

<https://doi.org/10.47370/2072-0920-2021-17-5-123-133>



УДК 676.08:635.8

© 2021

Поступила 14.09.2021

Received 14.09.2021

Принята в печать 20.10.2021

Accepted 20.10.2021

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interests

ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ / REVIEW ARTICLE

УТИЛИЗАЦИЯ ЦЕЛЛЮЛОЗОСОДЕРЖАЩИХ ОТХОДОВ ПРИ ПОМОЩИ ГРИБОВ

Иван А. Фоменко, Светлана Н. Тучкова*

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет пищевых производств»;
Волоколамское шоссе, д. 11, г. Москва, 125080, Российская Федерация

Аннотация. Накопление растительносодержащих отходов является серьезной проблемой для экологии. Благодаря грибам с высокой целлюлолитической активностью можно переработать их в ценные продукты, которые будут полезны в различных отраслях промышленности и сельском хозяйстве. К ферментам целлюлолитического комплекса относят 1,4-β-D-глюкан-4-глюканогидролазу, экзо-1,4-β-глюкозидазу, целлобиогидролазу, β-глюкозидазу. 1,4-β-D-глюкан-4-глюканогидролазы разрушают β-1,4-гликозидные связи внутри цепи полисахаридов целлюлозы и лихенина. Экзоглюканазы разрушают β-1,3- и β-1,4-гликозидные связи на конце молекулы. Целлобиогидролазы расщепляют β-1,4-гликозидные связи с образованием целлобиозы и глюкозы. Завершают процесс деструкции β-глюкозидазы. К грибам с высокой целлюлолитической активностью относятся как представители отдела *Ascomycota*, так и *Basidiomycota*. Аскомицет *Chaetomium globosum* продуцирует эндоглюканазы двух семейств и 8 целлобиогидролаз. *Myceliophthora thermophila* также продуцирует эндоглюканазы и целлобиогидролазы, самая распространенная из которых – Mt Cel7A. Гриб является перспективным продуцентом термостабильных ферментов. *Trichoderma reesei* имеет длительную историю безопасного использования в качестве источника высокоактивных целлюлолитических ферментов и других ценных метаболитов. LPMO целлюлолитического гриба *Thielavia terrestris* считаются вспомогательными ферментами, но могут негативно влиять на основные ферменты комплекса. *Ipex lacteus* также продуцирует LPMO и полный комплекс целлюлолитических ферментов. Целлюлолитическую активность грибов и их способность расти на дешевых субстратах можно использовать для биоконверсии растительных отходов в ценные продукты. Один из путей их утилизации – превращение в комбикорма с повышенным содержанием белка за счет использования заквасок. Применение грибов повысит содержание белка и простых углеводов, обогатит комбикорма жирами. Другой способ – получение целлюлаз, которые широко применяются во многих отраслях промышленности. Благодаря получению биодизеля и биоэтанола из целлюлозосодержащего сырья можно решить проблему недостатка топлива, заменив энергоносители из невозобновляемых источников энергии на их экологичные аналоги. Они менее токсичны, чем дизель и бензин, а также получаются из возобновляемых ресурсов.

Ключевые слова: целлюлолитические ферменты, целлюлоза, гидролиз, биоконверсия, *Chaetomium globosum*, *Myceliophthora thermophila*, *Trichoderma reesei*, *Thielavia terrestris*, *Ipex lacteus*, биотопливо

Для цитирования: Фоменко И.А., Тучкова С.Н. Утилизация целлюлозосодержащих отходов при помощи грибов // Новые технологии. 2021. Т. 17, № 5. С. 123-133. <https://doi.org/10.47370/2072-0920-2021-17-5-123-133>

CELLULOSE-CONTAINING WASTE RECYCLING USING FUNGI

Ivan A. Fomenko, Svetlana N. Tuchkova *

Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education
«Moscow State University of Food Production»;
11 Volokolamskoe shosse, Moscow, 125080, the Russian Federation

Abstract. Accumulation of plant waste is a serious environmental problem. Mushrooms with high cellulolytic activity can process it into valuable products that will be useful in solving various industries and agriculture problems. The enzymes of the cellulolytic complex include 1,4- β -D-glucan-4-glucanohydrolase, exo-1,4- β -glucosidase, cellobiohydrolase, β -glucosidase. 1,4- β -D-glucan-4-glucanohydrolases destroy β -1,4-glycosidic bonds within the chain of cellulose and lichenin polysaccharides. Exoglucanases destroy β -1,3- and β -1,4-glycosidic bonds at the end of the molecule. Cellobiohydrolases cleave β -1,4-glycosidic bonds to form cellobiose and glucose. β -glucosidase complete the process of destruction. Fungi with high cellulolytic activity include both representatives of the *Ascomycota* and *Basidiomycota* divisions. Ascomycete *Chaetomium globosum* produces endoglucanases of two families and 8 cellobiohydrolases. *Myceliophthora thermophila* also produces endoglucanases and cellobiohydrolases, the most abundant of which is Mt Cel7A. The fungus is a promising producer of thermostable enzymes. *Trichoderma reesei* has a long history of safe use as a source of highly active cellulolytic enzymes and other valuable metabolites. LPMOs of the cellulolytic fungus *Thielavia terrestris* are considered auxiliary enzymes, but can negatively affect the main enzymes of the complex. *Ipex lacteus* also produces LPMO and a complete cellulolytic enzyme complex. The cellulolytic activity of fungi and their ability to grow on cheap substrates can be used to bioconvert plant waste into valuable products. One of the ways to utilize them is to convert into compound feed with a high protein content through the use of starter cultures. The use of mushrooms will increase the content of protein and simple carbohydrates, enrich the feed with fats. Another method is to obtain cellulases, which are widely used in many industries. Thanks to the production of biodiesel and bioethanol from cellulose-containing raw materials it is possible to solve the problem of lack of fuel by replacing energy carriers from non-renewable energy sources with their environmentally friendly counterparts. They are less toxic than diesel and gasoline and are also made from renewable resources.

Keywords: cellulolytic enzymes, cellulose, hydrolysis, bioconversion, *Chaetomium globosum*, *Myceliophthora thermophila*, *Trichoderma reesei*, *Thielavia terrestris*, *Ipex lacteus*, biofuel

For citation: Fomenko I.A., Tuchkova S.N. Cellulose-containing waste recycling using fungi. New technologies. 2021; 17(5):123-133. (In Russ). <https://doi.org/10.47370/2072-0920-2021-17-5-123-133>

Введение

Производство пищевой продукции, изделий из дерева непременно сопровождается получением отходов с большим

содержанием целлюлозы. Они образуются при обработке древесины, производстве пищи, заготовке зерна. Однако их можно превратить в продукты с

повышенной добавочной стоимостью при помощи ферментативных комплексов, разрушающих целлюлозу. Биоконверсия сырья позволяет не только вернуть углерод в природный цикл и уменьшить количество отходов, но и решить некоторые сельскохозяйственные и энергетические проблемы.

Ферменты целлюлолитического комплекса

К способным разрушать целлюлозу ферментам относятся:

1. 1,4- β -D-глюкан-4-глюканогидролазы;
2. 1,4- β -D-глюканглюкогидролаза (экзо-1,4- β -глюкозидаза);
3. 1,4- β -D-глюканцеллобиогидролаза (целлобиогидролаза);
4. 1,4- β -D-глюкозидглюкогидролаза (β -глюкозидаза).

1,4- β -D-глюкан-4-глюканогидролазы начинают процесс деструкции целлюлозы – ферменты разрушают макромолекулу целлюлозы на олигосахариды. Они способны расщеплять β -1,4-гликозидные связи в целлюлозе, полисахаридах лишайников, лишайнике и β -глюканах зерна. Продукты ферментативного гидролиза эндоглюканазы – целлоолигосахариды в большей степени, а меньшей – глюкоза и целлотриозы.

Если эндоглюканазы разрушают β -1,4 связи внутри полимера, то 1,4- β -D-глюканглюкогидролазы атакуют β -1,4-гликозидные связи на концах молекулы. Эндоглюканазы способны гидролизовать также β -1,3-гликозидные связи в (1,4-; 1,3) β -глюкане и 1,3- β -глюкане [1].

Под действием 1,4- β -D-глюканцеллобиогидролазы разрушаются β -1,4-гликозидные связи в целлюлозе и целлоолигосахаридах со степенью полимеризации выше трех и образуются целлобиоза и глюкоза в качестве минорного продукта. Целлобиогидролазы семейства GH7 обеспечивают большую часть ферментативной активности грибных целлюлолитических комплексов. На сегодняшний день сообщается о многих структурах СВН GH7, включая хорошо

изученный Cel7A *T. reesei*, обозначенный Tr Cel7A [2].

β -глюкозидазы способны расщеплять не только β -1,4-гликозидные связи, но и β -1,2, β -1,3 и β -1,6 связи. Продуктом реакции является глюкоза. Таким образом, начинается процесс деструкции целлюлозы эндоглюканаза, а завершает целлобиоза. Нерастворимая в воде клетчатка превращается в дисахарид целлобиозу, которая затем под влиянием фермента целлобиазы гидролизуется и переходит в глюкозу [3].

Как и у других ферментов, действие целлюлаз основано на снижении энергии, необходимой для перевода молекулы субстрата в активное состояние. Снижение энергии активации при ферментативном катализе обусловлено увеличением числа стадий химического процесса [4].

Недавно было обнаружено, что присоединение остатков глюкозы (в частности, N-гликозилирование) к целлюлазам может оказывать существенное влияние на их активность по отношению к различным видам целлюлозы за счет того, что N-связанные гликаны способны взаимодействовать с полисахаридным субстратом, в том числе и те из них, которые находятся на периферии белковой глобулы [5].

Грибы с высокой целлюлолитической активностью

Такие грибы, как *Chaetomium globosum*, *Myceliophthora thermophila*, *Trichoderma reesei*, *Thielavia terrestris* и *Irpelex lacteus* обладают высокой целлюлолитической активностью и способны расти на дешевых субстратах.

Сапрофитный гриб *C. globosum* имеет широкое распространение. Он встречается в почве, старых зданиях и морской воде. Несмотря на непоследовательность и противоречие в определении границ *C. globosum*, он, несомненно, является одним из наиболее важных видов *Chaetomium* из-за его различных положительных и отрицательных воздействий на человека и окружающую среду [6].

Протеомный анализ целлюлолитического ферментного препарата показал, что эндоглюканазы были представлены двумя семействами: GH5 и GH7. В комплексе имеются 8 целлобиогидролаз, включая СВН-I (GH6 и 7), который атакует восстанавливающий конец цепи целлюлозы, и СВН-II, который атакует невосстанавливающий конец [7].

M. thermophila – гриб, хорошо развивающийся при температуре 54–50°C. Этот аскомицет широко распространен и встречается в древесных опилках и соломенном компосте. Способность организма к росту при высокой температуре и высокая ферментативная активность делает его перспективным продуцентом.

К недостаткам данного продуцента можно отнести тот факт, что он может являться возбудителем феогифомикоза (феомикотической кисты). Однако это происходит только при подкожной инвазии [8].

M. thermophila секретирует четыре фермента GH7, из которых наиболее распространенные Mt Cel7A и Mt Cel7D включают домен CBM1, а Mt Cel7B и Mt Cel7C – нет [9].

Термостабильная целлобиогидролаза Mt Cel7A имеет в своем составе GH7-каталитического домена, линкер и модуля связывания углеводов типа CBM1. Как и многие другие целлюлолитические ферменты, эта целлобиогидролаза проявляет более высокую активность по отношению к аморфным субстратам, чем к кристаллическим. Оптимальной для фермента является кислая среда (pH 4–5). При инкубации в течение трех суток при температуре 50°C фермент сохраняет 100-процентную активность [10].

Важным продуцентом целлюлолитических ферментов является *T. reesei*. Данный гриб имеет семидесятилетнюю историю безопасного использования в качестве продуцента ферментов. Несмотря на широкий спектр продуцируемых вторичных метаболитов, гриб не производит микотоксины. Конечно, в геноме *T. reesei* присутствует кластер генов,

ответственных за синтез иммуносупрессивного глиотоксина, однако в культуре он не был обнаружен [11].

Широкое применение *T. reesei* в производстве целлюлаз обусловлено как безопасностью, так и высокоактивными целлюлолитическими ферментными препаратами. Гриб является источником пяти семейств целлюлаз: эндо-β-1,4-D-глюканазы обнаружены в GH5, GH7, GH12 и GH45, а СВН – в GH6 и GH7. β-глюкозидазы семейства GH3 внеклеточные, а GH1 – внутриклеточные [12].

Основная целлобиогидролаза CEL7A имеет процессивный способ катализа, благодаря чему происходит быстрое расщепление целлюлозы. А целлюлазы из семейства GH6 обладают уникальной особенностью – действием с невосстанавливающего конца целлюлозной цепи.

Несмотря на все вышесказанное, гриб имеет два недостатка – дефицит β-глюкозидазы и целлобиогидролазы II. Использование сильного промотора Pcbh1 позволило увеличить активность на фильтровальной бумаге с 2,45±0,36 FPIU/мл до 7,21±0,45 и 7,69±0,42 FPIU/мл [13].

Также необходимо помнить о положительном и отрицательном влиянии продуцирования одних ферментов комплекса на другие. Например, сверхэкспрессия *cel3b* или *cel3g* значительно усиливает продукцию β-глюкозидазы, а чрезмерная экспрессия гена *cel1b*, напротив, снижает общую целлюлолитическую активность. Также сверхэкспрессия *cel3b* или *cel3g*, а также *cel3e*, *cel3f*, *cel3h*, *cel3j*, *cel3c* ингибирует синтез эндоглюканазы [14].

Встречающийся в почве термофильный гриб *T. terrestris* продуцирует активные и устойчивые к высокой температуре целлюлазы и гемицеллюлазы, что делает его ценным биологическим агентом.

Помимо основных ферментов целлюлолитического комплекса, *T. terrestris* является источником литической полисахаридмонооксигеназы Tt AA9E. Семейство AA9 – это девятое семейство

вспомогательной активности. Ферменты, относящиеся к нему, катализируют окислительное расщепление гликозидных связей целлюлозы и других полисахаридов.

В отличие от основных целлюлолитических ферментов LPMO проявляют большее сродство к кристаллическому субстрату. За счет них происходит модификация нативной структуры, что повышает эффективность основных целлюлаз [15].

Уровень синтеза LPMO отличается у разных видов. Например, у многих видов *Trichoderma* присутствует всего несколько генов, в то время как у других целлюлолитических грибов их количество достигает до 40 [16].

Уровень синергии LPMO зависит от продуцента и субстрата. Например, при деструкции обработанной ди-гидрогенсульфатом рисовой соломы синергетическая активность полисахаридмонооксигеназы Tt AA9E, продуцируемой *T. terrestris*, выше, чем LPMO из *Thermoascus aurantiacus* Ta AA9A: в 1,9 или 1,8 раза против 1,9 или 1,5. Однако при ферментативном гидролизе рисовой соломы, обработанной раствором аммиака, результаты противоположные – Tt AA9E увеличивает активность в 1,1 или 1,2 раза, а Ta AA9A в 1,4 раза [17].

Однако вспомогательные ферменты не всегда оказывают положительное влияние на активность целлюлолитического комплекса. Описанный выше фермент Tt AA9E ингибирует целлобиогидролазу Tt Cel7A. Также он сильно подавляет действие Tr Cel7A. Механизм подавления не изучен до конца, однако об этом необходимо помнить, так как целлобиогидролазы играют важную роль в ферментативном гидролизе целлюлозы [18].

Базицидиомицет *I. lacteus* широко распространен на территории России. Геномный анализ показал, что гриб имеет полный набор ферментов, необходимых для разрушения целлюлозы до моносахаров: целлобиогидролазами (GH6 и GH7), эндоглюканазами (GH5, GH9, GH12,

GH44 и GH45) и β -глюкозидазами (GH1 и GH3). Помимо этого, базицидиомицет способен синтезировать 17 LPMO [19].

На активность целлюлаз *I. lacteus* оказывает большое влияние время культивирования продуцента. Способность разрушать целлюлозу наиболее высока у ферментов, полученных из грибов через 4 дня культивирования. Они гидролизуют 63% целлюлозосодержащего субстрата в моносахара. После восьми дней культивирования ферментативная активность составляет только 43% от ферментов из четырехдневных культур [20].

Наиболее распространенные и перспективные пути утилизации богатых целлюлозой растительных отходов

Целлюлолитическую способность грибов можно использовать для утилизации растительных отходов. Один из способов – получение продуктов с высоким содержанием белка.

Рацион сельскохозяйственных животных состоит в основном из растительного сырья, доля белка в которых довольно низкая. Оптимальным способом решения этой проблемы является использование этой проблемы является использование закваски. При этом происходит биотехнологическая стадия ферментации. В качестве продуцента используются грибы с высокой целлюлолитической активностью. В результате увеличения биомассы грибов растительное сырье превращается в богатый белками корм. Получение такой продукции важно не только для фермеров, но и производителей, так как мировые цены на кормовые препараты устанавливаются исходя из количества содержащегося протеина: ~ 8 долл. США за 1% протеина в 1 т корма [21].

В качестве субстрата для производства таких кормов могут использоваться отходы деревообрабатывающей промышленности, сельского хозяйства и побочные продукты животноводства.

В клетках грибов содержится меньше белка, чем в клетках бактерий. Однако содержание нуклеиновых кислот в грибах в несколько раз ниже, чем в прокариотах

– 1,7 и 16% соответственно. Это положительно сказывается на качестве конечного продукта. Кроме того, грибы обогащают корма жирами, они способны потреблять больше субстратов, что позволяет использовать в качестве сырья отходы.

При ферментации отходов перерабатывающей промышленности продуцентами-мицелиальными грибами *Aspergillus niger*, *Bjerkandera adusta*, *Cerrena unicolor*, *Ganoderma lucidum*, *Penicillium verruculosum*, *Pleurotus ostreatus*, *Polyporus aqariceus*, *Trametes hirsutus*, *T. versicolor* и *Trichoderma lignorum* содержание сырого протеина увеличилось с 3–6 до 7,8–16,8%. Кроме того, доля белка повысилась в 4 раза: с 2–4 до 7,8–16,8%, а количество целлюлозы снизилось с 32,0–35,5 до 22,0–27,1% [22].

Получение кормов с высоким содержанием белка из отходов при помощи грибов – распространенный способ утилизации.

Также отходы можно использовать для получения целлюлолитических ферментных препаратов. Эти ферменты широко используются в пищевой промышленности для приготовления пива из сырья, содержащего большое количество несоложенных материалов, в текстильной промышленности.

Так как целлюлолитические ферменты являются индуцибельными, необходимо использовать сырье, богатое целлюлозой. Чаще всего для их получения используют солодовые ростки или пшеничные отруби, содержащие достаточное количество азота, благодаря чему не требуется дополнительного введения элемента. При применении другого сырья азот вводят в составе органических или минеральных соединений. Например, для грибов рода *Trichoderma* лучше всего подходит аммонийный азот.

Добавление таких стимуляторов, как эпин и гетероауксин также положительно влияет на целлюлолитическую активность продуцентов. Содержание сырой клетчатки в подсолнечном шроте после

ферментации с применением аскомицета *T. reesei* в контрольной среде составило 13,76%, а при содержании эпина в концентрации 10^{-1} – 12,1%. Диаметр зоны лизиса также увеличился. В контрольной среде он составлял 30,25 мм, при добавлении β -индолилуксусной кислоты – 38 мм при 120 ч культивирования, максимальный диаметр наблюдался при добавлении эпина – 40 мм [23].

Отрицательное воздействие на целлюлолитическую активность оказывают фториды, которые используются в металлургии. При концентрации фторида 10 мг/л ухудшается синтез целлюлаз у всех грибов, даже у устойчивого к этим соединениям *A. niger* [24].

Помимо обогащения кормов белком и получения ценных ферментов из побочных продуктов существует еще один способ утилизации отходов – получение биотоплива. Это позволит решить сразу несколько проблем – снизить количества отходов и получить альтернативу невозобновляемым источникам энергии, сократив тем самым выбросы CO_2 . Оба вида биотоплива имеют нулевой баланс диоксида углерода: при их сжигании высвобождается то количество диоксида углерода, которое использовало растение для фотосинтеза.

Из-за пандемии коронавирусной инфекции COVID-19 и введенным карантинном произошло снижение мирового потребления нефти в 2020 году до 9,3 млн б/д, что меньше на 6,4% по сравнению с 2019 годом. Однако после полной стабилизации эпидемиологической ситуации использование не только вернется на докризисный уровень, но и с высокой долей вероятности превысит его [25].

Учитывая мировую потребность в энергии, необходимо обратить внимание на возобновляемые источники, например, биоэтанол, который получил большое распространение в США, и биодизель, популярный в Европе.

Энергетический потенциал биодизеля такой же, как и у обычного дизеля.

Экологичное топливо менее токсично, не содержит бензола, который обладает канцерогенным, тератогенным, мутагенным действием [26]. Также оно не содержит ароматических соединений, а концентрация серы в нем настолько незначительная, что в выхлопных газах практически нет оксидов серы и полициклических ароматических углеводородов. Благодаря тому, что биодизель разлагается в естественных условиях на безопасные компоненты, он не представляет угрозы для флоры и фауны [27].

Благодаря использованию побочного продукта производства биодизеля – глицерина в качестве субстрата для получения липидов, которые необходимы для получения топлива, можно снизить его себестоимость. Подходящие продуценты – грибы, способные накапливать триацилглицериды, близкие по составу к растительным маслам [28].

Но более перспективным все же является биоэтанол. Его добавление в топливо снижает расход нефти и токсичность выхлопных газов. Все машины, использующие в качестве топлива бензин, способны использовать смеси, содержащие до 20% этанола. Для использования смеси, включающей в состав 85% этанола, необходимы двигатели с другой системой зажигания. Такие автомобили называются Flex-Fuel [29].

Применение E85 (топлива, содержащего 85 % этанола) позволяет сократить токсичность выхлопных газов на 20–40% по сравнению с чистым бензином [30].

Таким образом, благодаря высокой целлюлолитической активности грибов *C. globosum*, *M. thermophila*, *T. reesei*, *T. terrestris* и *I. lacteus* можно перерабатывать растительные отходы в полезные продукты, которые применяются в сельском хозяйстве, промышленности, а

также позволяют уменьшить антропогенное влияние на природу за счет снижения количества выделяемого в атмосферу углекислого газа, токсичных соединений и сокращения потребления полезных ископаемых.

Выводы

На основе проанализированной информации можно сделать несколько выводов:

- за разрушение целлюлозы отвечает целый комплекс ферментов, который включает в себя 1,4-β-D-глюкан-4-глюканогидролазы, экзо-1,4-β-глюкозидазы, целлобиоидролазы, β-глюкозидазы;

- грибы *C. globosum*, *M. thermophila*, *T. reesei*, *T. terrestris* и *I. lacteus* обладают полным набором ферментов, необходимых для деструкции целлюлозы;

- производство при помощи грибных заквасок комбикормов с высоким содержанием белка позволяет решить проблему низкой пищевой ценности кормов;

- получение целлюлолитических ферментов при помощи грибов позволяет не только избавляться от отходов, но и производить ценные белковые препараты, имеющие более низкую себестоимость по сравнению с биологически активными веществами, выделенными из другого сырья, которые впоследствии используются в различных отраслях промышленности;

- биоконверсия целлюлозосодержащих отходов в биотопливо поможет решить проблему чрезмерного использования невозобновляемых источников энергии, но для применения смесей с содержанием до 85% процентов этанола нужны автомобили с отличной от традиционных моделей системой зажигания, для применения биодизеля же необходимо снизить затраты на его производство.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Bacic A., Fincher G., Stone B. Chemistry, biochemistry and biology of (1-3)-p-glucans and related polysaccharides. N.Y., 2019.

2. Taylor L.E. [et al.] Engineering enhanced cellobiohydrolase activity. *Nature communications*. 2018. Т. 9, № 1. С. 1–10.
3. Плеханова Л.Н., Каширская Н.Н., Сыроватко А.С. Активность целлюлозолитических микроорганизмов в грунтах кремированных захоронений как индикатор деталей погребального обряда // *Нижеволжский археологический вестник*. 2020. Т. 19, № 1. С. 116–129.
4. Комов В.П., Шведова В.Н. Биохимия: учебник. Люберцы: Юрайт, 2015. 640 с.
5. Dotsenko A.S. [et al.] N-linked glycosylation of recombinant cellobiohydrolase I (Cel7A) from *Penicillium verruculosum* and its effect on the enzyme activity. *Biotechnology and bioengineering*. 2016. Т. 113, № 2. С. 283–291.
6. Wang X.W. [et al.] Phylogenetic reassessment of the *Chaetomium globosum* species complex. *Persoonia: Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*. 2016; 36:83.
7. Wanmolee W. [et al.] Biochemical characterization and synergism of cellulolytic enzyme system from *Chaetomium globosum* on rice straw saccharification. *BMC biotechnology*. 2016; 16(1):1–12.
8. Destino L. [et al.] Severe osteomyelitis caused by *Myceliophthora thermophila* after a pitchfork injury. *Annals of clinical microbiology and antimicrobials*. 2006; 5(1):1–5.
9. Dos Santos H.B. [et al.] *Myceliophthora thermophila* M77 utilizes hydrolytic and oxidative mechanisms to deconstruct biomass. *Amb Express*. 2016; 6(1):1–12.
10. Kadowaki M.A.S. [et al.] Biochemical and structural insights into a thermostable cellobiohydrolase from *Myceliophthora thermophila*. *The FEBS journal*. 2018; 285(3):559–579.
11. Frisvad J. C. [et al.] Safety of the fungal workhorses of industrial biotechnology: update on the mycotoxin and secondary metabolite potential of *Aspergillus niger*, *Aspergillus oryzae*, and *Trichoderma reesei*. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2018; 102(22):9481–9515.
12. Guo B. [et al.] Comparison of catalytic properties of multiple β -glucosidases of *Trichoderma reesei*. *Applied microbiology and biotechnology*. 2016; 100(11):4959–4968.
13. Fang H. [et al.] Simultaneous enhancement of the beta-exo synergism and exo-exo synergism in *Trichoderma reesei* cellulase to increase the cellulose degrading capability. *Microbial cell factories*. 2019; 18(1):1–14.
14. Pang A.P. [et al.] Dissecting Cellular Function and Distribution of β -Glucosidases in *Trichoderma reesei*. *Mbio*. 2021; 12(3):e03671–20.
15. Vermaas J.V. [et al.] Effects of lytic polysaccharide monooxygenase oxidation on cellulose structure and binding of oxidized cellulose oligomers to cellulases. *The Journal of Physical Chemistry B*. 2015; 119(20):6129–6143.
16. Busk P.K., Lange L. Classification of fungal and bacterial lytic polysaccharide monooxygenases. *BMC genomics*. 2015; 16(1):1–13.
17. Kim I.J. [et al.] Type-dependent action modes of Tt AA9E and Ta AA9A acting on cellulose and differently pretreated lignocellulosic substrates. *Biotechnology for biofuels*. 2017; 10(1):1–8.
18. Keller M.B. [et al.] A comparative biochemical investigation of the impeding effect of Cl-oxidizing LPMOs on cellobiohydrolases. *Journal of Biological Chemistry*. 2021; 296:100–504.
19. Qin X. [et al.] Deciphering lignocellulose deconstruction by the white rot fungus *Ipex lacteus* based on genomic and transcriptomic analyses. *Biotechnology for biofuels*. 2018; 11(1):1–14.
20. Mezule L., Civzele A. Bioprospecting White-Rot Basidiomycete *Ipex lacteus* for Improved Extraction of Lignocellulose-Degrading Enzymes and Their Further Application. *Journal of Fungi*. 2020; 6(4):256.
21. Луканин А.В. Инженерная экология: защита литосферы от твердых промышленных и бытовых отходов: учебное пособие. М.: ИНФРА-М, 2018. 556 с.
22. Биохимический состав продуктов, полученных путем микробиологической конверсии лигноцеллюлозных субстратов мицелиальными грибами / Бахшалиев А.Е. [и др.] // *Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: Естественные и технические науки*. 2020. № 4. С. 7–11.

23. Изучение влияния биостимуляторов на активность бактериальных и грибных гидролаз / Евдокимова К.В. [и др.] // Вестник Воронежского государственного университета инженерных технологий. 2017. Т. 79, № 4.
24. Приставка А.А., Попова И.В. Влияние фторида натрия на ферментативную активность грибных целлюлаз // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2015. № 1 (12).
25. Обзор мировых энергетических рынков: рынок нефти / Лазарян С.С. [и др.] // Вестник научно-исследовательского финансового института Минфина России. 2021.
26. IARC Working Group on the Evaluation of Carcinogenic Risks to Humans et al. Chemical agents and related occupations. IARC monographs on the evaluation of carcinogenic risks to humans. 2012; 100(Pt F):9.
27. Гафуров Н.М., Хисматуллин Р.Ф. Преимущества биодизельного топлива // Инновационная наука. 2016. № 5. С. 72.
28. Subramaniam R. [et al.] Microbial lipids from renewable resources: production and characterization. Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology. 2010; 37(12):1271–1287.
29. Гусев А.Б. Биотопливо – инновационная перспектива российской энергетики // Управление наукой и наукометрия. 2008. № 6.
30. Саубенова М.Г., Кузнецова Т.В. Производство биоэтанола как альтернативного источника энергии // Приволжский научный вестник. 2015. №. 7 (47).

REFERENCES:

1. Bacic A., Fincher G., Stone B. Chemistry, biochemistry and biology of (1-3)-p-glucans and related polysaccharides. N.Y., 2019.
2. Taylor L.E. [et al.] Engineering enhanced cellobiohydrolase activity. Nature communications. 2018. T. 9, № 1. С. 1–10.
3. Plekhanova L.N., Kashirskaya N.N., Syrovatko A.S. Activity of cellulolytic microorganisms in the soils of cremated burials as an indicator of details of the burial rite. Nizhnevolzhskiy archaeological bulletin. 2020; 19(1):116-129. (In Russ).
4. Komov V.P., Shvedova V.N. Biochemistry: Textbook. Lyubertsy: Yurayt, 2015; 640 p. (In Russ).
5. Dotsenko A.S. [et al.] N-linked glycosylation of recombinant cellobiohydrolase I (Cel7A) from *Penicillium verruculosum* and its effect on the enzyme activity. Biotechnology and bioengineering. 2016. T. 113, № 2. С. 283–291.
6. Wang X.W. [et al.] Phylogenetic reassessment of the *Chaetomium globosum* species complex. Persoonia: Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. 2016; 36:83.
7. Wanmolee W. [et al.] Biochemical characterization and synergism of cellulolytic enzyme system from *Chaetomium globosum* on rice straw saccharification. BMC biotechnology. 2016; 16(1):1–12.
8. Destino L. [et al.] Severe osteomyelitis caused by *Myceliophthora thermophila* after a pitchfork injury. Annals of clinical microbiology and antimicrobials. 2006; 5(1):1–5.
9. Dos Santos H.B. [et al.] *Myceliophthora thermophila* M77 utilizes hydrolytic and oxidative mechanisms to deconstruct biomass. Amb Express. 2016; 6(1):1–12.
10. Kadowaki M.A.S. [et al.] Biochemical and structural insights into a thermostable cellobiohydrolase from *Myceliophthora thermophila*. The FEBS journal. 2018; 285(3):559–579.
11. Frisvad J. C. [et al.] Safety of the fungal workhorses of industrial biotechnology: update on the mycotoxin and secondary metabolite potential of *Aspergillus niger*, *Aspergillus oryzae*, and *Trichoderma reesei*. Applied Microbiology and Biotechnology. 2018; 102(22):9481–9515.
12. Guo B. [et al.] Comparison of catalytic properties of multiple β -glucosidases of *Trichoderma reesei*. Applied microbiology and biotechnology. 2016; 100(11):4959–4968.
13. Fang H. [et al.] Simultaneous enhancement of the beta-exo synergism and exo-exo synergism in *Trichoderma reesei* cellulase to increase the cellulose degrading capability. Microbial cell factories. 2019; 18(1):1–14.

14. Pang A.P. [et al.] Dissecting Cellular Function and Distribution of β -Glucosidases in *Trichoderma reesei*. *Mbio*. 2021; 12(3):e03671–20.
15. Vermaas J.V. [et al.] Effects of lytic polysaccharide monooxygenase oxidation on cellulose structure and binding of oxidized cellulose oligomers to cellulases. *The Journal of Physical Chemistry B*. 2015; 119(20):6129–6143.
16. Busk P.K., Lange L. Classification of fungal and bacterial lytic polysaccharide monooxygenases. *BMC genomics*. 2015; 16(1):1–13.
17. Kim I.J. [et al.] Type-dependent action modes of Tt AA9E and Ta AA9A acting on cellulose and differently pretreated lignocellulosic substrates. *Biotechnology for biofuels*. 2017; 10(1):1–8.
18. Keller M.B. [et al.] A comparative biochemical investigation of the impeding effect of C1-oxidizing LPMOs on cellobiohydrolases. *Journal of Biological Chemistry*. 2021; 296:100–504.
19. Qin X. [et al.] Deciphering lignocellulose deconstruction by the white rot fungus *Irpex lacteus* based on genomic and transcriptomic analyses. *Biotechnology for biofuels*. 2018; 11(1):1–14.
20. Mezule L., Civzele A. Bioprospecting White-Rot Basidiomycete *Irpex lacteus* for Improved Extraction of Lignocellulose-Degrading Enzymes and Their Further Application. *Journal of Fungi*. 2020; 6(4):256.
21. Lukanin A.V. Engineering ecology: protection of the lithosphere from solid industrial and domestic waste: textbook. manual. Moscow: INFRA-M; 2018. 556 p. (In Russ).
22. Bakhshaliev A.E. [et al.] Biochemical composition of products obtained by microbiological conversion of lignocellulose substrates by filamentous fungi. *Modern science: actual problems of theory and practice. Series: Natural and technical sciences*. 2020; 4:7–11. (In Russ).
23. Evdokimova K.V. [et al.] Study of the effect of biostimulants on the activity of bacterial and fungal hydrolases. *Bulletin of the Voronezh University of Engineering Technologies*. 2017; 79(4). (In Russ).
24. Prefix A.A., Popova I.V. Influence of sodium fluoride on the enzymatic activity of fungal cellulases. *Izvestiya vuzov. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2015; 1(12). (In Russ).
25. Lazaryan S.S. [et al.] Review of the world energy markets: the oil market. *Scientific Research Financial Institute of the Ministry of Finance of Russia*. 2021. (In Russ).
26. IARC Working Group on the Evaluation of Carcinogenic Risks to Humans et al. Chemical agents and related occupations. *IARC monographs on the evaluation of carcinogenic risks to humans*. 2012; 100(PT F):9.
27. Gafurov N.M., Khismatullin R.F. Advantages of biodiesel fuel. *Innovative Science*. 2016; 5:72. (In Russ).
28. Subramaniam R. [et al.] Microbial lipids from renewable resources: production and characterization. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*. 2010; 37(12):1271–1287. (In Russ).
29. Gusev A.B. Biofuel – an innovative perspective of the Russian energy sector. *Management of Science and Scientometrics*. 2008; 6.
30. Saubenova M.G., Kuznetsova T.V. Production of bioethanol as an alternative source of energy. *Privolzhsky scientific bulletin*. 2015; 7(47). (In Russ).

Информация об авторах / Information about the authors

Иван Андреевич Фоменко, старший преподаватель кафедры биотехнологии и технологии продуктов биоорганического синтеза Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет пищевых производств»

Ivan A. Fomenko, a senior lecturer of the Department of Biotechnology and Technology of Bioorganic Synthesis Products, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Moscow State University of Food Production».

Светлана Николаевна Тучкова, магистрант кафедры биотехнологии и технологии продуктов биоорганического синтеза Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет пищевых производств»
svetlana.tuch1998@gmail.com

Svetlana N. Tuchkova, a student of the Department of Biotechnology and Technology of Bioorganic Synthesis Products, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Moscow State University of Food Production».
svetlana.tuch1998@gmail.com