



БИОМИКА/BIOMICS

<http://biomics.ru>



ДЕГРАДАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ РАСТЕНИЙ И МИКРООРГАНИЗМОВ В ОТНОШЕНИИ ПОЛИЦИКЛИЧЕСКИХ АРОМАТИЧЕСКИХ УГЛЕВОДОРОДОВ

Турковская О.В., Позднякова Н.Н., Муратова А.Ю., Дубровская Е.В., Голубев С.Н.

Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН
410049, Саратов, просп. Энтузиастов 13. turkovskaya_o@ibppm.ru

Резюме

Полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) – обширная группа соединений, содержащих два и более конденсированных бензольных колец в молекуле, и являющихся широко распространенными и опасными загрязнителями окружающей среды. ПАУ образуются путем абио- и антропогенных процессов, среди которых наиболее ощутимый вклад вносят процессы неполного сжигания органического сырья. ПАУ подвержены деградации представителями практически всех царств живых организмов: бактериями, грибами, растениями, животными. Различное химическое строение ПАУ и разнообразие организмов, взаимодействующих с этими поллютантами, определяют многочисленность метаболических путей и промежуточных продуктов при их биоразложении. Бактерии метаболизируют ПАУ с участием преимущественно оксигеназ с образованием различных промежуточных продуктов, способных к дальнейшему превращению вплоть до воды и углекислого газа, как ферментными системами того же организма, так и других участников биоценоза, в том числе грибов и растений. Грибы, например, аско- и базидиомицеты, подвергают деградации ПАУ с помощью цитохрома Р-450 монооксигеназ и/или лакказ и пероксидаз, которые, являясь ферментами внеклеточного лигнинолитического комплекса и осуществляя процессы деградации лигнина, вовлекают в них и ПАУ. При этом, образуя на первых этапах окисления хиноны, грибы способны к полной минерализации ПАУ. Растения также имеют пул внеклеточных ферментов, поступающих в ризосферу с корневыми экссудатами. В первую очередь, это ферменты стрессовой защиты – пероксидазы, которые способны окислять как нативные ПАУ (в присутствии медиаторов), так и интермедиаты их бактериального и грибного разложения. Есть данные, что и растения способны ассимилировать углерод молекулы ПАУ. Названные выше процессы показаны нами при изучении метаболизма фенантрена ризосферной бактерией *Ensifer meliloti* P221 (IBPPM 383), растениями люцерной посевной (*Medicago sativa* L.) и сорго венечным (*Sorghum bicolor* L. Moench), а также грибами *Pleurotus ostreatus* и *Fusarium oxysporum*. Исследования деградационного потенциала микроорганизмов и растений необходимы не только для понимания процессов, происходящих в природе, но и для совершенствования технологии фиторемедиации.

Ключевые слова: биodeградация, ферменты, бактерии, растения, грибы, полициклические ароматические углеводороды (ПАУ).

Цитирование: Турковская О.В., Позднякова Н.Н., Муратова А.Ю., Дубровская Е.В., Голубев С.Н. Деградационный потенциал растений и микроорганизмов в отношении полициклических ароматических углеводородов. *Биомика*. 2018. Т.10(2). С. 193-201. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-27

POTENTIAL OF PLANTS AND MICROORGANISMS TO DEGRADE POLYCYCLIC AROMATIC HYDROCARBONS

Turkovskaya O.V., Pozdnyakova N.N., Muratova A.Yu., Dubrovskaya E.V., Golubev S.N.

Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, Russian Academy of Sciences
13 Prospekt Entuziastov, 410049, Saratov, Russia. Email: turkovskaya_o@ibppm.ru

Resume

Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) are a broad group of compounds containing two or more condensed benzene rings in the molecule and are some of the most widespread and dangerous environmental pollutants. PAHs are formed by abiogenic and anthropogenic processes, among which human activity associated with the incomplete combustion of organic raw materials (oil, coal, peat, wood, garbage, tobacco, etc.) makes the most significant contribution. PAHs can be degraded by members of almost all kingdoms of living organisms: bacteria, fungi, plants, and animals. The different chemical structures of PAHs and the variety of organisms interacting with these pollutants determine the multiplicity of metabolic pathways and intermediates formed during their biodegradation. Bacteria metabolize PAHs mostly with oxygenases. Various byproducts form that can be further transformed to water and carbon dioxide by the enzyme systems of both the same organism and other members of the biocenosis, including fungi and plants. Fungi (e.g., ascomycetes and basidiomycetes) degrade PAHs with cytochrome P-450 monooxygenases and/or laccases and peroxidases. These are enzymes of the ligninolytic complex that degrade lignin. PAHs are implicated in lignin degradation; in this case, fungi form quinones at the early stages of oxidation and are capable of complete mineralization of PAHs. Plants also have a pool of extracellular enzymes exuded into the rhizosphere. First, these are peroxidases (enzymes of stress protection), which can oxidize both native PAHs (in the presence of mediators) and PAH intermediates from bacterial and fungal decomposition. There is evidence that plants can also assimilate the carbon of the PAH molecules. The above processes were shown by us in the study of the metabolism of phenanthrene by the rhizosphere bacterium *Ensifer meliloti* P221 (IBPPM 383), alfalfa (*Medicago sativa* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench), and the fungi *Pleurotus ostreatus* and *Fusarium oxysporum*. Studies of the degradation potential of microorganisms and plants are necessary not only for understanding natural processes but also for improving the phytoremediation technology.

Keywords: biodegradation, enzymes, bacteria, plants, fungi, polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs).

Citation: Turkovskaya O.V., Pozdnyakova N.N., Muratova A.Yu., Dubrovskaya E.V., Golubev S.N. Potential of plants and microorganisms to degrade polycyclic aromatic hydrocarbons. *Biomics*. 2018. V.10(2). P. 193-201. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-27 [In Russian]

Начиная со второй половины 20 века, окружающая среда подвергается систематической и все усиливающейся техногенной нагрузке. Это производственные и бытовые отходы, а также искусственно вносимые загрязняющие вещества, среди которых большое число так называемых персистентных поллютантов, к которым принадлежат и ПАУ. Они не являются ксенобиотиками, поскольку образуются в природе при лесных пожарах, извержениях вулканов, однако в последние годы основной вклад вносят антропогенные источники в результате неполного сгорания органического сырья (нефти и нефтепродуктов, сланцев, угля, торфа, дерева, мусора, пищи, табака), причем, чем ниже температура, тем больше образуется ПАУ.

Практически во всех природных объектах эти поллютанты могут подвергаться различным химическим и физическим превращениям, однако биологическая деградация ПАУ считается основным механизмом самоочищения почв, водных сред, растительных и животных организмов [Ровинский и др. (Rovinskij et al.), 1988]. К превращениям ПАУ способны самые разные живые организмы (бактерии, грибы, водоросли, животные, растения), но, по-видимому, только бактерии окисляют ПАУ с целью последующей ассимиляции образующихся продуктов. Смысл трансформации (гидроксирования) ПАУ грибами и млекопитающими заключается, вероятно, в детоксикации [Головлева и др. (Golovleva et al.), 2008].

Деградация ПАУ происходит внутри бактериальной клетки под действием

внутриклеточных ферментов. Молекулы ПАУ, небольшие и липофильные, способны свободно проникать сквозь бактериальные клеточные стенки и биомембраны. Перенос ПАУ в бактериальную клетку, вероятнее всего, осуществляется путем простой диффузии, хотя имеются предположения о существовании систем активного транспорта ПАУ в бактериальную клетку [Бабошин, Головлева (Baboshin, Golovleva), 2012]. Бактерии осуществляют дегградацию ПАУ преимущественно в аэробных условиях путем метаболизма, опосредованного оксигеназами (моно- или диоксигеназами). Как правило, первым этапом в аэробной бактериальной дегградации ПАУ является гидроксилирование ароматического кольца диоксигеназой с образованием цис-дигидродиола, который превращается в диол-интермедиат под действием дегидрогеназы. Эти диольные интермедиаты затем могут быть преобразованы дециклизирующими диоксигеназами интра- или экстрадиольным путем расщепления кольца соответственно в ди- или монокарбоновые ароматические кислоты. Дальнейшая их трансформация приводит к образованию катехолов, которые в конечном счете превращаются в промежуточные продукты цикла трикарбоновых кислот [Ghosal et al., 2016; Бабошин, Головлева (Baboshin, Golovleva), 2012].

Бактерии могут также дегградировать ПАУ через катализируемый цитохромом P450 путь с образованием трансдигидродиолов или в анаэробных условиях, например, в условиях нитрат-редукции [Ghosal et al., 2016]. Механизмы аэробной и анаэробной биодегградации ПАУ принципиально различаются [Meckenstock et al., 2004]. Синтез ферментов, участвующих в окислении ПАУ, в частности, нафталина и фенантрена, может носить как конститутивный, так и индуцибельный характер [Измалкова (Izmalkova), 2004]. Диоксигеназы проявляют широкую специфичность по отношению к ПАУ, однако имеют свои особенности, что благоприятствует накоплению неметаболизируемых интермедиатов, особенно в случае смеси ПАУ. При неполном окислении ПАУ бактериями наблюдается накопление кетонов и хинонов, либо гидроксикарбоновых кислот, которые ингибируют биодегградацию исходных веществ и могут быть устойчивыми и опасными для окружающей среды [Бабошин, Головлева (Baboshin, Golovleva), 2012]. На сегодняшний день превращения ПАУ в бактериальной клетке детально изучены. Показано существование различных путей и многочисленных метаболитов [Seo et al., 2009]. Однако это не мешает обнаружению все новых данных, свидетельствующих об адаптивных и метаболических возможностях бактерий, определяемых организацией генетических систем катаболизма ПАУ, приводящих к возникновению их разнобразия и изменению спектра утилизируемых субстратов вследствие горизонтального переноса генов и других биохимических событий в клетке. Известно, что гены утилизации ПАУ могут иметь как плазмидную, так и хромосомную локализацию.

В нашем исследовании ризосферного штамма *Ensifer meliloti* P221 выявлены два параллельных пути

деградации фенантрена: салицилатный (традиционный) и через фенантренхинон к дифеновой кислоте – для рода *Ensifer* этот путь выявлен впервые, в основном, он характерен для грибов (см. рисунок). Идентифицированы продукты дегградации фенантрена: 9-фенантрол, 9,10-фенантренхинон, 1-гидрокси-2-нафтойная кислота и 2,2'-дифеновая кислота [Muratova et al., 2014].

Биодегградация ПАУ в естественных экосистемах осуществляется, как правило, сообществами микроорганизмов, при этом метаболическая система дегградации ПАУ распределена между разными членами микробного сообщества [Atlas, Barta, 1998]. Благодаря явлениям кометаболизма и синтрофизма дегградация ПАУ происходит более успешно, хотя изучена недостаточно.

Грибы (в частности базидио- и аскомицеты) также способны метаболизировать широкий спектр ПАУ, однако в отличие от бактерий они не могут использовать эти вещества как единственные источники углерода и энергии; но в некоторых случаях способны метаболизировать их до CO₂. Грибная дегградация ПАУ осуществляется несколькими метаболическими путями и зависит от конкретных видов грибов и условий их роста. Грибы, участвующие в биодегградации ПАУ, в основном относятся к двум типам: (1) лигнинолитические (грибы белой гнили), они обладают способностью продуцировать основные лигнинолитические ферменты (лигнин пероксидазу, марганец зависимую пероксидазу и лакказы) и (2) нелигнинолитические грибы, продуцирующие цитохром P450 подобные монооксигеназы [Li et al., 2010].

По сравнению с бактериальными ферментами, разрушающими ПАУ, лигнинолитические ферменты обладают широкой субстратной специфичностью и, следовательно, способны трансформировать широкий спектр субстратов, даже наиболее устойчивых [Tortella et al., 2005; Cerniglia, Sutherland, 2010]. Поскольку лигнинолитические ферменты секретируются внеклеточно, диффундируя, они способны проникать в почвенные поры, и именно поэтому они более полезны, чем бактериальные внутриклеточные ферменты при первичной атаке на ПАУ в почве.

Выявлено наличие синергетического действия основных ферментов (лакказы и Mn-пероксидазы) лигнинолитического комплекса базидиальных грибов. Показано, что в состав лигнинолитического комплекса базидиомицета *Trametes pubescens* входят конститутивные множественные формы одного фермента, которые образуются в результате пост-трансляционной модификации белка, что, вероятно, является необходимым эволюционным ответом на способность грибов белой гнили дегградировать твердый жесткий субстрат (лигнин) в различных условиях окружающей среды, которые могут изменяться в течение жизненного цикла грибов [Никитина (Nikitina), 2006].

В проведенных нами исследованиях дегградация ПАУ *Pleurotus ostreatus* D1 сопровождалась продукцией лакказы на первых этапах, приводящих к образованию хинонов, и

пероксидазы – на более поздних, приводящих к утилизации образовавшихся метаболитов. Выявлена зависимость «глубины» дегградации ПАУ от состава комплекса лигнинолитических ферментов, продуцируемых грибом в процессе дегградации: накопление хинонов в условиях продукции лакказы и образование и последующая их утилизация в условиях продукции лакказы и пероксидазы (см. рисунок) [Позднякова и др. (Pozdnyakova et al.), 2016]. Проведенный скрининг среди значительного числа базидио- и аскомицетов выявил различную активность и комбинации ферментов лигнинолитического комплекса [Pozdnyakova et al., 2017].

Аскомицеты также обладают деградирующей активностью в отношении ПАУ. Например, *Fusarium solani*, выделенный из мангровых зарослей, с помощью обнаруженной лакказы окислял антрацен и бензантрацен с образованием соответствующих хинонов и фталевой кислоты [Wu et al., 2010]. Изученный нами штамм *F. oxysporum* продуцировал только Мп-пероксидазу и обладал способностью окислять флуорен [Pozdnyakova, in press.].

Хотя различные лигнинолитические грибы могут выделять как лигнинолитический, так и нелигнинолитический тип ферментов, не ясно, в какой степени каждый фермент участвует в дегградации ПАУ. Показано, что лигнинолитический базидиомицет *P. ostreatus* может метаболизировать ПАУ с использованием цитохром Р450 монооксигеназы с образованием транс-дигидродиолов [Bezalel et al., 1996], являющихся мощными канцерогенами, в то время как катализируемое пероксидазой или лакказой окисление ПАУ образует хиноны и кислоты (салициловую, бензойную, фталевую, дифеновую), которые менее токсичны, чем исходные ПАУ [Cerniglia, Sutherland, 2010; Pozdnyakova et al., 2006; 2010]. Именно поэтому окисление ПАУ лигнинолитическими ферментами может быть более логичной стратегией для детоксикации загрязненной ПАУ окружающей среды [Ghosal et al., 2016]. Следует отметить, что некоторые грибные цитохром Р450 монооксигеназы обладают способностью дегградировать не только ПАУ, но и другие структурно разнообразные углеводороды, например, длинноцепочечные алкилфенолы и алифатические масла и n-алканы [Durairaj et al., 2016]. Не так давно открыты пероксигеназы, которые окисляют широкий спектр поллютантов, включая ПАУ, и которые рассматриваются как внеклеточные аналоги внутриклеточных монооксигеназ, как в отношении катализируемых реакций, так и в отношении каталитической универсальности [Karich et al., 2017].

Вероятнее всего, лигнинолитические грибы минерализуют ПАУ комбинацией лигнинолитических ферментов, цитохром Р450 монооксигеназы и других ферментов.

Представленные данные позволяют охарактеризовать грибы как важнейший и интереснейший объект для исследований в качестве агента для биоремедиации и других экологических биотехнологий.

Растения также обладают способностью противостоять токсическому воздействию

поллютантов. Мощная система окислительных ферментов способна подвергать окислительной дегградации попавшие в клетку ксенобиотики самой различной химической структуры. Проникновение токсикантов в ткани и клетки растения обеспечивается транспирационным током и током ассимилятов. При этом ПАУ, содержащие 2-3 кольца, поглощаются легче, чем таковые с большей массой. Последующие превращения токсикантов происходят в несколько этапов (функционализация, конъюгация, компартментализация) смысл которых заключается в уменьшении токсического эффекта вещества, однако его полного обезвреживания не происходит. Это свойство растений – накапливать модифицированный токсикант, который подвержен обратимому процессу, делает растения, выращенные в загрязненных условиях, опасными для использования в качестве пищевой и кормовой базы. Глубокая дегградация ксенобиотика в растительной клетке возможна, но этот процесс длительный. С использованием меченого углерода было доказано, что растения способны включать атомы экзогенных ароматических углеводов в такие клеточные метаболиты, как карбоновые кислоты и аминокислоты [Дурмишидзе и др. (Durmishidze et al.), 1974].

Во всех процессах растительной внутриклеточной детоксикации поллютантов участвуют ферменты, типичные для нормального обмена веществ в растительной клетке: оксидазы, цитохром Р450 монооксигеназы, пероксидазы, фенолоксидазы, аскорбатоксидазы, каталазы и др. [Квеситадзе и др. (Kvesitadze et al.), 2005]. Следует подчеркнуть особую роль цитохром Р450 монооксигеназы в процессах детоксикации поллютантов растениями, в том числе ПАУ. В отличие от прокариот, содержащих растворимые формы этого фермента, растительная клетка обладает как растворимой, так и встроенной в мембрану цитохром Р450-содержащей системой монооксигеназы [Гордзениани и др. (Gordeziani et al.), 1991]. Этот фермент катализирует разнообразные и сложные реакции биосинтеза и катаболизма эндогенных и экзогенных соединений, одной из которых является гидроксилирование ксенобиотиков, проникших в клетку. Известно, что гидрофобные ксенобиотики имеют большее сродство к цитохрому Р450 [Квеситадзе и др. (Kvesitadze et al.), 2005]. Не менее важными группами растительных ферментов, участвующих в превращениях токсикантов, являются фенолоксидазы и пероксидазы. Пероксидазы участвуют во многих физиологических процессах в растениях, в первую очередь связанных с механизмами защиты, метаболизмом ауксина и биосинтезом полимеров клеточной стенки, таких как лигнин и суберин, выполняющих функцию физического барьера при воздействии биотических и абиотических стрессовых факторов. Пероксидазы присутствуют во всех органах растений, во многих органеллах клеток и в межклеточном пространстве, а также экскретируются в окружающую среду. Пероксидазы имеют широкую субстратную специфичность и могут окислять различные ксенобиотики и поллютанты при непосредственном

взаимодействии или посредством промежуточных свободнорадикальных продуктов [Часов и др. (Chasov et al.), 2010]. Предполагается, что в растениях основная часть органических поллютантов окисляется именно этими ферментами.

Существенную роль играют экстраклеточные пероксидазы в ризосферной дегградации поллютантов. Они представлены самым большим пулом ферментов, выделяемых растением в почву с корневыми экссудатами.

Контакт корней с токсичными химическими веществами, такими как дизельное топливо и ПАУ, по ряду данных индуцирует как внутриклеточную, так и экстраклеточную пероксидазную активность [Muratova et al., 2012; Kraus et al., 1999; Criquet et al., 2000]. Рядом авторов показано, что коммерческие препараты пероксидаз (из хрена, сои, грибов белой гнили) способны окислять ПАУ [Günther et al., 1998; Kraus et al., 1999; Criquet et al., 2000]. Есть основания считать, что экстраклеточная пероксидаза инициирует преобразование широкого спектра чужеродных веществ уже на клеточной поверхности до их поступления внутрь клетки [Часов и др. (Chasov et al.), 2010].

Нами показано участие растительных пероксидаз люцерны посевной (*Medicago sativa* L.) и

сорго веничного (*Sorghum bicolor* L. Moench), как внутриклеточных, так и экскретируемых с корневыми экссудатами в ризосферу, в трансформации ПАУ и их окисленных производных, которые могут являться микробными метаболитами. Доминирующие пероксидазы из корневых экссудатов люцерны посевной и сорго веничного были очищены и изучены. Они являются типичными растительными пероксидазами, имеющими, однако, различный ионный статус: у люцерны это анионная, а у сорго – катионная форма. С использованием этих препаратов показано, что в присутствии АБТС наиболее активно подвергались дегградации 1-нафтол, 9-фенантрол и 1-гидрокси-2-нафтойная кислота – потенциальные метаболиты микробной дегградации ПАУ. Продуктами окисления 9-фенантрола являлись 9,10-фенантренхинон и 2,2'-дифеновая кислота [Dubrovskaya et al., 2017; Дубровская и др. (Dubrovskaya et al.), 2017]. Полученные нами результаты свидетельствуют в пользу сопряжения растительного и микробного катаболизма ПАУ в ризосфере, когда микроорганизмы начинают катаболическую атаку на ПАУ, а ферменты, выделяемые с корневыми экссудатами растений, участвуют в дегградации их метаболитов (см. рисунок) [Muratova et al., 2015; Dubrovskaya et al., 2016].

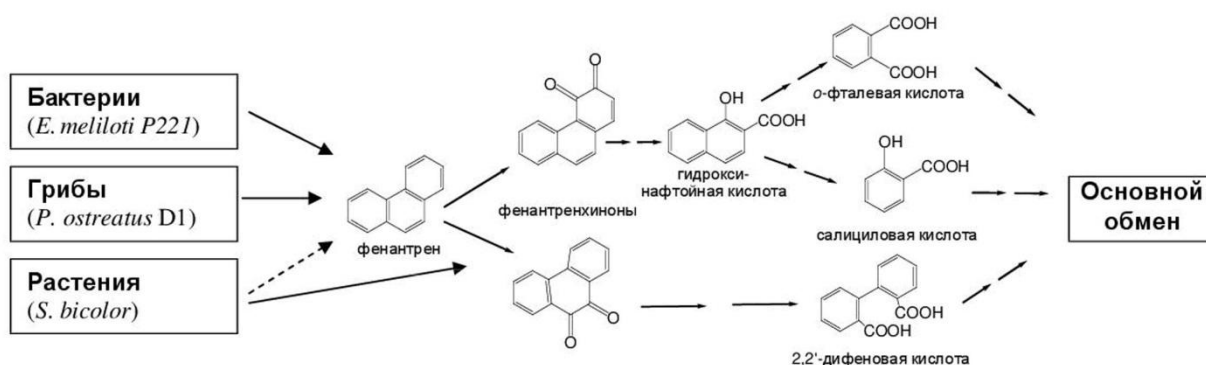


Рисунок. Пути дегградации фенантрена исследованными организмами [Muratova et al., 2015; Dubrovskaya et al., 2016; Позднякова и др. (Pozdnyakova et al.), 2016]
Figure. Phenanthrene conversion pathways proposed for the organisms studied [Muratova et al., 2015; Dubrovskaya et al., 2016; Pozdnyakova et al., 2016]

Совместное существование в природе бактерий, грибов и растений предоставляет ученым широкое поле для исследований трехсторонних взаимодействий. В настоящее время именно этот аспект активно изучается с привлечением современных молекулярно-биологических и информатических методов. Очевидно, что синергические взаимодействия улучшают биодегградацию широкого спектра органических загрязнителей. Кроме того, комбинированная инокуляция полезными бактериями и грибами улучшает здоровье растений и их выживание [Jambon et al., 2017; El Amrani et al., 2015; Grąz et al. 2017].

Таким образом, анализ современных данных по исследованию каталитических возможностей трех царств природы: бактерий, грибов и растений показывает большой детоксикационный потенциал

экосистем, который используется для обезвреживания и восстановления среды обитания живых организмов. Технологии биоремедиации в настоящее время уже имеют солидную фундаментальную научную базу. Однако остается еще множество не решенных вопросов, в частности, недостаточно исследованы особенности использования многочисленных организменных композиций, механизмы их кооперации, регуляции взаимодействий, обмена генетической информацией и т.д.

Исследование выполнено за счет гранта РФФ № 16-14-00081 – в части, касающейся грибов; гранта РФФИ № 16-04-00351 – в части, касающейся растений; а также темы госзадания №АААА-А17-117102740093-3 – в части, касающейся бактерий.

Литература

1. Бабошин М.А., Головлева Л.А. Деградация полициклических ароматических углеводов (ПАУ) аэробными бактериями и ее кинетические аспекты. *Микробиология*. 2012. Т. 81(6). С. 695–706.
2. Головлева Л.А., Коломыцева М.П., Бабошин М.А., Понаморева О.Н. Роль микроорганизмов в трансформации устойчивых органических поллютантов: Учебное пособие. *Тула: Изд-во ТулГУ*, 2008. 100 с.
3. Гордзениани М.Ш., Хатисашвили Г.А., Курашвили М.В. Распределение НАДФ-цитохром Р450-редуктазы в растительной клетке. *Сообщ. АН ГССР*. 1991. Т.143. С. 321-324.
4. Дубровская Е., Позднякова Н., Голубев С., Гринев В., Турковская О. Пероксидазы из корней люцерны: каталитические свойства и участие в деградации полициклических ароматических углеводов. *Физиология растений*. 2017. Т. 64(2). С. 116–126.
5. Дубровская Е.В., Позднякова Н.Н., Гринев В.С., Муратова А.Ю., Голубев С.Н., Бондаренкова А.Д., Турковская О.В. Доминирующая форма катионной пероксидазы из корней сорго веничного. *Физиология растений*. 2016. Т. 63(3). С. 359–371.
6. Дурмишидзе С., Угрехелидзе Д., Джикия А.Н. Физиология и биохимия культурных растений. *Физиология растений*. 1974. Т. 6. С. 217-221.
7. Измалкова Т.Ю. Разнообразие генетических систем катаболизма нафталина штаммов флуоресцирующих псевдомонад. *Дис. ... канд. биол. наук. Пуццано*. 2004. 129 с.
8. Квеситадзе Г.И., Хатисашвили Г.А., Садунишвили Т.А., Евстигнеева З.Г. Метаболизм антропогенных токсикантов в высших растениях. *М.: Наука*, 2005. 199 с.
9. Никитина О.В. Внеклеточные оксидоредуктазы лигнинолитического комплекса базидиального гриба *Trametes pubescens* (Schumach.) Pilat. *Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Москва*. 2006. 24 с.
10. Позднякова Н.Н., Чернышова М.П., Гринёв В.С., Ландесман Е.О., Королёва О.В., Турковская О.В. Деградация флуорена и флуорантена базидиомицетом *Pleurotus ostreatus*. *Прикл. биохим. микробиол.* 2016. Т. 52(6). С. 590-598.
11. Позднякова Н.Н., Чернышова М.П., Гринёв В.С., Ландесман Е.О., Королёва О.В., Турковская О.В. Деградация флуорена и флуорантена базидиомицетом *Pleurotus ostreatus*. *Прикл. биохим. микробиол.* 2016. Т. 52(6). С. 590-598.
12. Позднякова Н.Н., Чернышова М.П., Гринёв В.С., Ландесман Е.О., Королёва О.В., Турковская О.В. Деградация флуорена и флуорантена базидиомицетом *Pleurotus ostreatus*. *Прикл. биохим. микробиол.* 2016. Т. 52(6). С. 590-598.
13. Позднякова Н.Н., Чернышова М.П., Гринёв В.С., Ландесман Е.О., Королёва О.В., Турковская О.В. Деградация флуорена и флуорантена базидиомицетом *Pleurotus ostreatus*. *Прикл. биохим. микробиол.* 2016. Т. 52(6). С. 590-598.
14. Ровинский Ф.Я., Теплицкая Т.А., Алексеева Т.А. Фоновый мониторинг полициклических ароматических углеводов. *Л.: Гидрометеоиздат*, 1988. 224 с.
15. Часов А.В., Алексеева В.Я., Колесников О.П., Минибаева Ф.В. Активация экстраклеточной пероксидазы корней пшеницы при действии ксенобитиков. *Прикл. биохим. микробиол.* 2010. Т. 46. С. 472–478.
16. Atlas R.M., Bartha R. Microbial ecology: fundamentals and applications. – Don Mills (ON): Benjamin/Cummings Publishing Company Inc. 1998. 433 p.
17. Bezalel L., Hadar Y., Fu P.P., Freeman J.P., Cerniglia C.E. Initial oxidation products in the metabolism of pyrene, anthracene, fluorene, and dibenzothiophene by the white rot fungus *Pleurotus ostreatus*. *Appl. Environ. Microbiol.* 1996. V.62. P. 2554–2559.
18. Cerniglia C.E., Sutherland J.B. Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by fungi. In Handbook of Hydrocarbon and Lipid Microbiology. Eds K.N. Timmis, T.J. McGenity, J.R. van der Meer, and V.de Lorenzo. Berlin: Springer. 2010. P. 2080–2110.
19. Criquet S., Joner E., Leglize P., Leyval C. Anthracene and mycorrhiza affect the activity of oxidoreductases in the roots and the rhizosphere of lucerne (*Medicago sativa* L.). *Biotechnol. Lett.* 2000. V. 22. P. 1733–1737.
20. Dubrovskaya E., Pozdnyakova N., Golubev S., Muratova A., Grinev V., Bondarenkova A., Turkovskaya O. Peroxidases from root exudates of *Medicago sativa* and *Sorghum bicolor*: catalytic properties and involvement in PAH degradation. *Chemosphere*. 2017. V. 169. P. 224–232. doi: 10.1016/j.chemosphere.2016.11.027
21. Durairaj P., Hur J.-S., Yun H. Versatile biocatalysis of fungal cytochrome P450 monooxygenases. *Microb. Cell. Fact.* 2016. V. 15(125). P. 2-16. DOI 10.1186/s12934-016-0523-6
22. El Amrani A., Dumas A.-S., Wick L.Y., Yergeau E., Berthomé R. “Omics” insights into PAH degradation toward Improved green remediation biotechnologies. *Environ. Sci. Technol.* 2015. V. 49(19). P. 11281–11291.
23. Ghosal D., Ghosh S., Dutta T.K., Ahn Y. Current state of knowledge in microbial degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs): A Review. *Front. Microbiol.* 2016. 7:1369. doi: 10.3389/fmicb.2016.01369
24. Grąz M., Jarosz-Wilkolazka A., Janusz G., Mazur A., Wielbo J., Koper P., Żebracki K., Kubik-Komarc A. Transcriptome-based analysis of the saprophytic fungus *Abortiporus biennis* – response to oxalic acid. *Microbiol. Research*. 2017. V. 199. P. 79-88. doi.org/10.1016/j.micres.2017.03.002
25. Günther T., Sack U., Hofrichter M., Lätz M. Oxidation of PAH and PAH-derivatives by fungal and plant oxidoreductases. *J. Basic Microbiol.* 1998. V. 38(2). P. 113-122.

26. Jambon I., Thijs S., Weyens N., Vangronsveld J. Harnessing plant-bacteria-fungi interactions to improve plant growth and degradation of organic pollutants. *J. Plant Interact.* 2018. V. 13(1). P. 119-130. DOI: 10.1080/17429145.2018.1441450
27. Karich A., Ullrich R., Scheibner K., Hofrichter M. Fungal unspecific peroxygenases oxidize the majority of organic EPA priority pollutants. *Front. Microbiol.* 2017. V.8:1463. doi: 10.3389/fmicb.2017.014631
28. Kraus J.J., Munir I.Z., McEldoon J.P., Clark D.S., Dordick J.S. Oxidation of polycyclic aromatic hydrocarbons catalyzed by soybean peroxidase // *Appl. Biochem. Biotechnol.* 1999. V. 80. P. 221–230
29. Li X., Lin X., Zhang J., Wu Y., Yin R., Feng Y., Wang Y.. Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by crude extracts from spent mushroom substrate and its possible mechanisms. *Curr. Microbiol.* 2010. V. 60(5). P. 336-42. doi: 10.1007/s00284-009-9546-0
30. Meckenstock R.U., Safinowski M., Griebler C. Anaerobic degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons. *FEMS Microbiol Ecol.* 2004. V. 49(1). P. 27-36. doi: 10.1016/j.femsec.2004.02.019
31. Muratova A., Dubrovskaya E., Golubev S., Grinev V., Chernyshova M., Turkovskaya O. The coupling of the plant and microbial catabolisms of phenanthrene in the rhizosphere of *Medicago sativa*. *J. Plant Physiol.* 2015. V. 188. P. 1–8. doi: 10.1016/j.jplph.2015.07.014.
32. Muratova A., Pozdnyakova N., Makarov O., Baboshin M., Baskunov B., Myasoedova N., Golovleva L., Turkovskaya O. Degradation of phenanthrene by the rhizobacterium *Ensifer meliloti*. *Biodegradation.* 2014. V. 25(6). P. 787-795. doi: 10.1007/s10532-014-9699-9
33. Muratova A.Yu., Golubev S.N., Dubrovskaya E.V., Pozdnyakova N.N., Panchenko L.V., Pleshakova E.V., Chernyshova M.P., Turkovskaya O.V. Remediating abilities of different plant species grown in diesel-fuel-contaminated leached chernozem. *Appl. Soil Ecol.* 2012. V. 56. P. 51-57.
34. Pozdnyakova N.N., Balandina S.A., Dubrovskaya E.V., Golubev C.N., Turkovskaya O.V. Ligninolytic basidiomycetes as promising organisms for the mycoremediation of PAH-contaminated environments. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science.* 2017. 107:012071 doi :10.1088/1755-1315/107/1/012071
35. Pozdnyakova N.N., Nikiforova S.V., Turkovskaya O.V. Influence of PAHs on ligninolytic enzymes of the fungus *Pleurotus ostreatus* D1. *Cent. Eur. J. Biol.* 2010. V. 5(1). P. 83-94.
36. Pozdnyakova N.N., Rodakiewicz-Nowak J., Turkovskaya O.V., Haber J. Oxidative degradation of polyaromatic hydrocarbons catalysed by blue laccase from *Pleurotus ostreatus* D1 in the presence of synthetic mediators. *J. Enzyme Microb. Technol.* 2006. V. 39(6). P.1242-1249
37. Seo J.S., Keum Y.S. Li Q.X. Bacterial degradation of aromatic compounds. *Int. J. Environ. Res. Public Health.* 2009. V.6. P.278-309. doi:10.3390/ijerph6010278
38. Tortella G.R., Diez M.C., Duran N. Fungal diversity and use in decomposition of environmental pollutants. *Crit. Rev. Microbiol.* 2005. V. 31. P. 197–212. doi: 10.1080/10408410500304066
39. Wu Y-R., Luo Z-H., Vrijmoed L.L.P. Biodegradation of anthracene and benz[a]anthracene by two *Fusarium solani* strains isolated from mangrove sediments. *Bioresource Technology.* 2010. V. 101. P. 9666–9672.

References

1. Atlas R.M., Bartha R. Microbial ecology: fundamentals and applications. – Don Mills (ON): Benjamin/Cummings Publishing Company Inc. 1998. 433 p.
2. Bezalel L., Hadar Y., Fu P.P., Freeman J.P., Cerniglia C.E. Initial oxidation products in the metabolism of pyrene, anthracene, fluorene, and dibenzothiophene by the white rot fungus *Pleurotus ostreatus*. *Appl. Environ. Microbiol.* 1996. V.62. P. 2554–2559.
3. Baboshin M.A., Golovleva L.A. Aerobic bacterial degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and its kinetic aspects. *Microbiologiya.* 2012. V. 81(6). P. 639-650. (In Russian).
4. Cerniglia C.E., Sutherland J.B. Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by fungi. In Handbook of Hydrocarbon and Lipid Microbiology. Eds K.N. Timmis, T.J. McGenity, J.R. van der Meer, and V.de Lorenzo. Berlin: Springer. 2010. P. 2080–2110.
5. Chasov A.V., Alekseeva V.Ya., Kolesnikov O.P., Minibayeva F.V. Activation of extracellular peroxidase of wheat roots under the Action of xenobiotics. *Appl. Biochem. Microbiol.* 2010. V. 46(4). P. 431-437. (In Russian).
6. Criquet S., Joner E., Leglize P., Leyval C. Anthracene and mycorrhiza affect the activity of oxidoreductases in the roots and the rhizosphere of lucerne (*Medicago sativa* L.). *Biotechnol. Lett.* 2000. V. 22. P. 1733–1737.
7. Dubrovskaya E., Pozdnyakova N., Golubev S., Muratova A., Grinev V., Bondarenkova A., Turkovskaya O. Peroxidases from root exudates of *Medicago sativa* and *Sorghum bicolor*: catalytic properties and involvement in PAH degradation. *Chemosphere.* 2017. V. 169. P. 224–232. doi: 10.1016/j.chemosphere.2016.11.027
8. Dubrovskaya E., Pozdnyakova N., Golubev S., Grinev V., Turkovskaya O. Peroxidases from alfalfa roots: catalytic properties and participation in degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons. *Rus. J. Plant Physiol.* 2017. V. 64(2). C. 174–183. doi: 10.1134/S1021443717010058 (In Russian).
9. Dubrovskaya E.V., Pozdnyakova N.N., Grinev V.S., Muratova A.Yu., Golubev S.N., Bondarenkova A.D., and Turkovskaya O.V. Dominant form of cationic peroxidase from sorghum roots. *Rus. J. Plant Physiol.* 2016. V. 63(3). P. 338–348. doi: 10.1134/S1021443716030055 (In Russian).
10. Durairaj P., Hur J.-S., Yun H. Versatile biocatalysis of fungal cytochrome P450 monooxygenases. *Microb. Cell. Fact.* 2016. V. 15(125). P. 2-16. DOI 10.1186/s12934-016-0523-6

11. Durmishidze S., Ugrehelidze D., Dzhikija A.N. Fiziologija i biohimija kul'turnyh rastenij. *Rus. J. Plant. Physiol.* 1974. V. 6. S. 217-221. [Physiology and biochemistry of cultivated plants] (In Russian).
12. El Amrani A., Dumas A-S., Wick L.Y., Yergeau E., Berthomé R. "Omics" insights into PAH degradation toward Improved green remediation biotechnologies. *Environ. Sci. Technol.* 2015. V. 49(19). P. 11281-11291.
13. Ghosal D., Ghosh S., Dutta T.K., Ahn Y. Current state of knowledge in microbial degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs): A Review. *Front. Microbiol.* 2016. 7:1369. doi: 10.3389/fmicb.2016.01369
14. Golovleva L.A., Kolomytseva M., Baboshin M.A., Ponomareva O.N. Rol' mikroorganizmov v transformacii ustojchivyh organicheskikh polljutantov: Uchebnoe posobie. – Tula: Izd-vo TulGU, 2008. 100 s. [The role of microorganisms in the transformation of persistent organic pollutants: A Tutorial] (In Russian).
15. Gordeziani M.Sh., Hatisashvili G.A., Kurashvili M.V. Raspredelenie NADF-citohrom R450-reduktazy v rastitel'noj kletke. *Soobshh. AN GSSR.* 1991. T. 143. S. 321-324. [Distribution of NADP-cytochrome P450-reductase in a plant cell] (In Russian).
16. Graż M., Jarosz-Wilkolazka A., Janusz G., Mazur A., Wielbo J., Koper P., Żebracki K., Kubik-Komarc A. Transcriptome-based analysis of the saprophytic fungus *Abortiporus biennis* – response to oxalic acid. *Microbiol. Research.* 2017. V. 199. P. 79-88. doi.org/10.1016/j.micres.2017.03.002
17. Günther T., Sack U., Hofrichter M., Lätz M. Oxidation of PAH and PAH-derivatives by fungal and plant oxidoreductases. *J. Basic Microbiol.* 1998. V. 38(2). P. 113-122.
18. Izmalkova T.Ju. Raznoobrazie geneticheskikh sistem katabolizma naftalina shtammov fluorescirujushhih psevdomonad. *Dis. ... kand. biol. nauk. Pushhino.* 2004. 129 s. [Diversity of genetic systems of naphthalene catabolism in fluorescent pseudomonad strains] (In Russian).
19. Jambon I., Thijs S., Weyens N., Vangronsveld J. Harnessing plant-bacteria-fungi interactions to improve plant growth and degradation of organic pollutants. *J. Plant Interact.* 2018. V. 13(1). P. 119-130. DOI: 10.1080/17429145.2018.1441450
20. Kvesitadze G.I., Hatisashvili G.A., Sadunishvili T.A., Evstigneeva Z.G. Metabolizm antropogennyh toksikantov v vysshih rastenijah. *M.: Nauka*, 2005. 199 s. [Metabolism of anthropogenic toxicants in higher plants] (In Russian).
21. Karich A., Ullrich R., Scheibner K., Hofrichter M. Fungal unspecific peroxygenases oxidize the majority of organic EPA priority pollutants. *Front. Microbiol.* 2017. V.8:1463. doi: 10.3389/fmicb.2017.014631
22. Kraus J.J., Munir I.Z., McEldoon J.P., Clark D.S., Dordick J.S. Oxidation of polycyclic aromatic hydrocarbons catalyzed by soybean peroxidase // *Appl. Biochem. Biotechnol.* 1999. V. 80. P. 221-230
23. Li X., Lin X., Zhang J., Wu Y., Yin R., Feng Y., Wang Y.. Degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by crude extracts from spent mushroom substrate and its possible mechanisms. *Curr. Microbiol.* 2010. V. 60(5). P. 336-42. doi: 10.1007/s00284-009-9546-0
24. Meckenstock R.U., Safinowski M., Griebler C. Anaerobic degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons. *FEMS Microbiol Ecol.* 2004. V. 49(1). P. 27-36. doi: 10.1016/j.femsec.2004.02.019
25. Muratova A., Dubrovskaya E., Golubev S., Grinev V., Chernyshova M., Turkovskaya O. The coupling of the plant and microbial catabolisms of phenanthrene in the rhizosphere of *Medicago sativa*. *J. Plant Physiol.* 2015. V. 188. P. 1-8. doi: 10.1016/j.jplph.2015.07.014.
26. Muratova A., Pozdnyakova N., Makarov O., Baboshin M., Baskunov B, Myasoedova N., Golovleva L., Turkovskaya O. Degradation of phenanthrene by the rhizobacterium *Ensifer meliloti*. *Biodegradation.* 2014. V. 25(6). P. 787-795. doi: 10.1007/s10532-014-9699-9
27. Muratova A.Yu., Golubev S.N., Dubrovskaya E.V., Pozdnyakova N.N., Panchenko L.V., Pleshakova E.V., Chernyshova M.P., Turkovskaya O.V. Remediating abilities of different plant species grown in diesel-fuel-contaminated leached chernozem. *Appl. Soil Ecol.* 2012. V. 56. P. 51-57.
28. Nikitina O.V. Vnekletochnye oksidoreduktazy ligninoliticheskogo kompleksa bazidial'nogo griba *Trametes pubescens* (Schumach.) Pilat. *Avtoref. ... dis. kand. biol. nauk. Moskva.* 2006. 24 s. [Extracellular oxidoreductases of the ligninolytic complex of the basidiomycete *Trametes pubescens* (Schumach.) Pilat] (In Russian).
29. Pozdnyakova N.N., Balandina S.A., Dubrovskaya E.V., Golubev C.N., Turkovskaya O.V. Ligninolytic basidiomycetes as promising organisms for the mycoremediation of PAH-contaminated environments. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science.* 2017. 107:012071 doi :10.1088/1755-1315/107/1/012071
30. Pozdnyakova N.N., Chernyshova M.P., Grinev V.S., Landesman E.O., Koroleva O.V., Turkovskaya O.V. Degradation of Fluorene and Fluoranthene by the Basidiomycete *Pleurotus ostreatus*. *Rus. Appl. Biochem. Microbiol.* 2016. V. 52(6). P. 621-628. DOI: 10.1134/S0003683816060132 (In Russian).
31. Pozdnyakova N.N., Chernyshova M.P., Grinev V.S., Landesman E.O., Koroleva O.V., Turkovskaya O.V. Degradation of fluorene and fluoranthene by the basidiomycete *Pleurotus ostreatus*. *Rus. Appl. Biochem. Microbiol.* 2016. V. 52(6). P. 621-628. DOI: 10.1134/S0003683816060132 (In Russian).
32. Pozdnyakova N.N., Nikiforova S.V., Turkovskaya O.V. Influence of PAHs on ligninolytic enzymes of the fungus *Pleurotus ostreatus* D1. *Cent. Eur. J. Biol.* 2010. V. 5(1). P. 83-94.
33. Pozdnyakova N.N., Rodakiewicz-Nowak J., Turkovskaya O.V., Haber J. Oxidative degradation of polyaromatic hydrocarbons catalysed by blue laccase from *Pleurotus ostreatus* D1 in the presence of synthetic mediators. *J. Enzyme Microb. Technol.* 2006. V. 39(6). P.1242-1249
34. Rovinskij F.Ja., Teplickaja T.A., Alekseeva T.A. Fonovyy monitoring policiklicheskih aromaticeskikh

- uglevodorodov. L.: *Gidrometioizdat*, 1988. 224 s. [Background monitoring of polycyclic aromatic hydrocarbons] (In Russian).
35. Seo J.S., Keum Y.S. Li Q.X. Bacterial degradation of aromatic compounds. *Int. J. Environ. Res. Public Health*. 2009. V.6. P.278-309. doi:10.3390/ijerph6010278
 36. Tortella G.R., Diez M.C., Duran N. Fungal diversity and use in decomposition of environmental pollutants. *Crit. Rev. Microbiol.* 2005. V. 31. P. 197–212. doi: 10.1080/10408410500304066
 37. Wu Y-R., Luo Z-H., Vrijmoed L.L.P. Biodegradation of anthracene and benz[a]anthracene by two *Fusarium solani* strains isolated from mangrove sediments. *Bioresource Technology*. 2010. V. 101. P. 9666–9672.