсодержащие грибы техногенно нарушенных почв: индикация химического загрязнения и биотехнологический потенциал”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аронбаев С.Д. Биосорбционное концентрирование тяжелых металлов и радионуклидов микроорганизмами и сорбенты на их основе: обзор // Молодой ученый. 2015. № 24. С. 31–50 [Интернет-ресурс] <https://moluch.ru/archive/104/24228/> (дата обращения: 30.05.2018).
- Васнев В.А. Биоразлагаемые полимеры // Высокомолекулярные соединения. Серия Б. 1997. Т. 39. № 12. С. 2073–2086.
- Громов Б.В., Мамкаева М.А., Мамкаева К.А. Хитридиевые грибы – паразиты желто-зеленой водоросли *Tribonema gayanum* // Современная микология в России. Тез. докл. I Съезда микологов России, 11-13 апреля 2002 г. М.: Изд-во “Национальная академия микологии”. 2002. С. 181–182.
- Домрачева Л.И., Ашихмина Т.Я., Елкина Т.С., Гайфутдинова А.Р. Микробная деградация промышленных отходов (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 2. С. 6–16. DOI: 10.25750/1995-4301-2014-2-006-016.
- Дудка И.А. Водные несовершенные грибы СССР. Киев: Наук. думка, 1985. 188 с.
- Логина Н.В. Урбанизация // Глобалистика: Энциклопедия. М.: Радуга, 2003. С. 1046–1048.
- Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации. Ежегодное издание. 1994–2017.
- Позднякова И.Н., Никитина В.Е., Турковская О.В. Биоремедиация нефтезагрязненной почвы комплексом грибов *Pleurotus ostreatus* – почвенная микрофлора // Прикладная биохимия и микробиология. 2008. Т. 44. № 1. С. 69–75.
- Рейвн П., Эверт З., Айхорн С. Современная ботаника. Т. 1. М.: Мир, 1990. 185 с.
- Скугорева С.Г., Горностаева Е.А., Бурков А.А., Кутявина Т.И., Южанин К.И., Домрачева Л.И., Ашихмина Т.Я. Возможность утилизации отходов пластмасс с использованием микромицетов *Fusarium solani* и *Trichoderma lignorum* // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 4. С. 193–202. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-4-193-202
- Скугорева С.Г., Кантор Г.Я., Домрачева Л.И. Биосорбция тяжелых металлов микромицетами: особенности процесса, механизмы, кинетика. Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 2. С. 14–31. DOI: 10.25750/1995-4301-2019-2-014-031
- Солнцева И.О., Виноградова Г.И. Сезонные исследования дрожжевой флоры воды и рыб в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. Бюл. 1990. № 85. С. 17–22.
- Терехова В.А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.
- Черногаева Г.М., Ждановская Е.А. Загрязнение поверхностных пресных вод на урбанизированных территориях субъектов Российской Федерации // Вопросы географии. 2018. № 145. С. 414–423.
- Abbas S.H., Ismail I.M., Mostafa T.M., Sulaymon A.H. Biosorption of heavy metals: a review // Journal of Chemical Science and Technology. 2014. Vol. 3. № 4. P. 74–102.

- AbuQamar S.F., Abd El-Fattah H.I., Nader M.M., Zaghloul R.A., Abd El-Mageed T. A., Selim S., Omar B. A., Mosa W.F., Saad A. M., El-Tarabily K.A., El-Saadony M. T. Exploiting fungi in bioremediation for cleaning-up emerging pollutants in aquatic ecosystems // *Marine Environmental Research*. 2023. Vol. 190. № 106068. DOI: 10.1016/j.marenvres.2023.106068.
- Ahumada-Rudolph R., Novoa V., Becerra J., Cespedes C., Cabrera-Pardo J.R. Mycoremediation of oxytetracycline by marine fungi mycelium isolated from salmon farming areas in the south of Chile // *Food and Chemical Toxicology*. 2021. Vol. 152. № 112198. DOI: 10.1016/j.fct.2021.112198.
- Akhtara N., Mannana M.A. Mycoremediation: Expunging environmental pollutants // *Biotechnology Reports*. 2020. № 00452. DOI: 10.1016/j.btre.2020.e00452.
- Alluri H.K., Srinivasa R.S.R., Settalluri V.S., Singh J., Suryanarayana V., Venkateshwar P. Biosorption: An eco-friendly alternative for heavy metal removal // *Afr. J. Biotechnol.* 2007. Vol. 6. № 25. P. 2924–2931. DOI: 10.5897/AJB2007.000-2461.
- Alvarenga N., Birolli W. G., Selegim M.H.R., Porto André L.M. Biodegradation of methyl parathion by whole cells of marine-derived fungi *Aspergillus sydowii* and *Penicillium decaturense* // *Chemosphere*. 2014. Vol. 117. P. 47–52. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2014.05.069.
- Aragão M.S., Menezes D.B., Ramos L.C., Oliveira H.S., Bharagava R.N., Romanholo L.F. Ferreira, Teixeira J.A., Ruzene D.S., Silva D.P. Mycoremediation of vinasse by surface response methodology and preliminary studies in air-lift bioreactors // *Chemosphere*. 2020. Vol. 244. № 125432. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2019.125432.
- Arwidsson Z., Johansson E., von Kronhelm T., Allard B., van Hees P. Remediation of metal contaminated soil by organic metabolites from fungi. I. Production of organic acids // *Water, Air, and Soil Pollut.* 2010. Vol. 205. № 1–4. P. 58–67. DOI: 10.1007/s11270-009-0067-z
- Awofolu O.R., Okonkwo J.O., Merwe R.R.D., Badenhorst J., Jordaan E. A new approach to chemical modification of *Aspergillus niger* and sorption of lead ion by fungal species // *Electronic J. Biotechnol.* 2006. Vol. 9. № 4. P. 340–348. DOI: 10.2225/vol9-issue4-fulltext-1.
- Bankole P.O., Omoni V. T., Mulla S.I., Adebajo S.O., Adekunle A.A. Co-biomass degradation of fluoranthene by marine-derived fungi; *Aspergillus aculeatus* and *Mucor irregularis*: Comprehensive process optimization, enzyme induction and metabolic analyses // *Arabian Journal of Chemistry*. 2022. Vol. 15. № 104036. DOI: 10.1016/j.arabjc.2022.104036.
- Bao S., Mu J., Yin P., Chen H., Zhou S. Exploration of anti-chromium mechanism of marine *Penicillium janthinellum* P1 through combinatorial transcriptomic analysis and WGCNA // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2022. Vol. 233. № 113326. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2022.113326.
- Barh A., Kumari B., Sharma S., Annepu S. K., Kumar A., Kamal S., Sharma V. P. Mushroom mycoremediation: kinetics and mechanism // *Smart Bioremediation Technologies*. 2019. P. 1–22. DOI: 10.1016/b978-0-12-818307-6.00001-9.
- Boonyeun N., Sivichai S., Hywel-Jones N.L. The diversity of Ingoldian fungi in Thailand / The 7th International Mycological Congress. Oslo, 11-17 August 2002. Abstracts. P. 146.
- Caesar-Tonthat T.C., Kloeke F.V., Geesey G.G., Henson J.M. Melanin production by a filamentous soil fungus in response to copper and localization of copper sulfide by sulfide-silver staining // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. Vol. 61. P. 1968–1975. PMID: PMC1388449.
- Cajthaml T. Biodegradation of endocrine-disrupting compounds by ligninolytic fungi: mechanisms involved in the degradation // *Environ Microbiol.* 2014. DOI: 10.1111/1462-2920.12460
- Carstens L., Cowan A.R., Seiwert B., Schlosser D. Biotransformation of phthalate plasticizers and Bisphenol A by marine-derived, freshwater, and terrestrial fungi // *Front. Microbiol.* 2020. Vol. 11. № 317. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00317.
- Chen H., Guan Y., Yao S. A novel two-species whole-cell immobilization system composed of marine-derived fungi and its application in wastewater treatment // *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 2013. Vol. 89. № 11. P. 1733–1740. DOI: 10.1002/jctb.4253.
- Chen H., Lu Y., Yin P., Li X., Shan Y. Exploring the mechanisms of biosorption of Cr (VI) by marine-derived *Penicillium janthinellum* P1 // *Int. J. Agric. Biol.* 2019. Vol. 22. № 5. P. 913–920.
- D'Souza D.T., Tiwari R., Sah A.K., Raghukumar C. Enhanced production of laccase by a marine fungus during treatment of colored effluents and synthetic dyes // *Enzyme Microb. Tech.* 2006. Vol. 38. P. 504–511. DOI: 10.1016/j.enzmictec.2005.07.005.
- Dash H.R., Mangwani N., Chakraborty J., Kumari S., Das S. Marine bacteria: potential candidates for enhanced bioremediation // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2013. Vol. 97. № 2. P. 561–571. DOI: 10.1007/s00253-012-4584-0.
- Djelal H., Amrane A. Biodegradation by bioaugmentation of dairy wastewater by fungal consortium on a bioreactor lab-scale and on a pilot-scale // *J. Environ. Sci. (China)*. 2013. Vol. 25. № 9. P. 1906–1912. DOI: 10.1016/s1001-0742(12)60239-3.
- Esterhuizen-Londt M., Schwartz K., Pflugmacher S. Using aquatic fungi for pharmaceutical bioremediation: Uptake of acetaminophen by *Mucor hiemalis* does not result in an enzymatic oxidative stress response // *Fungal biology*. 2016. Vol. 120. № 10. P. 1249–1257. DOI: 10.1016/j.funbio.2016.07.009.
- Frid C., Caswell B.A. *Marine Pollution*. Caswell Oxford: Oxford University Press, 2017. 268 p.
- Gadd G.M. Biosorption: critical review of scientific rationale, environmental importance and significance for pollution treatment // *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 2009. Vol. 84. P. 13–28. DOI: 10.1002/jctb.1999.

- Gadd G.M., De Rome L. Biosorption of copper by fungal melanins // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 1988. Vol. 29. P. 610–617. DOI: 10.1007/2FBF00260993.
- Gadd G.M., Griffiths A.J. Microorganisms and heavy metal toxicity // *Microbial Ecology.* 1978. Vol. 4. P. 303–317. DOI: 10.1007/BF02013274.
- Garcha S., Brar S.K., Sharma K. Performance of a laboratory prepared microbial consortium for degradation of dairy waste water in a batch system // *Journal of Scientific & Industrial Research.* 2014. Vol. 73. No. 5. P. 346–350.
- Giubilei M.A., Leonardi V., Federici E., Covino S., Šašek V., Novotny C., Federici F., D'Annibale A., Petruccioli M. Effect of mobilizing agents on mycoremediation and impact on the indigenous microbiota // *Journal of Chemical Technology and Biotechnology.* 2009. Vol. 84. № 6. P. 836–844. DOI: 10.1002/jctb.2126.
- Gupta R., Mohapatra H. Microbial biomass: an economical alternative for removal of heavy metals from waste water // *Indian J. Exp. Biol.* 2003. Vol. 41. № 9. P. 945–966.
- Heeger F., Bourne E.C., Wurzbacher C., Funke E., Lipzen A., He G., Ng V., Grigoriev I.V., Schlosser D., Monaghan M.T. Evidence for lignocellulose-decomposing enzymes in the genome and transcriptome of the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatica* // *J. Fungi.* 2021. Vol. 7. № 854. DOI: 10.3390/jof7100854.
- Hofmann U., Schlosser D. Biochemical and physicochemical processes contributing to the removal of endocrine-disrupting chemicals and pharmaceuticals by the aquatic ascomycete *Phoma* sp. UHH 5-1-03 // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2016. Vol. 100. P. 2381–2399. DOI: 10.1007/s00253-015-7113-0.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes from Canada // *Can. J. Bot.* 1960. Vol. 38. № 5. P. 803–809.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes from Switzerland // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1949. Vol. 32, pt. 3 (4). P. 341–345.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes of decaying alder leaves // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1942. Vol. 25, pt. 3 (4). P. 104–115.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes spores from West Scotland // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1973. Vol. 61, pt. 2. P. 251–255.
- Ingold C.T. Conidia in the foam of two English streams // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1975. Vol. 65, pt. 3. P. 522–527.
- Jones K.R., Klein C.J., Halpern B.S., Venter O., Grantham H., Kuempel C.D., Shumway N., Friedlander A.M., Possingham H.P., Watson J.E.M. The location and protection status of earth's diminishing marine wilderness // *Current Biology.* 2018. Vol. 28. P. 2506–2512. DOI: 10.1016/j.cub.2018.06.010.
- Junghanns C., Krauss G., Schlosser D. Potential of aquatic fungi derived from diverse freshwater environments to decolourise synthetic azo and anthraquinone dyes // *Bioresour. Technol.* 2008a. Vol. 99. P. 1225–1235. DOI: 10.1016/j.biortech.2007.02.015.
- Junghanns C., Parra R., Keshavarz T., Schlosser D. Towards higher laccase activities produced by aquatic ascomycetous fungi through combination of elicitors and an alternative substrate // *Eng. Life Sci.* 2008b. Vol. 8. № 3. P. 277–285. DOI: 10.1002/elsc.200800042.
- Klonowska A., Le Petit J., Tron T. Enhancement of minor laccases production in the basidiomycete *Marasmius quercophilus* C30 // *FEMS Microbiol. Lett.* 2001. Vol. 200. P. 25–30. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2001.tb10687.x.
- Krishna K.R., Philip L. Biodegradation of lindane, methyl parathion and carbofuran by various enriched bacterial isolates // *J. Environ. Sci. Health B.* 2008. Vol. 43. P. 157–171. DOI: 10.1080/03601230701795155.
- Kuenh K.A., Koehn R.D. A mycofloral survey of an artesian community within the Edwards Aquifer of central Texas // *Mycologia.* 1988. Vol. 80. № 5. P. 646–652.
- Kumari S., Regar R.K., Manickam N. Improved polycyclic aromatic hydrocarbon degradation in a crude oil by individual and a consortium of bacteria // *Bioresour. Technol.* 2018. Vol. 254. P. 174–179. DOI: 10.1016/j.biortech.2018.01.075.
- Laad M., Ghule B. Removal of toxic contaminants from drinking water using biosensors: A systematic review // *Groundwater for Sustainable Development.* 2023. Vol. 20. № 10088. DOI: 10.1016/j.gsd.2022.100888.
- Li J.L., Chen B.H. Effect of non-ionic surfactants on biodegradation of phenanthrene by a marine-bacteria of *Neptunomonas naphthovorans* // *J. Hazard. Mat.* 2009. Vol. 162. P. 66–73. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2008.05.019.
- Luning Prak D.J., Pritchard P.H. Solubilization of polycyclic aromatic hydrocarbon mixtures in micellar non-ionic surfactant solution // *Water Res.* 2002. Vol. 36. P. 3463–3472. DOI: 10.1016/s0043-1354(02)00070-2.
- Martin C., Moeder M., Daniel X., Krauss G., & Schlosser D. Biotransformation of the polycyclic musks HHCB and AHTN and metabolite formation by fungi occurring in freshwater environments // *Environmental Science & Technology.* 2007. Vol. 41. № 15. P. 5395–5402. DOI: 10.1021/es0711462.
- Nunes B., Antunes S.C., Santos J., Martins L., Castro B.B. Toxic potential of paracetamol to freshwater organisms: a headache to environmental regulators? // *Ecotoxicology and Environmental Safety.* 2014. Vol. 107. P. 178–185. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2014.05.027.
- Nyanhongo G.S., G'ubitz G., Sukyai P., Leinter C., Haltrich D., Ludwig R. Oxidoreductases from *Trametes* spp. in biotechnology: A wealth of catalytic activity // *Food Technology and Biotechnology.* 2007. Vol. 45. № 3. P. 250–268.
- Okere U., Semple K. Biodegradation of PAHs in 'pristine' soils from different climatic regions // *J. Bioremed. Biodegrad. S.* 2012. Vol. 1. № 2. DOI: 10.4172/2155-6199.S1-006.
- Ortega S.N., Nitschke M., Mouad A.M., Landgraf M.D., Rezende M.O.O., Selegim M.H.R., Sette L.D., Porto A.L.M. Isolation of Brazilian marine fungi capable of growing on DDD pesticide // *Biodegradation.* 2011. Vol. 22. P. 43–50. DOI: 10.1007/s10532-010-9374-8.
- Pophali G.R., Kaul S.N., Mathur S. Influence of hydraulic shock loads and TDS on the performance of large-scale CETPs treating textile effluents in India // *Water Res.* 2003. Vol. 37. P. 353–361. DOI: 10.1016/s0043-1354(02)00268-3.

- Rathore D., Dubey R., Dwivedi A. Advances in mycoremediation of emerging potential toxic effluents. In: *Fungi Bio-Prospect in Sustainable Agriculture, Environment and Nano-Technology*. 2021. P. 301–329. DOI: 10.1016/b978-0-12-821925-6.00014-9.
- Reváy A., Gönczöl J. Longitudinal distribution and colonization patterns of wood inhabiting fungi in a mountain stream in Hungary // *Nova Hedvigia*, 1990. Vol. 51. № 3–4. P. 505–520.
- Rocha L.C., Ferreira H.V., Pimenta E.F., Souza Berlinck R.G., Oliveira Rezende M.O., Landgraf M.D., Regali Selegim M.H., Durães Sette L., Meleiro Porto A.L. Biotransformation of  $\alpha$ -bromoacetophenones by the marine fungus *Aspergillus sydowii* // *Mar. Biotechnol.* 2010. Vol. 12. P. 552–557. DOI: 10.1007/s10126-009-9241-y.
- Rocha L.C., Ferreira H.V., Pimenta E.F., Berlinck R.G.S., Selegim M.H.R., Javaroti D.C.D., Sette L.D., Bonugli R.C., Porto A.L.M. Bioreduction of  $\alpha$ -chloroacetophenone by whole cells of marine fungi // *Biotechnol Lett.* 2009. Vol. 31. № 10. P. 1559–1563. DOI: 10.1007/s10529-009-0037-y.
- Rocha L.C., Oliveira J.R., Vacondio B., Rodrigues G.N., Selegim M.H., Porto A.L.M. Bioactive marine microorganisms for biocatalytic reactions in organic compounds. In: *Marine Microbiology: Bioactive Compounds and Biotechnological Applications*, first ed. Wiley-VCH, Weinheim. 2013. P. 453–490.
- Sarkar S., Pramanik A., Mitra A., Mukherjee J. Bioprocessing data for the production of marine enzymes // *Mar. Drugs*. 2010. Vol. 8. P. 1323–1372. DOI: 10.3390/md8041323.
- Senthil Kumar P., Prasannamedha G. Biological and chemical impacts on marine biology. In: *Modern Treatment Strategies for Marine Pollution*. 2021. P. 11–27. DOI: 10.1016/B978-0-12-822279-9.00006-3.
- Shimazu M., Mulchandani A., Chen W. Simultaneous degradation of organophosphorus pesticides and p-nitrophenol by a genetically engineered *Moraxella* sp. with surface-expressed organophosphorus hydrolase // *Biotechnol. Bioeng.* 2001. Vol. 76. P. 318–324. DOI: 10.1002/bit.10095.
- Singh H. *Mycoremediation: fungal bioremediation*. John Wiley and Sons, Inc., New Jersey. 2006.
- Singh S., Rawat M., Malyan S. K., Singh R., Kumar Tyagi V., Singh K., Kashyap S., Kumar S., Sharma M., Panday B.K., Pandey R.P. Global distribution of pesticides in freshwater resources and their remediation approaches // *Environmental Research*. 2023. DOI: 10.1016/j.envres.2023.115605.
- Sogorb M.A., Vilanova E. Enzymes involved in the detoxification of organophosphorus, carbamate and pyrethroid insecticides through hydrolysis // *Toxicol. Lett.* 2002. Vol. 128. P. 215–228. DOI: 10.1016/s0378-4274(01)00543-4.
- Solé M., Müller I., Pecyna M. J., Fetzer I., Harms H., Schlosser D. Differential regulation by organic compounds and heavy metals of multiple laccase genes in the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatic* // *Applied and Environmental Microbiology*. 2012. Vol. 78. № 13. P. 4732–4739. DOI: 10.1128/aem.00635-1.
- Tan T.K., Lim G. Effects of water pollution on fungi of submerged organic debris // *Mycopathol.* 1983. Vol. 82. № 2. P. 121–124.
- Tan T.K., Yeoh H.H., Tan M.L., Koh S.K. Cellulase production by filamentous fungi // 5th Int. Symp. Microb. Ecol. (ISME 5), Kyoto, Aug. 27 – Sept. 1, 1989: Abstr. S. I., 1990. P. 132.
- Trincone A. Potential biocatalysts originating from sea environments // *J. Mol. Catal. B.* 2010. Vol. 66. P. 241–256. DOI: 10.1016/j.molcatb.2010.06.004.
- Vasconcelos M.R.S., Vieira G.A.L., Otero I.V.R., Bonugli-Santos R.C., Rodrigues M.V.N., Rehder V.L.G., Ferro M., Boaventura S., Bacci Jr. M., Sette L.D. Pyrene degradation by marine-derived ascomycete: process optimization, toxicity, and metabolic analyses // *Environmental Science and Pollution Research*. 2019. Vol. 26. № 12. P. 12412–12424. DOI: 10.1007/s11356-019-04518-2.
- Wang M.X., Zhang Q.L., Yao S.J. A novel biosorbent formed of marine-derived *Penicillium janthinellum* mycelial pellets for removing dyes from dye-containing wastewater // *Chem. Eng. J.* 2015. Vol. 259. P. 837–844. DOI: 10.1016/j.cej.2014.08.003
- Wesenberg D., Kyriakides I., Agathos S.N. White-rot fungi and their enzymes for the treatment of industrial dye effluents // *Biotechnol. Adv.* 2003. Vol. 22. P. 161–187. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2003.08.011.
- Yang P., Shi W., Wang H., Liu H. Screening of freshwater fungi for decolorizing multiple synthetic dyes // *Brazilian Journal of Microbiology*. 2016. Vol. 47, № 4. P. 828–834. DOI: 10.1016/j.bjm.2016.06.010.
- Zare-Maivan H., Shearer C.A. Extracellular enzyme production and cell wall degradation by freshwater lignicolous fungi // *Mycologia*. 1988. Vol. 80, № 3. P. 365–375.
- Zeghal E., Vaksmaa A., Vielfaure H. et al. The potential role of marine fungi in plastic degradation – a review // *Front. Mar. Sci.* 2021. Vol. 8. № 738877. DOI: 10.3389/fmars.2021.738877.
- Zulkifli S.N., Rahim H.A., Lau W-J. Detection of contaminants in water supply: A review on state-of-the-art monitoring technologies and their applications // *Sensors and Actuators B: Chemical*. 2018. Vol. 255. Part 3. P. 2657–2689. DOI: 10.1016/j.snb.2017.09.078.

## REFERENCES

- Abbas S.H., Ismail I.M., Mostafa T.M., Sulaymon A.H. Biosorption of heavy metals: a review. *Journal of Chemical Science and Technology*, 2014, vol. 3, no. 4, pp. 74–102.
- AbuQamar S.F., Abd El-Fattah H.I., Nader M.M., Zaghoul R.A., Abd El-Mageed T. A., Selim S., Omar B. A., Mosa W.F., Saad A. M., El-Tarabily K.A., El-Saadony M. T. Exploiting fungi in bioremediation for cleaning-up emerging pollutants in aquatic ecosystems. *Marine Environmental Research*, 2023, vol. 190, no. 106068. doi: 10.1016/j.marenres.2023.106068.

- Ahumada-Rudolph R., Novoa V., Becerra J., Cespedes C., Cabrera-Pardo J.R. Mycoremediation of oxytetracycline by marine fungi mycelium isolated from salmon farming areas in the south of Chile. *Food and Chemical Toxicology*, 2021, vol. 152, no. 112198. doi: 10.1016/j.fct.2021.112198.
- Akhtara N., Mannana M.A. Mycoremediation: Expunging environmental pollutants. *Biotechnology Reports*, 2020, no. 00452. doi: 10.1016/j.btre.2020.e00452.
- Alluri H.K., Srinivasa R.S.R., Settalluri V.S., Singh J., Suryanarayana V., Venkateshwar P. Biosorption: An eco-friendly alternative for heavy metal removal. *Afr. J. Biotechnol.*, 2007, vol. 6, no. 25, pp. 2924–2931. doi: 10.5897/AJB2007.000-2461.
- Alvarenga N., Birolli W. G., Seleglim M.H.R., Porto André L.M. Biodegradation of methyl parathion by whole cells of marine-derived fungi *Aspergillus sydowii* and *Penicillium decaturense*. *Chemosphere*, 2014, vol. 117, pp. 47–52. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.05.069.
- Aragão M.S., Menezes D.B., Ramos L.C., Oliveira H.S., Bharagava R.N., Romanholo L.F. Ferreira, Teixeira J.A., Ruzeze D.S., Silva D.P. Mycoremediation of vinasse by surface response methodology and preliminary studies in air-lift bioreactors. *Chemosphere*, 2020, vol. 244, no. 125432. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.125432.
- Aronbaev S.D. Biosorption concentration of heavy metals and radionuclides by microorganisms and sorbents on their basis: review. *Molodoy uchenyy*, 2015, no. 24, pp. 31–50. [Internet resource] <https://moluch.ru/archive/104/24228/> (Accessed: 30.05.2018) (In Russian)
- Arwidsson Z., Johansson E., von Kronhelm T., Allard B., van Hees P. Remediation of metal contaminated soil by organic metabolites from fungi. I. Production of organic acids. *Water, Air, and Soil Pollut.*, 2010, vol. 205, no. 1–4, pp. 58–67. doi: 10.1007/s11270-009-0067-z.
- Awofolu O.R., Okonkwo J.O., Merwe R.R.D., Badenhorst J., Jordaan E. A new approach to chemical modification of *Aspergillus niger* and sorption of lead ion by fungal species. *Electronic J. Biotechnol.*, 2006, vol. 9, no. 4, pp. 340–348. doi: 10.2225/vol9-issue4-fulltext-1.
- Bankole P.O., Omoni V. T., Mulla S.I., Adebajo S.O., Adekunle A.A. Co-biomass degradation of fluoranthene by marine-derived fungi; *Aspergillus aculeatus* and *Mucor irregularis*: Comprehensive process optimization, enzyme induction and metabolic analyses. *Arabian Journal of Chemistry*, 2022, vol. 15, no. 104036. doi: 10.1016/j.arabjc.2022.104036.
- Bao S., Mu J., Yin P., Chen H., Zhou S. Exploration of anti-chromium mechanism of marine *Penicillium janthinellum* P1 through combinatorial transcriptomic analysis and WGCNA. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, vol. 233, no. 113326. doi: 10.1016/j.ecoenv.2022.113326.
- Barh A., Kumari B., Sharma S., Annepu S.K., Kumar A., Kamal S., Sharma V.P. Mushroom mycoremediation: kinetics and mechanism. *Smart Bioremediation Technologies*, 2019, pp. 1–22. doi: 10.1016/b978-0-12-818307-6.00001-9.
- Boonyeun N., Sivichai S., Hywel-Jones N.L. The diversity of Ingoldian fungi in Thailand. *The 7th International Mycological Congress. Oslo, 11–17 August 2002*. Abstracts. P. 146.
- Caesar-Tonthat T.C., Kloeke F.V., Geesey G.G., Henson J.M. Melanin production by a filamentous soil fungus in response to copper and localization of copper sulfide by sulfide-silver staining. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1995, vol. 61, pp. 1968–1975.
- Cajthaml T. Biodegradation of endocrine-disrupting compounds by ligninolytic fungi: mechanisms involved in the degradation. *Environ Microbiol.*, 2014. doi: 10.1111/1462-2920.12460.
- Carstens L., Cowan A.R., Seiwert B., Schlosser D. Biotransformation of phthalate plasticizers and Bisphenol A by marine-derived, freshwater, and terrestrial fungi. *Front. Microbiol.*, 2020, vol. 11, no. 317. doi: 10.3389/fmicb.2020.00317.
- Chen H., Guan Y., Yao S. A novel two-species whole-cell immobilization system composed of marine-derived fungi and its application in wastewater treatment. *J. Chem. Technol. Biotechnol.*, 2013, vol. 89, no. 11, pp. 1733–1740. doi: 10.1002/jctb.4253.
- Chen H., Lu Y., Yin P., Li X., Shan Y. Exploring the mechanisms of biosorption of Cr (VI) by marine-derived *Penicillium janthinellum* P1. *Int. J. Agric. Biol.*, 2019, vol. 22, no. 5, pp. 913–920.
- Chernogaeva G.M., Zhdanovskaya E.A. Pollution of surface fresh waters in urbanized territories of the constituent entities of the Russian Federation. *Questions of geography*, 2018, no. 145, pp. 414–423. (In Russian)
- D'Souza D.T., Tiwari R., Sah A.K., Raghukumar C. Enhanced production of laccase by a marine fungus during treatment of colored effluents and synthetic dyes. *Enzyme Microb. Tech.*, 2006, vol. 38, pp. 504–511. doi: 10.1016/j.enzmictec.2005.07.005.
- Dash H.R., Mangwani N., Chakraborty J., Kumari S., Das S. Marine bacteria: potential candidates for enhanced bioremediation. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2013, vol. 97, no. 2, pp. 561–571. doi: 10.1007/s00253-012-4584-0.
- Djelal H., Amrane A. Biodegradation by bioaugmentation of dairy wastewater by fungal consortium on a bioreactor lab-scale and on a pilot-scale. *J. Environ. Sci. (China)*, 2013, vol. 25, no. 9, pp. 1906–1912. doi: 10.1016/s1001-0742(12)60239-3.
- Domracheva L.I., Ashikhmina T.Ya., Elkina T.S., Gaifutdinova A.R. Microbial degradation of industrial waste (review). *Theoretical and Applied Ecology*, 2014, no. 2, pp. 6–16. doi: 10.25750/1995-4301-2014-2-006-016.
- Dudka I.A. Aquatic imperfect fungi of the USSR. Kyiv, Nauk. Dumka, 1985. 188 p. (In Russian)
- Esterhuizen-Londt M., Schwartz K., Pflugmacher S. Using aquatic fungi for pharmaceutical bioremediation: Uptake of acetaminophen by *Mucor hiemalis* does not result in an enzymatic oxidative stress response. *Fungal biology*, 2016, vol. 120, no. 10, pp. 1249–1257. doi: 10.1016/j.funbio.2016.07.009.
- Frid C., Caswell B.A. Marine Pollution. Caswell Oxford, Oxford University Press, 2017, 268 p.

- Gadd G.M. Biosorption: critical review of scientific rationale, environmental importance and significance for pollution treatment. *J. Chem. Technol. Biotechnol.*, 2009, vol. 84, pp. 13–28. doi: 10.1002/jctb.1999.
- Gadd G.M., De Rome L. Biosorption of copper by fungal melanins. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 1988, vol. 29, pp. 610–617. doi: 10.1007/2FBF00260993.
- Gadd G.M., Griffiths A.J. Microorganisms and heavy metal toxicity. *Microbial Ecology*, 1978, vol. 4, pp. 303–317. doi: 10.1007/BF02013274
- Garcha S., Brar S.K., Sharma K. Performance of a laboratory prepared microbial consortium for degradation of dairy waste water in a batch system. *Journal of Scientific & Industrial Research*, 2014, vol. 73, no. 5, pp. 346–350.
- Giubilei M.A., Leonardi V., Federici E., Covino S., Šašek V., Novotny C., Federici F., D’Annibale A., Petruccioli M. Effect of mobilizing agents on mycoremediation and impact on the indigenous microbiota. *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*, 2009, vol. 84, no. 6, pp. 836–844. doi: 10.1002/jctb.2126.
- Gromov B.V., Mamkaeva M.A., Mamkaeva K.A. Chytrid fungi are parasites of the yellow-green algae *Tribonema gayanum*. Modern mycology in Russia. Abstract reports of 1st Congress of Mycologists of Russia. M., Publishing house “National Academy of Mycology”, 2002, pp. 181–182. (In Russian)
- Gupta R., Mohapatra H. Microbial biomass: an economical alternative for removal of heavy metals from waste water. *Indian J. Exp. Biol.*, 2003, vol. 41, no. 9, pp. 945–966.
- Heeger F., Bourne E.C., Wurzbacher C., Funke E., Lipzen A., He G., Ng V., Grigoriev I.V., Schlosser D., Monaghan M.T. Evidence for lignocellulose-decomposing enzymes in the genome and transcriptome of the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatic*. *J. Fungi*, 2021, vol. 7, no. 854. doi: 10.3390/jof7100854.
- Hofmann U., Schlosser D. Biochemical and physicochemical processes contributing to the removal of endocrine-disrupting chemicals and pharmaceuticals by the aquatic ascomycete *Phoma* sp. UHH 5-1-03. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2016, vol. 100, pp. 2381–2399. doi: 10.1007/s00253-015-7113-0.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes from Canada. *Can. J. Bot.*, 1960, vol. 38, no. 5, pp. 803–809.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes from Switzerland. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1949, vol. 32, pt. 3 (4), pp. 341–345.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes of decaying alder leaves. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1942, vol. 25, pt. 3 (4), pp. 104–115.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes spores from West Scotland. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1973, vol. 61, pt. 2, pp. 251–255.
- Ingold C.T. Conidia in the foam of two English streams. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1975, vol. 65, pt. 3, pp. 522–527.
- Jones K.R., Klein C.J., Halpern B.S., Venter O., Grantham H., Kuempel C.D., Shumway N., Friedlander A.M., Posingham H.P., Watson J.E.M. The Location and protection status of earth’s diminishing marine wilderness. *Current Biology*, 2018, vol. 28, pp. 2506–2512. doi: 10.1016/j.cub.2018.06.010.
- Junghanns C., Krauss G., Schlosser D. Potential of aquatic fungi derived from diverse freshwater environments to decolourise synthetic azo and anthraquinone dyes. *Bioresource Technol.*, 2008a, vol. 99, pp. 1225–1235. doi: 10.1016/j.biortech.2007.02.015.
- Junghanns C., Parra R., Keshavarz T., Schlosser D. Towards higher laccase activities produced by aquatic ascomycetous fungi through combination of elicitors and an alternative substrate. *Eng. Life Sci.*, 2008b, vol. 8, no. 3, pp. 277–285. doi: 10.1002/elsc.200800042.
- Klonowska A., Le Petit J., Tron T. Enhancement of minor laccases production in the basidiomycete *Marasmius quercophilus* C30. *FEMS Microbiol. Lett.*, 2001, vol. 200, pp. 25–30. doi: 10.1111/j.1574-6968.2001.tb10687.x.
- Krishna K.R., Philip L. Biodegradation of lindane, methyl parathion and carbofuran by various enriched bacterial isolates. *J. Environ. Sci. Health B.*, 2008, vol. 43, pp. 157–171. doi: 10.1080/03601230701795155.
- Kuenh K.A., Koehn R.D. A mycofloral survey of an artesian community within the Edwards Aquifer of central Texas. *Mycologia*, 1988, vol. 80, no. 5, pp. 646–652.
- Kumari S., Regar R.K., Manickam N. Improved polycyclic aromatic hydrocarbon degradation in a crude oil by individual and a consortium of bacteria. *Bioresour. Technol.*, 2018, vol. 254, pp. 174–179. doi: 10.1016/j.biortech.2018.01.075.
- Laad M., Ghule B. Removal of toxic contaminants from drinking water using biosensors: A systematic review. *Groundwater for Sustainable Development*, 2023, vol. 20, no. 10088. doi: 10.1016/j.gsd.2022.100888.
- Li J.L., Chen B.H. Effect of non-ionic surfactants on biodegradation of phenanthrene by a marine-bacteria of *Neptunomonas naphthovorans*. *J. Hazard. Mat.*, 2009, vol. 162, pp. 66–73. doi: 10.1016/j.jhazmat.2008.05.019.
- Logina N.V. Urbanization. *Globalistics: Encyclopedia*. M., Raduga, 2003, pp. 1046–1048 (in Russian)
- Luning Prak D.J., Pritchard P.H. Solubilization of polycyclic aromatic hydrocarbon mixtures in micellar non-ionic surfactant solution. *Water Res.*, 2002, vol. 36, pp. 3463–3472. doi: 10.1016/s0043-1354(02)00070-2.
- Martin C., Moeder M., Daniel X., Krauss G., & Schlosser D. Biotransformation of the polycyclic musks HHCB and AHTN and metabolite formation by fungi occurring in freshwater environments. *Environmental Science & Technology*, 2007, vol. 41, no. 15, pp. 5395–5402. doi: 10.1021/es0711462.
- Nunes B., Antunes S.C., Santos J., Martins L., Castro B.B. Toxic potential of paracetamol to freshwater organisms: a headache to environmental regulators? *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, vol. 107, pp. 178–185. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.05.027.
- Nyanhongo G.S., G’ubitz G., Sukyai P., Leinter C., Haltrich D., Ludwig R. Oxidoreductases from *Trametes* spp. in biotechnology: A wealth of catalytic activity. *Food Technology and Biotechnology*, 2007, vol. 45, no. 3, pp. 250–268.
- Okere U., Semple K. Biodegradation of PAHs in ‘pristine’ soils from different climatic regions. *J. Bioremed. Biodegrad. S.*, 2012, vol. 1, no. 2. doi: 10.4172/2155-6199.S1-006.

- Ortega S.N., Nitschke M., Mouad A.M., Landgraf M.D., Rezende M.O.O., Seleglim M.H.R., Sette L.D., Porto A.L.M. Isolation of Brazilian marine fungi capable of growing on DDD pesticide. *Biodegradation*, 2011, vol. 22, pp. 43–50. doi: 10.1007/s10532-010-9374-8.
- Pophali G.R., Kaul S.N., Mathur S. Influence of hydraulic shock loads and TDS on the performance of large-scale CETPs treating textile effluents in India. *Water Res.*, 2003, vol. 37, pp. 353–361. doi: 10.1016/s0043-1354(02)00268-3.
- Pozdnyakova I.N., Nikitinina V.E., Turkovskaya O.V. Bioremediation of oil-contaminated soil with the complex of fungus *Pleurotus ostreatus* – soil microflora. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*, 2008, vol. 44, no. 1, pp. 69–75 (in Russian)
- Rathore D., Dubey R., Dwivedi A. Advances in mycoremediation of emerging potential toxic effluents. In: *Fungi Bio-Prospects in Sustainable Agriculture, Environment and Nano-Technology*, 2021, pp. 301–329. doi: 10.1016/b978-0-12-821925-6.00014-9.
- Raven P., Evert Z., Eichhorn S. Modern botany. T. 1. M., Mir, 1990. 185 p. (In Russian)
- Review of the state and pollution of the environment in the Russian Federation. Annual publication. 1994–2017. (In Russian)
- Reváy A., Gönczöl J. Longitudinal distribution and colonization patterns of wood inhabiting fungi in a mountain stream in Hungary. *Nova Hedvigia*, 1990, vol. 51, no. 3–4, pp. 505–520.
- Rocha L.C., Ferreira H.V., Pimenta E.F., Berlinck R.G.S., Seleglim M.H.R., Javaroti D.C.D., Sette L.D., Bonugli R.C., Porto A.L.M. Bioreduction of  $\alpha$ -chloroacetophenone by whole cells of marine fungi. *Biotechnol Lett.*, 2009, vol. 31, no. 10, pp. 1559–1563. doi: 10.1007/s10529-009-0037-y.
- Rocha L.C., Ferreira H.V., Pimenta E.F., Souza Berlinck R.G., Oliveira Rezende M.O., Landgraf M.D., Regali Seleglim M.H., Durães Sette L., Meleiro Porto A.L. Biotransformation of  $\alpha$ -bromoacetophenones by the marine fungus *Aspergillus sydowii*. *Mar. Biotechnol.*, 2010, vol. 12, pp. 552–557. doi: 10.1007/s10126-009-9241-y
- Rocha L.C., Oliveira J.R., Vacondio B., Rodrigues G.N., Seleglim M.H., Porto A.L.M. Bioactive marine microorganisms for biocatalytic reactions in organic compounds. In: *Marine Microbiology: Bioactive Compounds and Biotechnological Applications*, first ed. Wiley-VCH, Weinheim, 2013, pp. 453–490.
- Sarkar S., Pramanik A., Mitra A., Mukherjee J. Bioprocessing data for the production of marine enzymes. *Mar. Drugs*, 2010, vol. 8, pp. 1323–1372. doi: 10.3390/md8041323.
- Senthil Kumar P., Prasannamedha G. Biological and chemical impacts on marine biology. In: *Modern Treatment Strategies for Marine Pollution*, 2021, pp. 11–27. doi: 10.1016/B978-0-12-822279-9.00006-3.
- Shimazu M., Mulchandani A., Chen W. Simultaneous degradation of organophosphorus pesticides and p-nitrophenol by a genetically engineered *Moraxella* sp. with surface-expressed organophosphorus hydrolase. *Biotechnol. Bioeng.*, 2001, vol. 76, pp. 318–324. doi: 10.1002/bit.10095.
- Singh H. Mycoremediation: fungal bioremediation. John Wiley and Sons, Inc., New Jersey. 2006.
- Singh S., Rawat M., Malyan S. K., Singh R., Kumar Tyagi V., Singh K., Kashyap S., Kumar S., Sharma M., Panday B.K., Pandey R.P. Global distribution of pesticides in freshwater resources and their remediation approaches. *Environmental Research*, 2023. doi: 10.1016/j.envres.2023.115605.
- Skugoreva S.G., Gornostaeva E.A., Burkov A.A., Kutuyavina T.I., Yuzhanin K.I., Domracheva L.I., Ashikhmina T.Ya. Possibility of disposal of plastic waste using micromycetes *Fusarium solani* and *Trichoderma lignorum*. *Theoretical and Applied Ecology*, 2021, no. 4, pp. 193–202. doi: 10.25750/1995-4301-2021-4-193-202.
- Skugoreva S.G., Kantor G.Ya., Domracheva L.I. Biosorption of heavy metals by micromycetes: specificity of the process, mechanisms, kinetics. *Theoretical and Applied Ecology*, 2019, no. 2, pp. 14–31. doi: 10.25750/1995-4301-2019-2-014-031.
- Sogorb M.A., Vilanova E. Enzymes involved in the detoxification of organophosphorus, carbamate and pyrethroid insecticides through hydrolysis. *Toxicol. Lett.*, 2002, vol. 128, pp. 215–228. DOI: 10.1016/s0378-4274(01)00543-4
- Solé M., Müller I., Pecyna M. J., Fetzter I., Harms H., Schlosser D. Differential regulation by organic compounds and heavy metals of multiple laccase genes in the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatic*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, vol. 78, no. 13, pp. 4732–4739. doi: 10.1128/aem.00635-1.
- Solntseva I.O., Vinogradova G.I. Seasonal studies of the yeast flora of water and fish in the Rybinsk Reservoir. *Biology of inland waters: Inform. Bull.*, 1990, no. 85, pp. 17–22. (In Russian)
- Tan T.K., Lim G. Effects of water pollution on fungi of submerged organic debris. *Mycopathol.*, 1983, vol. 82, no. 2, pp. 121–124.
- Tan T.K., Yeoh H.H., Tan M.L., Koh S.K. Cellulase production by filamentous fungi. 5th Int. Symp. Microb. Ecol. (ISME 5), Kyoto, Aug. 27 – Sept. 1, 1989: Abstr. S. I., 1990. 132 p.
- Terekhova V.A. Micromycetes in the ecological assessment of aquatic and terrestrial ecosystems. M.: Nauka, 2007. 215 p. (in Russian)
- Trincone A. Potential biocatalysts originating from sea environments. *J. Mol. Catal. B.*, 2010, vol. 66, pp. 241–256. 10.1016/j.molcatb.2010.06.004.
- Vasconcelos M.R.S., Vieira G.A.L., Otero I.V.R., Bonugli-Santos R.C., Rodrigues M.V.N., Rehder V.L.G., Ferro M., Boaventura S., Bacci Jr. M., Sette L.D. Pyrene degradation by marine-derived ascomycete: process optimization, toxicity, and metabolic analyses. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, vol. 26, no. 12, pp. 12412–12424. doi: 10.1007/s11356-019-04518-2.

- Vasnev V.A. Biodegradable polymers. *Vysokomolekulyarnye soedineniya. Seriya B*, 1997, vol. 39, no. 12, pp. 2073–2086 (in Russian)
- Wang M.X., Zhang Q.L., Yao S.J. A novel biosorbent formed of marine-derived *Penicillium janthinellum* mycelial pellets for removing dyes from dye-containing wastewater. *Chem. Eng. J.* 2015, vol. 259, pp. 837–844. doi: 10.1016/j.cej.2014.08.003.
- Wesenberg D., Kyriakides I., Agathos S.N. White-rot fungi and their enzymes for the treatment of industrial dye effluents. *Biotechnol. Adv.*, 2003, vol. 22, pp. 161–187. doi: 10.1016/j.biotechadv.2003.08.011.
- Yang P., Shi W., Wang H., Liu H. Screening of freshwater fungi for decolorizing multiple synthetic dyes. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2016, vol. 47, no. 4, pp. 828–834. doi: 10.1016/j.bjm.2016.06.010.
- Zare-Maivan H., Shearer C.A. Extracellular enzyme production and cell wall degradation by freshwater lignicolous fungi. *Mycologia*, 1988, vol. 80, no. 3, pp. 365–375.
- Zeghal E., Vaksmaa A., Vielfaure H. et al. The potential role of marine fungi in plastic degradation – a review. *Front. Mar. Sci.*, 2021, vol. 8, no. 738877. doi: 10.3389/fmars.2021.738877.
- Zulkifli S.N., Rahim H.A., Lau W-J. Detection of contaminants in water supply: A review on state-of-the-art monitoring technologies and their applications. *Sensors and Actuators B: Chemical.*, 2018, vol. 255, Part 3, pp. 2657–2689. doi: 10.1016/j.snb.2017.09.078.

## REMEDIATION POTENTIAL OF AQUATIC FUNGI

**E. V. Fedoseeva<sup>1</sup>, V. A. Terekhova<sup>2,\*</sup>**

<sup>1</sup> *Institute for Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
119071 Moscow, Leninsky pr-t, 33, e-mail: elenafedoseeva@gmail.com*

<sup>2</sup> *Lomonosov Moscow State University,  
119991 Moscow, Leninskiye Gory, 1, e-mail: \*vterekhova@gmail.com*

Revised 20.09.2023

The review is devoted to the analysis of information on aquatic fungi as potential agents of bioremediation of aquatic environments under chemical pollution. Approaches to the classification of groups of aquatic mycobiota based on the duration of existence in aquatic environments and morphophysiological features of species are considered. The known mechanisms of interaction between fungi and pollutants, which result in biodegradation or biosorption of pollutants, and ultimately a decrease in the concentration of chemicals available to other inhabitants of aquatic environments, are outlined. Specific examples illustrating the role of fungal enzymes in these processes are considered. Data are given on the use of fungal strains isolated from marine and fresh waters for the purpose of mycoremediation, and the effectiveness of fungi of different origin in bioremediation is characterized. It is concluded that a more promising direction of microremediation seems to be the orientation towards the choice of biodestructor fungi species that have specific enzymes that can lead to the degradation of pollutants.

*Keywords:* hydromycobiota, mycoremediation, biodegradation, biosorption, marine fungi, freshwater fungi, pollution, water purification efficiency