

DOI: 10.7868/S3034574X26030036
УДК 577.11 + 579.6

Обзор

БИОДЕСТРУКЦИЯ ПЛАСТМАСС НАСЕКОМЫМИ И РОЛЬ ИХ КИШЕЧНОЙ МИКРОБИОТЫ

А.И. Бастраков^{1,*}, В.А. Жуйков², Н.А. Ушакова¹

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация

²Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные
основы биотехнологии» РАН, Москва, Российская Федерация

*E-mail: aibastrakov@gmail.com

Аннотация. Для решения проблем, связанных с утилизацией пластмасс, разрабатываются различные подходы, направленные на их ускоренную деструкцию. Одним из активно развивающихся направлений является экологически безопасный процесс биоутилизации, основанный на способности некоторых насекомых воздействовать на полимеры в ходе своей жизнедеятельности. С использованием физико-химических методов анализа доказана конверсия пластика в кишечном тракте таких представителей класса насекомых, как жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae), огневки (Lepidoptera, Pyraloidea), мухи-львинки (Diptera, Stratiomyidae). Механизмом, ответственным за химическую деградацию пластика, является деполимеризация и гидролиз пластика за счет ферментативной активности микробиоты пищеварительной системы насекомых. Биоконверсия пластика у насекомых — сложный процесс, зависящий как от симбионтов, так и от условий их кишечной среды. Содержание насекомых — деструкторов пластмасс на диетах с различными типами пластика приводит к изменениям в их микробиоте и обогащению ее генетически кодируемыми ферментами, участвующими в расщеплении таких полимеров. Рассмотрены возможные механизмы разложения пластика насекомыми, включая поэтапное разрушение с использованием грызущих органов ротового аппарата, попадание микрочастиц в желудочно-кишечный тракт, деполимеризацию путем окисления и гидролиза симбиотическими бактериями при участии организма-хозяина. Выделение бактерий, разлагающих пластик, характеристика ферментов, участвующих в процессах его разложения, и моделирование естественных условий жизнедеятельности симбионтов являются перспективными подходами к использованию микробиоты насекомых для утилизации таких трудноразлагаемых отходов.

Ключевые слова: пластик, биоутилизация, насекомые, пищеварение, микробиота

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 25-24-00273.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Ссылка для цитирования: Бастраков А.И., Жуйков В.А., Ушакова Н.А. Биодеструкция пластмасс насекомыми и роль их кишечной микробиоты. *Прикладная биохимия и микробиология / Applied biochemistry and microbiology*. 2026. Т. 62. № 3. С. 364–388. <https://doi.org/10.7868/S3034574X26030036>

BIODEGRADATION OF PLASTICS BY INSECTS AND THE ROLE OF THEIR INTESTINAL MICROBIOTA

A.I. Bastrakov^{1,*}, V.A. Zhuikov², N.A. Ushakova¹

¹*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russian Federation*

²*Research Center of Biotechnology RAS, Moscow, Russian Federation*

**E-mail: aibastrakov@gmail.com*

Abstract. To solve the problems associated with the disposal of plastics, various approaches are being developed aimed at their accelerated destruction. One of the actively developing areas is environmentally friendly bio-utilization using insects. Using physicochemical methods of analysis, the conversion of plastics in the intestinal tract of insect class has been proven. These include darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae), fire moths (Lepidoptera, Pyraloidea), and soldier flies (Diptera, Stratiomyidae). The mechanism responsible for the chemical degradation of plastics is considered to be the depolymerization and hydrolysis of plastics due to the enzymatic activity of the microbiota of the insect digestive system. Plastic bioconversion in insects is a complex process that depends on both the symbionts and the host's intestinal environment. Feeding plastic-degrading insects diets containing different types of plastics results in changes in their microbiota and enrichment in genetically encoded enzymes involved in the breakdown of such polymers. Possible mechanisms of plastic decomposition by insects are considered, including step-by-step physical destruction using the organs of the oral apparatus, the entry of microparticles into the intestinal tract, depolymerization by oxidation and hydrolysis by symbiotic bacteria with the participation of the host organism. Isolation of bacteria that decompose plastic, characterization of enzymes involved in its decomposition processes, and modeling the natural living conditions of symbionts are promising approaches for using insect microbiota to dispose of such hard-to-decompose waste.

Keywords: plastic, biorecycling, insects, digestion, microbiota

Funding. This work was supported by the Russian Science Foundation (project no. 25-24-00273).

Conflict of interests. The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

Ethics declarations. This work does not contain any human and animal studies.

For Citation: Bastrakov A.I., Zhuikov V.A., Ushakova N.A. Biodegradation of plastics by insects and the role of their intestinal microbiota. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya / Applied biochemistry and microbiology*. 2026;62(3): 364–388. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034574X26030036>

ВВЕДЕНИЕ

Материалы и изделия из пластика играют значимую роль в современной экономике и повседневной жизни. Высокий рост производства и потребления пластмасс приводит к значительному повышению количества отходов с чрезвычайно длительным сроком деградации, что представляет проблему глобального масштаба. По данным ООН, среднестатистический потребитель в высокоразвитых странах ежегодно производит около 100 кг пластиковых отходов. Основным источником пластиковых отходов — упаковочная промышленность. При этом к наиболее часто используемым типам пластмасс относится полистирол (ПС), который применяется для упаковки электронных товаров, предметов домашнего обихода, продуктов питания, химикатов и мебели [18, 26, 73]. По экспертным оценкам 30 % отходов на свалках образуются из ПС, а 80 % загрязнения океана происходит с суши, где отходы ПС являются основным источником загрязнения [21].

В настоящее время пластиковые отходы утилизируются экологически вредными методами, такими как сжигание и захоронение на свалках и полигонах. Для решения проблем, связанных с управлением трудно разлагаемыми пластиками, разрабатываются различные подходы, направленные на их ускоренную утилизацию. Одним из развивающихся направлений является биоутилизация с помощью насекомых. Отмечено, что насекомые и их личинки могут повреждать и проникать в упаковочные материалы из различных видов пластика. Насекомые способны разрушать пластик благодаря грызущему ротовому аппарату и метаболической активности микробиоты кишечника. Способность поедать пластик была подтверждена у жуков из семейства чернотелки (Coleoptera: Tenebrionidae) и бабочек из семейства огневки (Lepidoptera: Pyraloidea). Наиболее изученными представителями насекомых-деструкторов пластика являются: большая восковая моль (*Galleria mellonella*), большой мучной хрущак (*Tenebrio molitor*), зофобас (*Zophobas atratus*) и некоторые другие. Известно, что микроорганизмы, населяющие кишечник, играют важную роль в пищеварительном процессе, обеспечивая насекомых-хозяев необходимыми питательными веществами. Микробное сообщество может также участвовать в деградации пластика в кишечнике насекомых. Содержание насекомых-деструкторов на диетах с различными типами пластиков приводит к изменениям в их микробиоте и обогащению ее генетически кодируемыми ферментами, участвующими в расщеплении пластмасс.

В настоящем обзоре обобщены сведения о доказанном разрушении пластиков насекомыми с участием их кишечной микробиоты. Представлен обзор основных способов утилизации пластиков,

физико-химических методов их анализа и возможных механизмов биодеструкции.

СПОСОБЫ УТИЛИЗАЦИИ ПЛАСТМАСС

Для утилизации пластиковых отходов используются три основных метода: механический, химический и термический. Однако в последнее время большое внимание уделяется возможности применения биологических методов, главным образом с помощью микроорганизмов, а также некоторых беспозвоночных (насекомых, моллюсков), способных разрушать полимеры (рис.1).

Механическая переработка. Механическая переработка — это измельчение и перевод пластика в новую форму или в гранулы для удобства обращения и хранения. Переработанные гранулы, полученные в результате физической переработки, могут быть использованы для формования и экструзии новых пластиковых изделий [11].

Химическая переработка. Каталитическое разложение, модификация полимерных цепей и использование сверхкритических растворителей. Одним из перспективных направлений является каталитическая деградация с применением основных оксидов металлов [39, 66]. Также предложены методы модификации пластиков в функциональные материалы. Например, сульфирование отходов пенополистирола (ППС) позволяет синтезировать полиэлектролиты с флокуляционными свойствами, сопоставимыми с коммерческими аналогами [6].

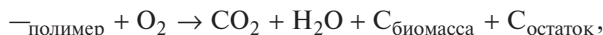
Термическая переработка. Наиболее распространенные методы утилизации отходов из пластмасс — это захоронение и сжигание. Сжигание — процесс термического разложения отходов в мусоросжигательной печи при высоких температурах с образованием газовой фазы, золы и шлака. При этом происходит редукция до 90 % отходов от их начальной массы и выделяется большое количество газов, которые улетучиваются в атмосферу и оказывают вредное воздействие на здоровье населения, биоразнообразие и экосистемы [17].

Захоронение. Метод утилизации отходов путем их захоронения, размещения на специально оборудованных полигонах или в подземных хранилищах в настоящее время наиболее распространенный метод управления отходами. Его особенностью является простота реализации и низкая стоимость, однако при этом необходимы обширные площади для захоронения и, кроме того, существуют значительные риски загрязнения грунтовых вод и воздуха. Также при захоронении из полистирола может выделяться стирол, который в случае проникновения в грунтовые воды будет дополнительно загрязнять их [5].

Биологическое разложение. В связи с проблемой охраны окружающей среды и применением по-

лимеров в условиях, при которых они находятся в прямом контакте с живыми организмами, активно изучается возможность биологической деструкции. Считается, что большинство полимеров на основе нефтепродуктов, таких как полистирол, полиэтилен, полипропилен, поливинилхлорид, полиэтилентерефталат, не поддаются биологическому разложению. Однако для преодоления этой проблемы предпринимаются некоторые шаги. Перспективным является разложение пластмасс с использованием микроорганизмов или ключевых ферментов [1, 2, 43]. В настоящее время обнаружено, что многие штаммы бактерий и грибов могут разрушать микропластик (МП) как в лабораторных условиях, так и в природных средах [54], что определяет активный поиск микроорганизмов-деструкторов пластика в различных местах их обитания.

В аэробной среде биодegradация полимеров в общем виде может быть описана уравнением [43, 55]:



где $\text{C}_{\text{полимер}}$ является углеродом в полимере и представляет собой основу его элементного состава, $\text{C}_{\text{биомасса}}$ — это фракция углерода, которая усваивается микроорганизмами, а $\text{C}_{\text{остаток}}$ — это фракция углерода, которая остается в остаточных полимерах и мономерах в случае неполной биодegradации.

Разложение пластика может происходить поэтапно: заселение микроорганизмами и его био-

повреждение, ферментативная деполимеризация: превращение полимера в его мономер или смесь мономеров и последующая ассимиляция и минерализация.

Помимо микробного разложения пластиков обнаружена способность некоторых животных участвовать в деструкции полимеров. В работе [55] сообщалось о возможном использовании дождевых червей (*Lumbricidae*) для ускорения распада биоразлагаемых пластиков. Показано, что в ходе своей двигательной активности *Lumbricus terrestris* способен переносить частицы полиэтилена высокого давления (ПЭВД) в составе почвенной смеси, содержащей микропластик, прикрепленным к поверхности тела или путем проглатывания фрагментов ПЭВД. Вследствие переваривания поступивших в организм органических веществ с микропластиком, последний концентрируется в копролитах. Таким образом, червь способен отбирать, переносить и концентрировать частицы пластика определенного размера: в его копролитах частицы микропластика размером менее 50 мкм составляли 90 % [24]. Доказано также участие бактерий типов *Actinobacteria* и *Firmicutes* в разложении микрочастиц полиэтилена низкого давления (ПВД-МП) [25]. Летучие соединения — октадекан, эйкозан, докозан и трикозан были обнаружены при воздействии бактерий на ПВД-МП, что указывает на то, что эти длинноцепочечные алканы являются побочными продуктами бактериального распада полимера.

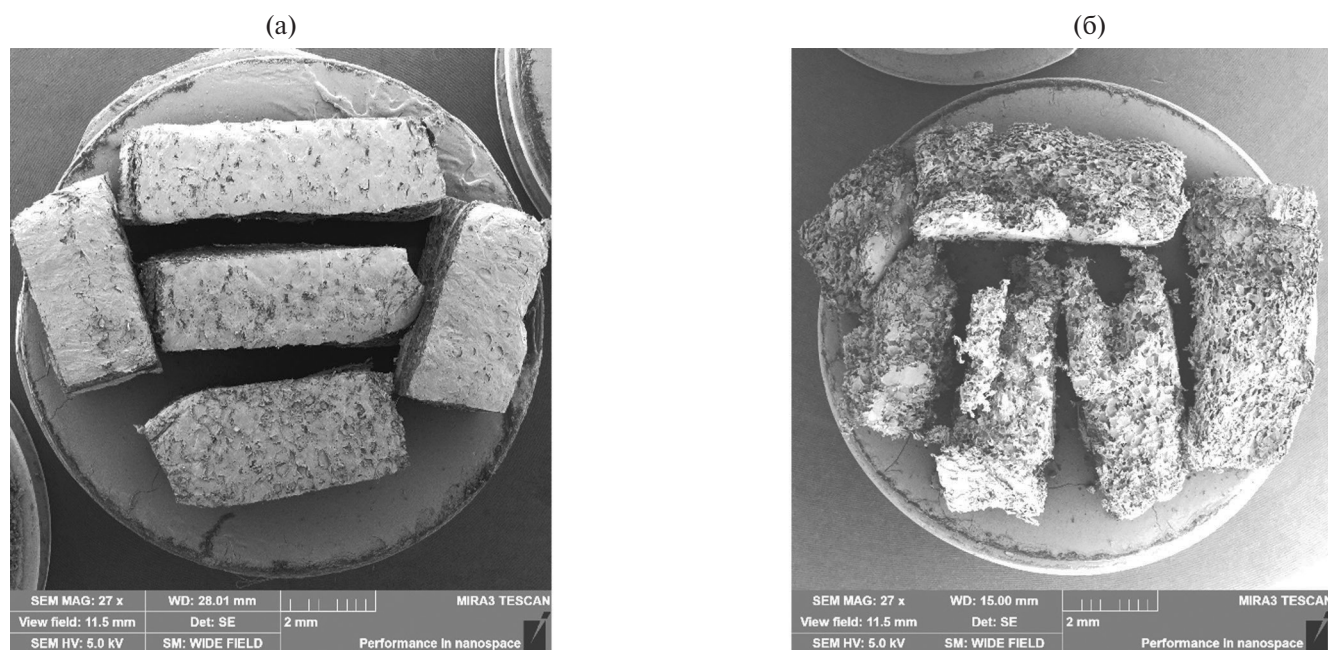


Рис. 1. Биодеструкция полистирола личинками *U. dermestoides* за 7 дней (фото авторов)

Fig. 1. Biodegradation of polystyrene by *U. dermestoides* larvae over 7 days (photos by the authors)

Более 7800 нор на 1 м² были созданы мокрицами *Sphaeroma quoianum* в течение 15 месяцев в блоке вспененного полистирола размером 10x10x8 см, экспериментально размещенном в прибрежной зоне [15]. Также была показана положительная связь количества произведенных фрагментов ПС с глубиной нор мокриц.

Наземные моллюски *Achatina fulica* обладают способностью деполимеризовать и расщеплять полистирол и превращать его в микропластик. Средняя скорость потребления ПС составила $18,5 \pm 2,9$ мг на улитку в ходе 28-дневного эксперимента. Баланс массы и биохимические анали-

зы показали ограниченную степень деполимеризации и окисление полимеров ПС, что, однако, подтверждает наличие биодegradации. Выявлены также значительные изменения в микробиоме кишечника улиток после приема ПС, проявившиеся в увеличении числа представителей семейств Enterobacteriaceae, Sphingobacteriaceae и Aeromonadaceae. Высказано предположение, что кишечные микроорганизмы *A. fulica* связаны с биодegradацией ПС. Эти данные свидетельствуют о том, что полистирол может подвергаться биологическому разложению в почвенной среде, обогащенной продуктами жизнедеятельности улиток [62].

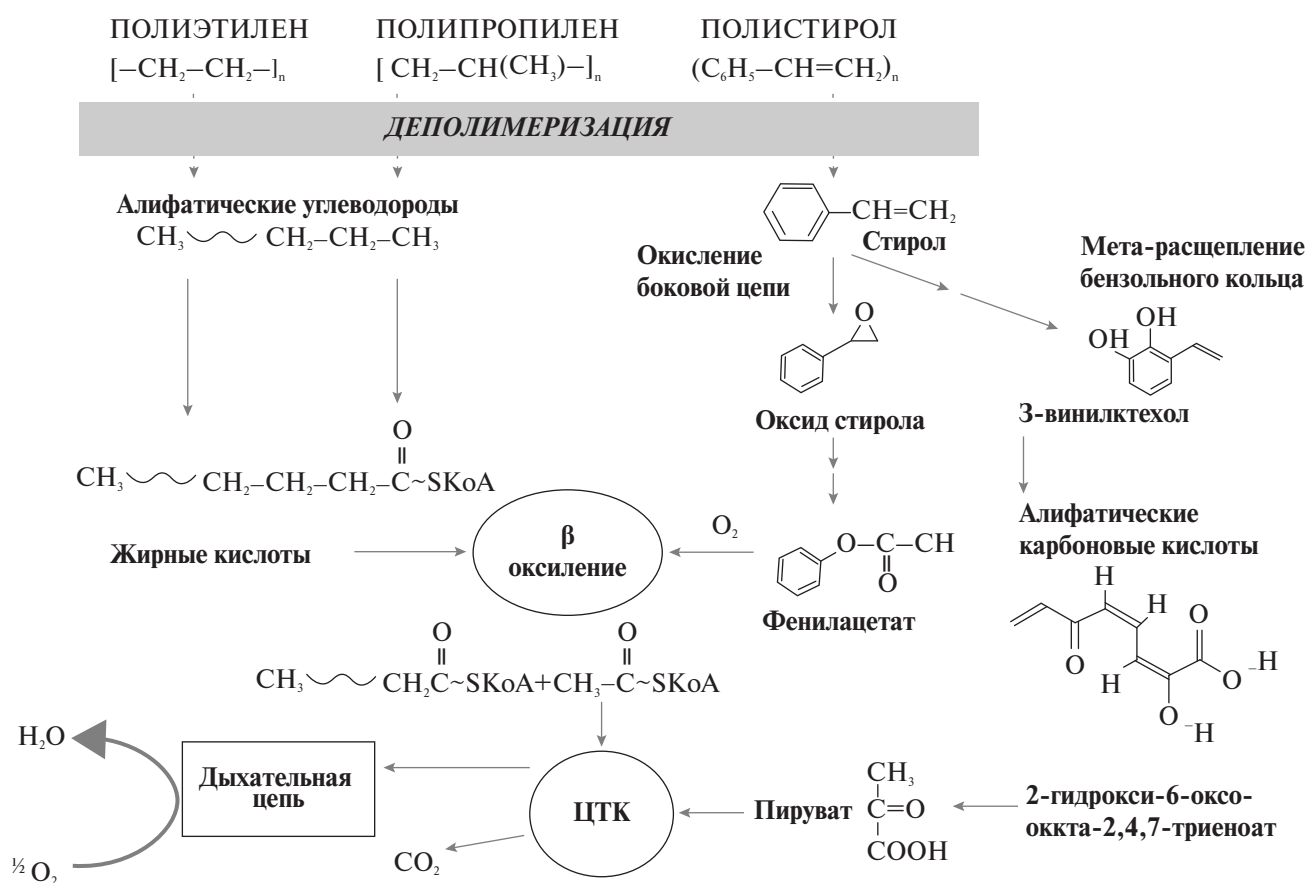


Рис. 2. Метаболические превращения ПС, ПЭ и ПП

Fig. 2. Metabolic transformations of PS, PE, and PP

Кроме того, в последнее время все больше внимания исследователей уделяется насекомым, которые способны быстро разлагать различные пластики в процессе своей пищевой деятельности. Микробиологическая дegradация основных видов пластмасс в природной среде протекает медленно, темпы дegradации составляют многие месяцы или годы. В отличие от этого

в кишечнике некоторых насекомых возможна ускоренная биодеструкция таких видов пластмасс, как ПС, полиэтилен (ПЭ), полипропилен (ПП), полихлорвинил (ПВХ), полиуретан (ПУ), полиэтилентерефталат (ПЭТ). Предполагается, что темпы и эффективность биодegradации пластиков у насекомых зависят от микробиоты кишечника и синергетических биореакций в

пищеварительной системе животных [80]. Возможные метаболические превращения полимеров на примере ПС, ПЭ и ПП представлены на рис. 2. (использована модифицированная авторами схема [80]). Объединяющим процесс биодеградаций этих веществ является фрагментация полимера секретруемыми ферментами, модификация химических связей, возможность β-окисления и трансформации промежуточных продуктов преобразования пластиков в цикле трикарбоновых кислот. Вопрос касается механизма деполимеризации полимеров. Процесс условно назван пиролизом, хотя разложение органических соединений под действием повышенной температуры не может происходить с участием ферментов. Продукты пиролиза соответствуют выявляемым метаболитам биохимических реакций, поэтому в данном случае термин обозначает расщепление высокомолекулярных соединений на меньшие фрагменты.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОЦЕССА БИОРАЗРУШЕНИЯ ПЛАСТМАСС

Оценка потери массы, химических и физических изменений, идентификация продуктов биодеградаций — наиболее распространенные аналитические подходы, используемые для характеристики биоразложения пластмасс. Одним из методов изучения деструкции пластиков является гравиметрический метод, основанный на определении изменения массы в процессе (или после) разложения. Изменение массы пластика рассчитывается по формуле:

$$R(\%) = \frac{m_0 - m_1}{m_0} \times 100, \quad (1)$$

обычно это дается, как m_0 и m_1 в нижнем индексе;

где m_0 — масса полимера до разложения, m_1 — масса полимера после. В случае применения формулы к биоконверсии с участием насекомых m_0 — масса полимера, съеденного насекомыми, m_1 — масса полимера, вышедшего с экскрементами [76].

Применяется также показатель времени полураспада ($t_{1/2}$) пластика, что соответствует потере половины массы в процессе разложения. Используя данные о потере массы, вычисляют константу скорости редукции пластика K :

$$K = -\frac{1}{t} \times \left(\ln \frac{m_0}{m_1} \right); \quad (2)$$

где t — время разложения, а применительно к биоразложению насекомыми — это период нахождения в пищеварительном тракте насекомого. Остальные обозначения, как в формуле (1) [86].

Важнейшим параметром, характеризующим свойства полимеров, является молекулярная мас-

са полимера (ММ). Уменьшение ММ означает снижение прочности, вязкости, хрупкости и химической стойкости полимера и увеличение растворимости. Наиболее распространенные методы анализа изменения молекулярной массы — методы вискозиметрии и гель-проникающей хроматографии (ГПХ).

Метод вискозиметрии позволяет определить характеристическую вязкость и с помощью уравнения Марка-Хаувинка-Куна рассчитать средневязкостную молекулярную массу полимера [86].

Результаты ГПХ включают в себя средневесовую молекулярную массу (M_w), среднечисловую молекулярную массу (M_n) и среднеразмерную молекулярную массу (M_z). Также ГПХ позволяет определить индекс полидисперсности (PDI), который характеризует длину полимерных цепей. Биодегградация приводит к увеличению или уменьшению PDI, что зависит от скорости деполимеризации полимеров с разной молекулярной массой. Увеличение PDI означает снижение прочности и увеличение растворимости полимера [47].

ИК-спектроскопия (FTIR) широко используется для анализа химических модификаций полимерных структур, а также химических изменений на поверхности полимеров. ИК-спектры показывают изменение функциональных групп в результате биодегградации насекомыми, микробами или под ферментативным воздействием [56].

Пиролитическая газовая хроматография масс-спектрометрия (ГХ-МС) — метод химического анализа, основанный на термическом разложении полимеров, которые затем идентифицируются по молекулярному профилю образующихся продуктов разложения. Пиролиз в сочетании с ГХ-МС в последние годы вызывает все больший интерес, поскольку позволяет проводить как идентификацию, так и количественную оценку микропластиков в окружающей среде [58].

Химические изменения в полимерах, вызванные биодегградацией, могут быть исследованы с помощью протонного ядерного магнитного резонанса (¹H-ЯМР). Метод ЯМР-спектроскопии позволяет анализировать протоны в молекулах вещества, чтобы определить его химическую структуру. Появление нового пика (пиков) в спектре образца после биообработки используется для оценки биодегградации пластика [9].

Теплофизические свойства полимеров определяются методами дифференциальной сканирующей калориметрии (ДСК) и термогравиметрии (ТГА). В процессе дегградации могут изменяться такие свойства полимеров, как степень кристалличности, пик плавления полимеров, смещаться теплофизические характеристики.

Измерение краевого угла смачивания с водой применяется для оценки изменений гидрофоб-

ности полимерных поверхностей. Уменьшение гидрофобности является признаком того, что полимерные материалы подверглись биоразложению микробами и пищеварительными ферментами [60].

Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ) используется для изучения поверхности полимерных материалов до и после биодеградации, а также для визуализации прикрепленных микроорганизмов.

Изотопный анализ включает тесты с изотопными метками и определение стабильных изотопных соотношений. Использование ^{13}C - и ^{14}C -меченых изотопов позволяет оценить минерализацию и биодеградацию пластиков. Образование $^{14}\text{CH}_4$ и $^{14}\text{CO}_2$ (при анаэробных условиях) свидетельствует о минерализации, а промежуточные продукты можно отслеживать по растворимым ^{14}C -содержащим соединениям. Мониторинг соотношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ был успешно применен для тестов на биоразложение в работе [23].

НАСЕКОМЫЕ С ДОКАЗАННОЙ СПОСОБНОСТЬЮ К ДЕСТРУКЦИИ ПЛАСТМАСС

К известным насекомым-деструкторам пластмасс относятся жуки из семейства чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae), бабочки из семейства огневки (Lepidoptera, Pyraloidea), а также некоторые представители двукрылых (Diptera, Stratiomyidae), а также термиты (Blattodea, Isoptera). Отмечено, что наиболее доступным и подверженным биодеградации с помощью насекомых оказался полистирол, хотя считается, что полистирол очень устойчив к биоповреждению [2].

Представители Coleoptera: Tenebrionidae. *Tenebrio molitor* (Linnaeus, 1758): большой хрущак мучной — космополит, в природе встречается в гниющей древесине и питается лигноцеллюлозными материалами [13]. Является синантропным вредителем, связанным с зернохранилищами. Личинок большого хрущака называют «мучные черви», они используются в качестве корма для животных [45]. В настоящее время этот вид наиболее широко исследован на предмет деградации полистирола.

Биодеградация ПС личинками *T. molitor* впервые была описана в работе [81]. Используя гель-проникающую хроматографию, авторы обнаружили, что личинки способны использовать ПС в качестве единственного источника питательных веществ в течение месяца. Конверсия пластика составила $31,0\% \pm 1,7\%$, при этом $47,7\%$ углерода, потребленного ПС, перешло в CO_2 . Mw и Mn ПС были снижены на $20,8\%$ и $20,2\%$ соответственно. В то же время гибридный аналитический метод, сочетающий термогравиметрический анализ и инфракрасную спектроскопию, показал образование окисленных

функциональных групп в остаточном ПС. Тесты с использованием меченого изотопа ^{13}C показали, что он превратился в $^{13}\text{CO}_2$ и присоединился к липидам насекомых, что указывает на минерализацию и ассимиляцию полистирола. Подтверждена биодеградация ПС личинками *T. molitor* разных популяций из 12 географических точек [79]. При деполимеризации ПС происходило снижение как Mw, так и Mn, однако скорость разложения полистирола значительно возрастала при добавлении в рацион обычного источника питания, после чего насекомые могли размножаться и производить второе поколение, способное более эффективно разлагать полистирол [77]. Показано также, что личинки *T. molitor* способны разлагать смесь полистирола и полиэтилена [10]. Биодеградация ПЭ была сопоставима с биодеградацией ПС и был сделан вывод о неспецифическом механизме разложения. Анализ микробиома кишечника с помощью секвенирования нового поколения выявил два ОТУ (операционная таксономическая единица) (*Citrobacter* sp. и *Kosakonia* sp.), связанных как с ПЭ, так и с ПС, а также ОТУ, уникальные для каждого пластика, что показало, что адаптивность микробиома кишечника мучных червей способствует разложению химически разнородных пластмасс. Но диеты, включающие пластик как единственный источник углерода, не способствовали процессу размножения мучных червей и приводили к каннибализму. Личинки хрущака теряли массу и это свидетельствовало о том, что полистирол в чистом виде не является для них достаточным источником энергии. Мучные черви, которых кормили пенополистиролом, имели более высокое содержание белка ($48,66 \pm 0,92\%$) и золы ($4,81 \pm 0,22\%$) при пониженном содержании жира ($24,05 \pm 0,55\%$) и углеводов ($2,95 \pm 0,15\%$) по сравнению с насекомыми на обычном рационе, однако потребление и разложение ППС не повлияло на состояние здоровья насекомых [87].

Tenebrio obscurus (Fabricius, 1792): темный хрущак. Личинки способны к биологическому разложению ПС [50], ПЭ [78]. Снижение молекулярной массы остаточных полимеров ПС после прохождения через кишечник личинки *T. obscurus* составило $26,0\%$ для Mn и $59,2\%$ для Mw. Биодеградация ПЭ *T. obscurus* также была подтверждена сравнением личинок *T. obscurus* с личинками *T. molitor* [78]. В течение 36 дней личинкам скармливали два пенопласта ПЭ-1 и ПЭ-2, со значениями Mn $28,9$ и $27,3$ кДа и значениями Mw $342,0$ и $264,1$ кДа соответственно. При развитии личинок *T. obscurus* показатели Mw PE-1 и PE-2 снизились на $45,4\% \pm 0,4\%$ и $34,8\% \pm 0,3\%$ соответственно. Согласно анализу баланса массы, около 40% потребленного пластика расщепилось с выделением CO_2 .

Zophobas atratus (Fabricius, 1775) — насекомое родом из Центральной и Южной Америки, но в настоящее время вид распространился по всему миру

[28]. Их личинки называют «суперчервями» (длина достигает 5,0–6,0 см). Показано, что личинки *Z. atratus* способны осуществлять деполимеризацию/деградацию ПС [42, 49, 82]. Биоконверсия вспененного ПС личинками *Z. atratus* подтверждена с помощью методов, аналогичных описанным для *T. molitor*. При исследовании биодеградации ПС личинками *Z. atratus* была определена относительная скорость потребления пластика за 35-дневный период, которая составила 49,24 мг ПС/личинка [71]. При этом ПС подвергался процессам биодеградации и окислению. Отмечено [64], что личинки зофобаса, выращенные на диете с ПС, имели минимальный набор веса и более низкие показатели окукливания по сравнению с личинками, выращенными на пшеничных отрубях, однако уровень общей выживаемости составлял более 95 %.

Plesiophthalmus davidis (Fairmaire 1878): вид жуков-чернотелок, обитающий в Восточной Азии, а также в Израиле. В природе личинки и взрослые особи *P. davidis* питаются гнилой древесиной и другими лигноцеллюлозными растительными остатками. Показано, что личинками *P. davidis* за 14 сут было утилизировано $34,27 \pm 4,04$ мг полистирола на личинку в качестве единственного источника углерода [74]. Инфракрасная спектроскопия с преобразованием Фурье показала, что потребленный ППС был подвержен окислению. Снижение средней молекулярной массы остаточного ПС в экскрементах подтвердил анализ с использованием гель-проникающей хроматографии.

Uloma sp.: род жуков-чернотелок, который распространен по всему миру и включает не менее 150 видов [61]. Эти виды часто обитают под корой деревьев или в гниющей древесине. Обнаружено, что личинки жуков, питающихся воском и относящихся к роду *Uloma*, потребляли полистирол [29]. По сравнению с личинками, питавшимися чистым ПС, добавление восковых сот увеличивало потребление ПС почти в два раза до 37,14 мг/день на 100 личинок. Физико-химические изменения остаточного ПС в экскрементах, определенные методами ИК, протонного ядерного магнитного резонанса и термо-гравиметрического анализа, подтвердили биодеградацию ПС.

Uromoides dermestoides (Chevrolat, 1878) — насекомое, известное под различными названиями, такими как китайский жук, арахисовый жук, раковый жук и др. Вид родом из Азии, но распространился по всему миру. Как и другие представители рода *Uromoides*, является вредителем зерна и зерновых продуктов, однако широко применяется в азиатской народной медицине [12]. Показано, что насекомое обладает способностью к биодеградации полистирола, подтвержденной сканирующей электронной микроскопией [7]. В процессе роста и развития личинки *U. dermestoides*

способны относительно быстро разрушать куски ПС, что в зависимости от линейных размеров кусков пластика составило 44–69 % за 5 недель развития личинки от яйца до имаго. Наиболее эффективно масса пластика уменьшалась при снижении размеров ПС до $1,5 \times 1,5$ см. После 4 недель развития личинок наблюдался основной эффект деструкции ПС, что связано с существенным повышением их питательной активности и интенсификацией пищеварения в этот период. В результате деструкции ПС частицы окисленного микропластика в составе экскрементов выводились в окружающую среду.

Alphitobius diaperinus Panzer, 1797 — хрущак бурый, или малый мучной червь. Этот вид является одним из самых распространенных и устойчивых насекомых-вредителей запасов зерна и может образовывать крупные колонии в подстилке на птицефермах, где питается остатками кормов, играя негативную роль в птицеводстве. Как имаго, так и личинки повреждают пенополистирол. В ходе 30-дневного эксперимента по переработке ПС личинками *A. diaperinus* масса пластика снизилась на 20 % (с 20 г до 16 г) [14]. Однако отмечено значительное снижение и массы личинок на рационе с ПС в качестве единственного источника пищи. Но несмотря на это, часть особей перешла в стадию куколки и имаго, что указывало на принципиальную способность насекомого использовать полистирол в процессе пищеварения.

Tribolium castaneum Herbst, 1797 — красный мучной хрущак, является широко распространенным вредителем запасов, особенно продовольственного зерна. Потребление вспененного полистирола жуками *T. castaneum* было описано в работе [20]. Отмечено, что жуки потребляли ПС в течение 20 дней и при этом выживаемость насекомых не отличалась от контроля на рисовых отрубях. Это позволило предположить, что *T. castaneum* может эффективно разлагать ПС и использовать его как единственный источник энергии и углерода. В работе [3] подтверждено потребление ПС личинками *T. castaneum*.

Представители Lepidoptera: Pyralidae. *Plodia interpunctella* Guenee, 1845 — индийская моль, распространенный вредитель зерновых запасов. Личинки этого вида достигают 12 мм и способны повреждать пластик и картон [44]. Личинки воздействуют на полиэтиленовые пленки, по-видимому, из-за присутствия в их кишечнике двух штаммов бактерий, способных разлагать пластик — *Enterobacter asburiae* Y11 и *Bacillus* sp. Y11 [75]. Суспензии культур Y11 и Y11 (10^8 клеток/мл) были способны разрушать $6,1 \pm 0,3$ % и $10,7 \pm 0,2$ % полиэтиленовых пленок (100 мг) соответственно в течение 60-дневного инкубационного периода. Молекулярная масса остаточных полиэтиленовых пленок была снижена, и также было обнаружено выделение 12 водорастворимых дочерних продук-

тов. В течение 28-дневного периода инкубации этих штаммов на полиэтиленовых пленках на них образовались биопленки и гидрофобность полиэтиленовых пленок снизилась. С помощью СЭМ и атомно-силовой микроскопии (АСМ) на поверхности полиэтиленовых пленок были обнаружены явные повреждения, включая ямки и углубления глубиной 0,3–0,4 мкм. Деструкция ПЭ подтверждалась образованием карбонильных групп, что показано с помощью рентгеновской фотоэлектронной спектроскопии (XPS), микроскопии с микроатмосферным преобразованием изображения (micro-ATR/FTIR), а также микроскопии с полным коэффициентом отражения/инфракрасным преобразованием Фурье.

Galleria mellonella Fabricius, 1798 — большая восковая моль, космополит, является вредителем пчел. Их личинки называют большими восковыми червями. Установлено, что *G. mellonella* способна быстро разрушать полистирол [35]. Проведена оценка потенциала *G. mellonella* биодеградации ПС, потеря массы, а также продукты метаболизма полистирола в ходе лабораторного эксперимента. Кроме полистирола личинки восковой моли разрушают и полиэтилен. Авторы работы [51] проверили химический состав ПС и ПЭ, прошедших через кишечный тракт личинок *G. mellonella*. В образцах экскрементов по данным ИК-спектроскопии выявлено появление карбонильных групп и окисленных полиолефиновых промежуточных метаболитов, что доказывает биодеградацию пластиков в кишечнике насекомого.

Представители Lepidoptera: Noctuidae. *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) — кукурузная листовая совка. Гусеницы являются вредителем распространенных сельскохозяйственных растений. В экспериментах [84] получено, что 70 % личинок *S. frugiperda* выжили при питании только пленкой из ПВХ в течение 5 дней, 33 % выжило при употреблении ПВХ в присутствии антибиотиков. Это указывает на то, что личинки могли получать энергию из ПВХ при биодеградации кишечной микробиотой. Фрагменты ПВХ, извлеченные из выделяемых экскрементов, по данным СЭМ-анализа имели значительные повреждения поверхности. Из личинок выделены бактерии, разлагающие ПВХ: *Enterococcus*, *Klebsiella* и др. Биодеструкция ПВХ штаммом *Klebsiella* EMBL-1 в эксперименте составила 19,57 % при снижении показателей Mn и Mw на 12,4 % и 15,0 % соответственно.

Представители Diptera: Stratiomyidae. *Hermetia illucens* Linnaeus, 1758: родинкой насекомого является Центральная и Южная Америка, однако в настоящее время вид распространился в большинстве регионов мира с тропическим и субтропическим климатом и промышленно выращивается для использования в кормах животных [22]. Проведены исследования по влиянию ПВХ микропластиков

на рост, выживание личинок и биоконверсию смешанного субстрата, а также воздействие личинок на структуру полимера и его деградацию [31]. Личинок выращивали на пищевых отходах с добавлением пластика и измеряли параметры роста, выживаемости личинок и биоконверсию. Оставшиеся пластмассы были собраны и проанализированы их полимерные структуры. Показано, что присутствие микропластиков в субстратах не оказало отрицательного влияния на рост и выживаемость личинок *H. illucens* и биоконверсию ими органического субстрата. Однако личинки не смогли существенно изменить структуру пластика.

Де Филиппис с соавт. [16] провели эксперимент по кормлению личинок *H. illucens* гелем агар-агара с добавлением 20 % измельченного полистирола и полиэтилена (размеры частиц пластиков 0,4–1,0 мм). Показатели выживаемости личинок на экспериментальной диете были аналогичны таковым на контрольной диете. С помощью сканирующей электронной микроскопии было показано наличие эрозии поверхности ПС. Анализы ЯМР выявили появление окислительных групп в остаточных микрочастицах ПС. Сделан вывод, что личинки насекомого могут разлагать ПС. Исследование микробиоты кишечника личинок, выращенных на пластмассах, показало, что в результате воздействия пластмасс в метагеномах происходило значительное изменение бактериального состава на уровне видов и штаммов, а также обогащение генами, кодирующими ферменты, которые запускают деградацию полимерных цепей (пероксидазы, оксидазы, алканмонооксигеназы).

Представители Blattodea (Isoptera: Termitidae). *Nasutitermes nigriceps* (Haldeman, 1854) — насекомые, потребляющие целлюлозу. Они могут быть вредителями лесного хозяйства и повреждать древесные конструкции и материалы. Показано воздействие термитов *N. nigriceps* на древесно-полимерные композиты, включающие полиэтилен высокой плотности [32]. Проведенные анализы с помощью инфракрасной Фурье-спектроскопии, дифференциальной сканирующей калориметрии и сканирующей электронной микроскопии выявили, что термиты воздействовали на тестовые образцы, нарушая при этом их поверхностный пластиковый слой для обеспечения доступа к древесине. Микрофотографии продемонстрировали серьезные повреждения, вызванные биотической атакой на поверхность образцов. Термиты удаляли участки полимерной матрицы, разрушая полиэтилен на короткие полимерные сегменты, и одновременно разрушали древесину.

ОСОБЕННОСТИ КИШЕЧНОЙ
 МИКРОБИОТЫ НАСЕКОМЫХ,
 ПИТАЮЩИХСЯ ПЛАСТИКАМИ

Деструкция пластика за счет ферментативной активности микроорганизмов пищеварительной системы насекомых рассматривается большинством исследователей как основной механизм, ответственный за химическую деградацию полимеров в кишечнике. Кишечные микроорганизмы и пищеварительные ферменты играют важную роль в общем физиологическом процессе насекомых, включая возможность разложения пластика [8]. При этом на диетах, содержащих пластик, кишечная микробиота претерпевает существенную модификацию. Способность кишечных микробных сообществ деполимеризовать пластики снижалась, когда в состав кормовой смеси для насекомых вводили антибиотик [50, 79, 81]. Показано, что гентамицин в 10 раз снижал эффективность бактерий в кишечнике мучного червя, что подтверждает роль бактерий в биодegradации пенополистирола. При исследовании деградации трех видов пластмасс: ПС, ПЭ и ПУ личинками *Z. atratus* оценивали изменения полимеров, связанные с потреблением пластмасс в качестве единственного субстрата для питания личинок и изменения их кишечной микробиоты [37]. Методами FTIR и ТГА показаны изменения пластика, указывающие на их частичное окисление и деструкцию по сравнению с исходным сырьем. При этом микробные сообщества кишечника были существенно изменены: увеличилось количество энтерококков во всех группах, получавших пластик, *Citrobacter* в группе, получавшей ПЭ, *Dysgonomonas* и *Sphingobacterium* в группе, получавшей ПС, и *Mangrovibacter* в группе, получавшей ПУ. Результаты показали, что *Z. atratus* может эффективно разлагать как пенопласты из пенополиуретана, так и полиуретановые полимеры, причем разрушение пластика связано с изменениями в микробиоте кишечника и активности пищеварительных ферментов. Среди протестированных кишечных пищеварительных ферментов повышенную активность во всех группах, получавших пластик, проявляла протеаза. Из кишечника личинок *Z. atratus* выделен штамм *Pseudomonas aeruginosa*, способный к биодegradации полистирола [27].

В кишечнике личинок *H. illucens*, получавших ПС и ПЭ [16], выявлено значительное увеличение численности *Gordonia* sp., *Microbacterium* spp., *Sphingobacterium* sp., *Paenibacillus* spp. и *Acidovorax* sp. Эти бактерии обладают способностью к биоразложению сложных полимеров (целлюлозы, гемицеллюлозы, лигнина, хитина), ароматических соединений, циклических и полициклических углеводов. Изучение реакции кишечной микробиоты личинок *T. molitor* при содержании на рационе с ПС в сравнении с рационом на

кукурузной соломе показало высокое сходство микробиомов кишечника, адаптированных к биодegradации ПС и соломы [41]. Это указывает на способность личинок *T. molitor* разлагать пластик благодаря активности симбиотных бактерий, метаболизм которых может быть связан с путями деградации лигноцеллюлозы. Особенностью метаболизма лигнина является то, что он осуществляется через окислительные процессы с конечным расщеплением ароматического кольца и образованием алифатических карбоновых кислот. Лигнолитическая ферментная система отличается неспецифичностью по отношению к субстрату и, по-видимому, ферменты, участвующие в этих превращениях, могут вовлекаться и в расщепление полистирола.

Отмечено также, что насекомые, питающиеся в природе древесиной или целлюлозой, потенциально могут разрушать ПС при активном участии целлюлаз [52].

Личинки *Z. morio* могут выживать 3 недели на кормовой среде с полистиролом, но эта диета оказывает значительное негативное воздействие на разнообразие и здоровье микробиома кишечника насекомого-хозяина [64]. В частности, наблюдалось снижение микробного разнообразия и появление условно-патогенных форм микроорганизмов. Однако было обнаружено несколько кодируемых ферментов со способностями к деградации ПС и стирола, что соответствует активности бактерий в кишечнике личинок зофобаса при деструкции ПС. Основываясь на данных метагеномного анализа (MAGs), идентифицированы роды *Pseudomonas*, *Rhodococcus* и *Corynebacterium*, которые обладают генами, связанными с деградацией ПС. По-видимому, выделение бактерий, разлагающих ПС, характеристика ферментов, участвующих в процессах разложения пластика, с последующим их крупномасштабным производством являются возможными вариантами использования микробиома насекомых для биоутилизации пластика.

Проведено сравнение эффективности биодegradации полимеров: ППС, ПВХ, ПЭ низкой плотности и ПП личинками *T. molitor* и *Z. morio* [68]. При содержании *Z. morio* на рационах, включавших пластики, личинки смогли завершить свой жизненный цикл, увеличившись в массе на 19 % и 22 % при использовании ПЭ и ППС и на 8 % и 7 % при использовании ПВХ и ПП. Личинки *T. molitor*, выращенные на полимерах, имели минимальную прибавку в весе: около 2 % на ПЭ и ППС, и незначительное снижение массы наблюдалось при выращивании на ПП и ПВХ. Не все особи *T. molitor* смогли окуклиться и перейти во взрослую стадию. Сравнение изменений в микробных сообществах кишечника у этих двух видов показало более высокое разнообразие кишечной микробиоты *Z. morio*, с чем и связывают прирост его массы при

использовании в питании пластиков. В составе микробиоты *Z. morio* была обнаружена бактерия *Citrobacter freundii*, известная своей способностью разлагать длинноцепочечные полимеры, линейные и циклические углеводороды. Результаты подтвердили также, что личинки *Z. morio* могут выживать, питаясь чистыми пластиками, и могут разрушать некоторые виды пластиков более эффективно, чем личинки *T. molitor*. Увеличение видовой разнообразия кишечного микробиома у личинок,

потребляющих пластик, добавлением пчелиного воска повлияло на эффективность биодеструкции [36]. Проведенные опыты показали, что важным фактором, обеспечивающим биодеструкцию пластиков, является видовое разнообразие кишечного микробного сообщества.

Микроорганизмы, выделенные из кишечника насекомых и способные к деструкции пластиков, приведены в табл. 1.

Таблица 1. Микроорганизмы, выделенные из насекомых-деструкторов пластиков [62] с модификацией и дополнением авторов

Table 1. Microorganisms isolated from plastic-degrading insects [62] with modifications and additions by the authors

Вид пластика	Насекомое	Микроорганизм	Ссылка
Полиэтилен	<i>G. mellonella</i>	<i>E. asburiae</i> Y11, <i>Bacillus</i> sp. YP1	[75]
		<i>Enterobacter</i> sp. D1	[53]
		<i>Aspergillus flavus</i>	[85]
	<i>P. interpunctella</i>	<i>Bacillus</i> sp. YP1, <i>E. asburiae</i> Y11	[75]
		<i>E. tabaci</i> <i>B. subtilis</i> subsp. <i>Spizizenii</i> strain	[40]
		<i>Meyerozyma guilliermondii</i> , <i>Serratia marcescens</i>	[35]
	<i>T. molitor</i>	<i>Citrobacter</i> sp., <i>Kosakonia</i> sp.	[9]
<i>Z. atratus</i>	<i>P. aeruginosa</i> <i>Citrobacter</i> sp., <i>Raoultella</i> sp.	[30] [71]	
Полистирол	<i>T. molitor</i>	<i>Exiguobacterium</i> sp. Y12	[81]
		<i>Klebsiella</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Serratia</i>	[68]
	<i>Z. atratus</i>	<i>P. aeruginosa</i>	[28]
	<i>T. castanum</i>	<i>Acinetobacter</i> sp. AnTc-1	[72]
	<i>Z. morio</i>	<i>C. freundii</i>	[68]
Полифениленсульфид	<i>Z. atratus</i>	<i>P. aeruginosa</i>	[67]
Поливинилхлорид	<i>Z. atratus</i>	<i>C. koseri</i>	[57]
	<i>Spodoptera frugiperda</i>	<i>Klebsiella</i> EMBL-1	[84]

Пластичность состава микробиоты насекомых, связанная с функционально-метаболическими изменениями, по-видимому, определяет способность некоторых видов насекомых подвергать конверсии различные пластики и использовать в питании продукты их превращения.

Показана способность личинок *Z. atratus* разлагать ПЭ, ПС, ПВХ и ПП в своей пищеварительной системе [70]. Методами FTIR и ТГА показано, что

в четырех полиолефиновых пластиках происходят процессы окисления и биодеградация при воздействии насекомого. Самой высокой была скорость разложения ПЭ. Молекулярные массы (M_w и M_n) выделяемых остатков полимера снижались на 3,1 % и 2,87 %. Анализ микробных сообществ кишечника показал, что доминирующие микробные сообщества были различными для каждого типа пластика. Кишечная микробиота личинок *Z. atratus* приспособ-

сабливалась к разложению различных видов пластмасс, а эффективность их потребления связана с различиями в доминирующих видах микробного сообщества. Однако конечный средний вес личинок и конечная потеря массы пластика за 30 дней эксперимента значительно увеличились, когда ПЭ скармливали в смеси с пшеничными отрубями (1:1, по массе). Это свидетельствует о том, что для эффективной деполимеризации ПЭ в кишечнике необходима взаимосвязь между специфичностью ферментов и метаболической регуляцией, что можно определить как ко-метаболизм [69].

Личинки *T. molitor* также более эффективно разлагали ПС, когда в их рацион добавляли пшеничные отруби, что приводило к увеличению скорости разложения более, чем в 2 раза. Физико-химические анализы подтвердили структурные и поверхностные изменения в ПС под воздействием насекомого. Однако у личинок, корм которых содержал дополнительные питательные компоненты, смертность составила всего 0,5 %, в то время как у личинок, не получавших дополнительной пищи, погибло 17,5 %. Эти данные свидетельствовали о том, что обогащенный питательными веществами рацион увеличивает биодоступность полистирола и эффективность его переваривания. Сам по себе пластик не содержит достаточного количества питательных веществ для развития личинок *T. molitor*, что ограничивает их способность к биологическому разложению [48]. Исследования потребления *T. molitor* ППС при добавлении в корм мучных червей различных дополнительных питательных веществ (овсяные хлопья, шпинат, томатная паста, огурцы, ломтики лимона) показали, что скорость биодеградации ППС увеличилась на 482 % при обработке ППС лимонно-лаймовой содой и на 125 % при добавлении шпината по сравнению со скоростью биодеградации ППС без применения дополнительных питательных веществ. Каждое дополнительное питательное вещество или их смесь улучшали уровень потребления ППС мучными червями [34]. Эти данные свидетельствуют о том, что состав корма существенно влияет на уровень потребления ППС мучными червями, и в условиях ко-метаболизма эффективность биодеградации пластика существенно повышается.

При содержании личинок восковой моли *P. interpunctella* на рационе с ПЭ из кишечника личинок были выделены два штамма с высокой эффективностью разложения полимера: *Meyerozyma guilliermondii* ZJC1 (MgZJC1) и *Serratia marcescens* ZJC2 (SmZJC2) [46]. Продуктами метаболизма ПЭ штаммом MgZJC1 были азот и кислород, соединения $C_9H_{10}O$, $C_{20}H_{15}NO$, $C_{28}H_{44}O_3$ и $C_{16}H_{32}O_2$, а продуктами разложения пластика штаммом SmZJC2 — сложные соединения, также насыщенные кислородом $C_{14}H_{18}N_2O_7$, $C_{31}H_{48}O_6$ и $C_{16}H_{18}O$. При совместном воздействии консорциума дрожжей и бактерии обнаружены, главным образом

алканы: $C_{11}H_{24}$, $C_{19}H_{40}O$, $C_{15}H_{32}$, $C_{14}H_{30}$, $C_{16}H_{34}$, $C_{25}H_{52}$ и $C_{27}H_{56}$, указывающие на активную деструкцию (термическое разложение) пластика в соответствии с путями метаболизма ПЭ, приведенными на рис. 2. Это подтвердили показатели разложения и коэффициент потери массы ПЭ, которые были выше у микробного консорциума. Совместное действие штаммов показало перспективность разработки микробиологического консорциума для разложения пластика.

МЕХАНИЗМЫ БИОКОНВЕРСИИ ПОЛИСТИРОЛА

Из всех изученных пластиков ПС оказался допустим для деградации наибольшему количеству насекомых разных видов, что позволило получить общие представления о механизмах биодеградации пластика.

При изучении биоконверсии пластиков личинками *T. molitor* и *Z. atratus* [81, 83] отмечена многоэтапность процесса переваривания полистирола личинками. Личинки *T. molitor* существенно измельчают ПС, что увеличивает удельную площадь его поверхности и способствует более эффективному контакту с микроорганизмами и внеклеточными ферментами в пищеварительном тракте личинок. Измельченный ПС достигает кишечника, смешивается с кишечной микробиотой, которая выделяет ферменты, катализирующие разложение ПС на олигомеры или мономеры. Последние могут подвергаться дальнейшей конверсии в процессе метаболизма бактерий. Процесс основан на синергических взаимодействиях между микроорганизмами и хозяином — мучным червем. Остатки пластика и другие непереваренные отходы выводятся с экскрементами. Выделенный из кишечника *T. molitor* микроорганизм *Exiguobacterium* sp. YТ2 проявил активность в деградации ПС: сформировал биопленку на поверхности ПС и разложил около 7 % ПС в ходе 60-дневного эксперимента. В течение 28-дневного эксперимента клетки *Exiguobacterium* sp. YТ2 смогли изменить свойства поверхности ПС путем введения связей С-О, что подтверждено рентгеновской фотоэлектронной спектроскопией.

Активным деструктором ПС являются личинки *Z. atratus*. Среднее потребление ППС индивидуальной личинкой составило 0,58 мг/сут. Анализ экскрементов личинок с использованием ГПХ, ЯМР (с перекрестной поляризацией при температуре 13 °С) и ТГА в сочетании с ИК FTIR показал, что при деполимеризации длинноцепочечных молекул ПС в кишечнике личинки происходило образование низкомолекулярных продуктов. Респираторный тест показал, что в течение 16-дневного периода испытаний до 36,7 % поступившего в организм углерода из ППС превращалось в CO_2 . Отмечено, что эффективность биодеградации и минерализации ПС *in vitro* была

намного ниже, чем *in vivo*. Это подтверждает тот факт, что ускоренная деградация пластика у насекомых может быть сложным процессом, зависящим как от микробиома, так и от условий среды кишечника самого хозяина, что не исключает важности присутствия в кишечном консорциуме отдельных штаммов, активных деструкторов полимеров. Так, например, из кишечника личинок *Z. atratus* выделен штамм *C. koseri*, способный к деструкции ПВХ, что показано на основании физико-химических и структурных исследований пластика [57]. Авторы также сравнили способность ПВХ к биологическому разложению с кишечной микробиотой и чистой культурой *C. koseri*. Результаты показали, что физические и химические изменения, вызванные *C. koseri* и кишечной микробиотой, носили одинаковый характер. Химические структурные изменения

были дополнительно исследованы с помощью рентгеновской XPS и ИК-спектроскопии с преобразованием Фурье (FTIR). Было подтверждено, что окисление поверхности ПВХ под действием *C. koseri* происходило с образованием карбонильных групп (C=O) и гидроксильных групп (-OH).

Использование полистирола личинки *U. dermestoides* в процессе своей пищевой активности связано с доступностью поверхности пластика для ротового аппарата личинок [7]. Регистрируемые повреждения ПС соотносятся с размерами грызущего аппарата личинок *U. dermestoides*, поэтому в кишечник поступают частицы микропластика размером до 100 мкм, что соответствует ширине их ротового отверстия (рис. 3).

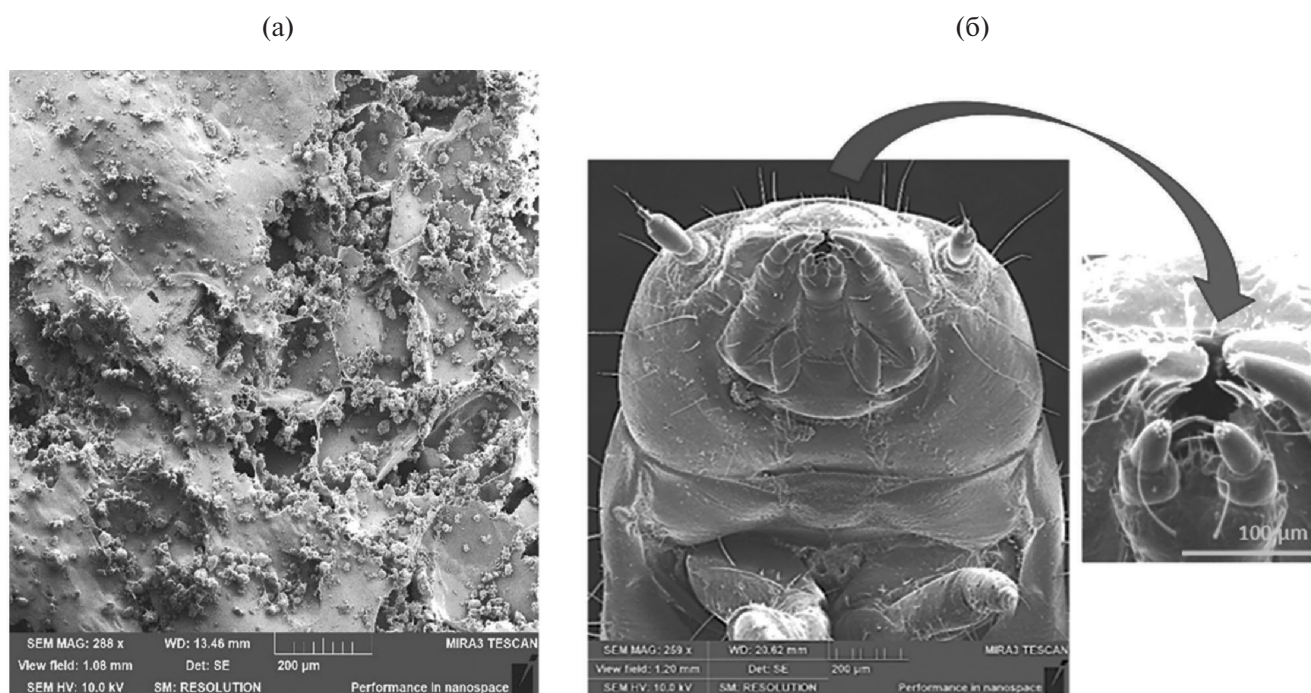


Рис. 3. а — поверхность полистирола с деформированными участками, похожими на погрызы личинками *U. dermestoides*; б — ротовой аппарат личинки *U. dermestoides* старшего возраста с брюшной стороны, отмечена ширина ротового отверстия (фото Р.М. Хацаевой)

Fig. 3. а — Polystyrene surface with damaged areas by *U. dermestoides* larvae; б — Mouth apparatus of *U. dermestoides* larva from the ventral side, the width of the mouth opening is indicated (photo by R. M. Khatsaeva)

Важным фактором биодеструкции является химическое воздействие секрета слюнных желез личинок, о чем свидетельствует изменение структуры верхней части ячеек пластика при воздействии личинок в процессе их пищевой активности (рис. 4 а, б).

Известно, что слюна личинок *G. mellonella* способна окислять и деполимеризовать ПЭ, один из наиболее прочных полимеров на основе полиолефинов [4, 63]. Отмечено, что слюна личинок восковой моли позволяет преодолеть самый сложный этап биодegradации ПЭ, а именно начальный

этап окисления за счет активности идентифицированной фенолоксидазы слюны. По-видимому, аналогичный эффект может вызывать и слюна личинок *U. dermestoides*. Таким образом, биодеструкция пластика начинается в ротовой полости

с измельчения их до микрочастиц и окисления поверхности структурных элементов. По завершении процесса пищеварения частицы непереваренного микропластика в составе экскрементов попадают в окружающую среду (рис. 4 в).

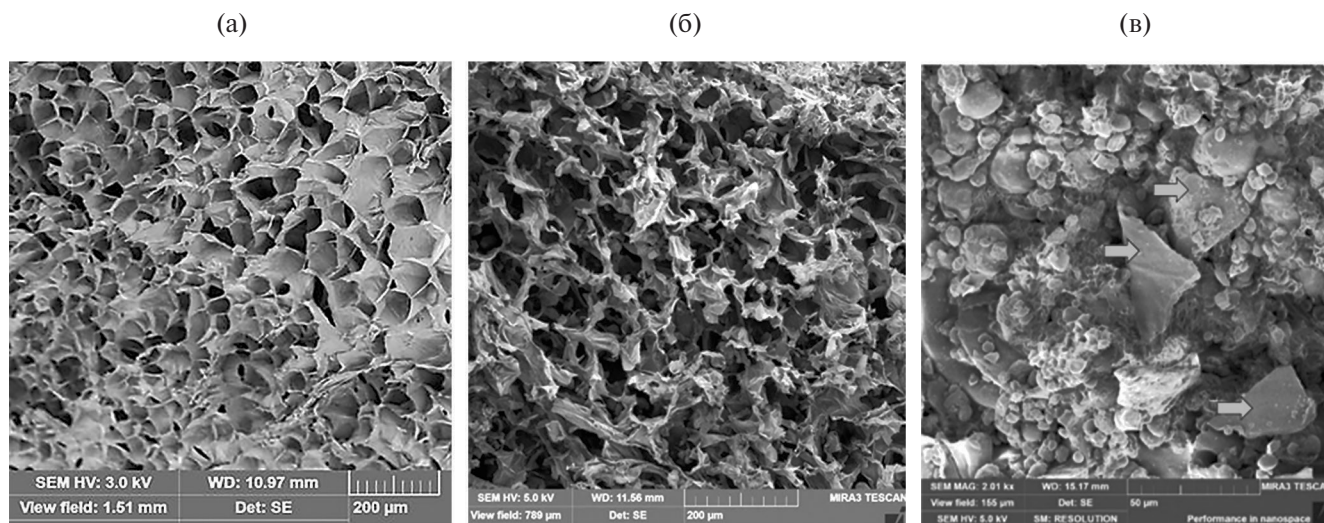


Рис 4. Деструкция полистирола личинками *U. dermestoides*: а — неповрежденные поверхности ячеек пластика, б — после визуально детектируемого химического воздействия слюны, в — фрагмент экскрементов с отмеченными частицами, элементный состав которых соответствует ПС

Fig 4. Destruction of polystyrene by *U. dermestoides* larvae: a — intact surfaces of plastic cells, b — after visually detectable chemical action of saliva, c — fragment of feces with marked particles, the elemental composition of which corresponds to PS

На основании опубликованных экспериментальных данных основные закономерности деструкции насекомыми пластика представляются следующими. Для эффективного биовоздействия требуется предварительное измельчение пластика до частиц размером менее 1,5 см (до 1,0–0,4 мм). Непосредственно биоразложению подвергаются частицы, размер которых определяется размерами грызущего ротового аппарата насекомых. Процесс связан с деструкцией пластификаторов и атакой на основную цепь полимера, расщеплением полимеров до их олигомеров, димеров и мономеров. Деполимеризация пластика путем окисления или гидролиза пищеварительными ферментами насекомого и его кишечным микробиомом дополняется последующим включением продуктов разложения ПС в общий обмен веществ в организме для полного окисления и минерализации до CO_2 и H_2O [59]. В разложении пластиковых макромолекул могут участвовать различные внеклеточные ферменты, которые вырабатывают бактерии: липазы, деполимеразы, эстеразы, протеиназы, дегидратазы и др. [19, 65]. Наличие широкого спектра ферментов разной функциональной специализации определяет принципиальную возможность конверсии полимеров в кишечнике.

В процессе биотрансформации насекомыми полистирола можно выделить несколько этапов (рис. 5). На первом этапе происходит механическое дробление полимера ротовым аппаратом до микрочастиц и инициация окисления ферментами слюны. Гидроксилазы и дегидрогеназы воздействуют на полимер полистирола, образуя карбонильные группы. Затем внеклеточные ферменты, в том числе серингидролаза и триацилглицероллипаза, расщепляют полимер до мономеров стирола.

На следующем этапе стирол в кишечнике разлагается путем насыщения кислородом боковой цепи винила или путем прямого расщепления бензольного кольца. При окисгенации виниловой боковой цепи стирол расщепляется до фенилацетата с помощью ферментов: стиролмонооксигеназы, стиролмонооксигеназоредуктазного компонента, изомеразы оксида стирола и фенилацетадегидрогеназы. Подтверждением является превращение бактериями *Lysinibacillus* spp. и *Pseudomonas* sp. стирола до фенилуксусной кислоты с помощью ферментов, кодируемых генами монооксигеназы, оксидизомеразы и дегидрогеназы [38]. Стирол, кроме того, может образовывать 2-фенилэтиламины и 2-фенилэтанола в качестве промежуточных продуктов при модификации боковой цепи винила ферментами ами-

нотрансферазой, аланиндегидрогеназой и алкогольдегидрогеназой. Полученные в результате прямого пути расщепления ароматического кольца соединения могут также утилизироваться до промежуточных

продуктов цикла Кребса при участии оксигеназ: стиrolдиоксигеназы, 2,3-дигидродиолдегидрогеназа/цис-гликольдегидрогеназы, катехол-1,2-диоксигеназы и катехол-2,3-диоксигеназы [64].



Рис. 5. Деструкция ПС насекомыми
Fig 5. Destruction of PS by insects

Похожая схема возможной микробиологической биодеградации полистирола предложена в работе [53]. Схема описывает метаболические пути мономера стиrolа, которые не противоречат представленным на рис. 2 и в работе [64], но дополняет преобразованием олигомеров ПС (звено полимера не более 5 мономеров стиrolа). Потенциальный метаболический путь заключается в образовании из полистирола олигомеров, которые трансформируются в 4-метилфенол. 4-метилфенол в дальнейшем может быть преобразован в бензоил-КоА с помощью 4-метилфенолметилгидроксилазы, 4-гидроксibenзальдегиддегидрогеназы, 4-гидроксibenзойной кислоты-КоА-лигазы и 4-гидрокси-

бензоил-КоА-редуктазы. В процессе β-окисления бензоил-КоА образуется ацетил-КоА, который вступает в цикл трикарбонных кислот для полной минерализации.

При расщеплении стиrolа до фенилуксусной кислоты возможна последующая конъюгация фенилацетата и глутамина с образованием фенилацетилглутамина и таким образом участие в обмене аминокислот.

Непереваренные фрагменты полистирола выделяются с экскрементами в виде микрочастиц пластика, которые не оказывают отрицательного влияния на рост и развитие насекомого [7].

В ходе процесса деструкции пластика в кишечной среде насекомых происходит существенная редукция полимера. Несмотря на то, что полная биодеградация пластиков в кишечнике насекомых не наблюдалась и значительная часть проглоченного полимера выводится с продуктами жизнедеятельности, изучение и моделирование этого процесса может внести существенный вклад в разработку способов экологичной утилизации трудноразлагаемых отходов. Использование насекомых в кормовых целях как единственного источника пищи недостаточно для полного удовлетворения всех потребностей животного

организма и его симбионтных микроорганизмов, однако комбинирование с доступными для пищеварения органическими субстратами может быть успешным решением проблемы. Перспективным представляется выделение из пищеварительной системы насекомых активно разлагающих пластик штаммов бактерий, разработка эффективных консорциумов микроорганизмов, осуществляющих синтез ферментов, участвующих в процессах разложения пластика, и моделирование в экспериментальных условиях жизнедеятельности бактерий кишечника насекомого, включая предобработку субстрата измельчением и первичное воздействие ферментами слюны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Котова И.Б., Тактарова Ю.В., Цавкелова Е.А., Егорова М.А., Бубнова И.А., Малахова Д.В. и др. Микробная деструкция пластика и пути ее интенсификации // *Микробиология*. 2021. Т. 90. № 6, С. 627–659. <https://doi.org/10.31857/S0026365621060082>
2. Плакунов В.К., Ганнесен А.В., Мартыанов С.В., Журина М.В. Биокоррозия синтетических пластмасс: механизмы деградации и способы защиты // *Микробиология*. 2020. Т. 89. № 6, С. 631–645. <https://doi.org/10.31857/S0026365620060142>
3. Abdulhay H.S. Biodegradation of plastic wastes by confused flour beetle *Tribolium confusum* Jacquelin du Val larvae // *Asian J Agric Biol*. 2020. V. 8. № 02, P. 204–206. <https://doi.org/10.35495/ajab.2019.11.515>
4. Amobonye A., Bhagwat P., Raveendran S., Singh S., Pillai S. Environmental Impacts of Microplastics and Nanoplastics: A Current Overview // *Front Microbiol*. 2021. V. 12. P. 768297–317. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.768297>
5. Ankesh J., Goyal S. Properties of expanded polystyrene (EPS) and its environmental effects // *Adv Appl Math Sci*. 2021. V. 20. № 10. P. 2151–2162.
6. Bajdur W., Pajęczkowska J., Makarucha B., Sułkowska A., Sułkowski W. W. Effective polyelectrolytes synthesised from expanded polystyrene wastes // *Eur Polym J*. 2002. V. 38. № 2. P. 299–304. [https://doi.org/10.1016/S0014-3057\(01\)00191-4](https://doi.org/10.1016/S0014-3057(01)00191-4)
7. Bastrakov A.I., Khatsaeva R.M., Triseleva T.A., Ushakova N.A. Destruction of Polystyrene by Larvae of *Ulomoides dermestoides* (Chevrolat, 1878) (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Biol Bul*. 2025. V. 52. P. 276–284. <https://doi.org/10.1134/S1062359025612376>
8. Bilal H., Raza H., Bibi H., Bibi T. Plastic biodegradation through insects and their symbionts microbes: a review // *J Bioresour Manag*. 2021. V. 8. Iss. 4. P. 95–103.
9. Brandon A.M., Gao S.H., Tian R., Ning D., Yang S.S., Zhou J., et al. Biodegradation of Polyethylene and Plastic Mixtures in Mealworms (Larvae of *Tenebrio molitor*) and Effects on the Gut Microbiome // *Environ Sci Technol*. 2018. V. 52. № 11. P. 526–33. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b02301>
10. Brandon A.M., Gao S.H., Tian R., Ning D., Yang S.S., Zhou J., Criddle C.S. Biodegradation of Polyethylene and Plastic Mixtures in Mealworms (Larvae of *Tenebrio molitor*) and Effects on the Gut Microbiome // *Environ Sci Technol*. 2018. V. 52. № 11. P. 6526–33. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b02301>
11. Capricho J. C., Prasad K., Hameed N., Nikzad M., Salim N. Upcycling Polystyrene // *Polymers*. 2022. V. 14. № 22. P. 5010–5057. <https://doi.org/10.3390/polym14225010>
12. Chu G.S., Palmieri J.R., Sullivan J.T. Beetle-eating: a Malaysia folk medical practice and its public health implications // *Trop Geogr Med*. 1977. V. 29. № 4. P. 422–427.
13. Cotton R.T. Notes on the Biology of the Meal Worms, *Tenebrio molitor* Linne and *T. obscurus* Fab // *Ann. Entomol. Soc. Am*. 1927. V. 20. № 1. P. 81–86.
14. Cucini C., Leo C., Vitale M., Frati F., Carapelli A., Nardi F. Bacterial and fungal diversity in the gut of polystyrene-fed *Alphitobius diaperinus* (Insecta: Coleoptera) // *Animal Gene*. 2020. V. 17. P. 200109–16. <https://doi.org/10.1016/j.angen.2020.200109>
15. Davidson T. M., de Rivera C. E. Per capita effects and burrow morphology of a burrowing isopod (*Sphaeroma quoianum*) in different estuarine substrata // *J Crustac Biol*. 2012. V. 32. № 1. P. 25–30. <https://doi.org/10.1163/193724011X615299>

16. *De Filippis F., Bonelli M., Bruno D., Sequino G., Montali A., Reguzzoni M., et al.* Plastics shape the black soldier fly larvae gut microbiome and select for biodegrading functions // *Microbiome*. 2023. V. 11. № 1. P. 205–223. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01649-0>
17. *Di Liberto E. A., Battaglia G., Pellerito R., Curcuruto G., Dintcheva N. T.* Biodegradation of polystyrene by plastic-eating Tenebrionidae larvae // *Polymers*/ 2024. V. 16. № 10. P. 1404–18. <https://doi.org/10.3390/polym16101404>
18. *Dybka-Śtepien K., Antolak H., Kmiotek M., Piechota D., Koziróg A.* Disposable food packaging and serving materials — Trends and biodegradability // *Polymers*. 2021. V. 13. № 20. P. 3606–43. <https://doi.org/10.3390/polym13203606>
19. *Ebciba C., Pavithra N., Chris Felshia S., Gnanamani A.* Exploring the styrene metabolism by aerobic bacterial isolates for the effective management of leachates in an aqueous system // *RSC Adv*. 2020. V. 10. P. 26535–26545. <https://doi.org/10.1039/D0RA03822A>
20. *Fabreag M.A.C., Familara J.A.* Biodegradation of expanded polystyrene (EPS) (Styrofoam) block as feedstock to *Tribolium castaneum* (Red Flour Beetle) imago: A promising plastic-degrading process // *World News Nat Sci*. 2019. V. 24. P. 145–156.
21. *Gautam B., Tsai T. H., Chen J. T.* Towards sustainable solutions: A review of polystyrene upcycling and degradation techniques // *Polym Degrad Stab*. 2024. V. 225. P. 110779–90. <https://doi.org/10.1016/j.polymdegradstab.2024.110779>
22. *Gold M., Tomberlin J. K., Diener S., Zurbrügg C., Mathys A.* Decomposition of biowaste macronutrients, microbes, and chemicals in black soldier fly larval treatment: A review // *Waste Manag*. 2018. 82. P. 302–318. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2018.10.022>
23. *He L., Yang S. S., Ding J., Chen C. X., Yang F., He Z. L., et al.* Biodegradation of polyethylene terephthalate by *Tenebrio molitor*: Insights for polymer chain size, gut metabolome and host genes // *J Hazard Mater*. 2024. V. 465. P. 133446–61. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2024.133446>
24. *Huerta Lwanga E., Gertsen H., Gooren H., Peters P., Salañki T., van der Ploeg M., et al.* Microplastics in the Terrestrial Ecosystem: Implications for *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta, Lumbricidae) // *Environ Sci Technol*. 2018. V. 50. P. 2685–2691. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b05478>
25. *Huerta Lwanga E., Thapa B., Yang X., Gertsen H., Salánki T., Geissen V., et al.* Decay of low-density polyethylene by bacteria extracted from earthworm's guts: A potential for soil restoration // *Sci Total Environ*. 2018. V. 624. P. 753–757. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.144>
26. *Ibrahim S., El-Naggat M. E., Youssef A. M., Abdel-Aziz M. S.* Functionalization of polystyrene nanocomposite with excellent antimicrobial efficiency for food packaging application // *J Clust Sci*. 2020. V. № 6. P. 1371–1382. <https://doi.org/10.1007/s10876-019-01748-9>
27. *Kim H. R., Lee H. M., Yu H. C., Jeon E., Lee S., Li J., et al.* Biodegradation of Polystyrene by *Pseudomonas* sp. Isolated from the Gut of Superworms (Larvae of *Zophobas atratus*) // *Environ Sci Technol*. 2020. V. 54. P. 6987–6996. <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c01495>
28. *Kim S., Kim H.G., Song S.H., Kim N.J.* Developmental characteristics of *Zophobas atratus* (Coleoptera: Tenebrionidae) larvae in different instars // *Int J Indust Entomol Biomater*. 2015. V. 30. № 2. P. 45–49. <https://doi.org/10.7852/ijie.2015.30.2.45>
29. *Kundungal H., Synshiang K., Devipriya S.P.* Biodegradation of polystyrene wastes by a newly reported honey bee pest *Uloma* sp. larvae: An insight to the ability of polystyrene-fed larvae to complete its life cycle // *Environ Chall*. 2021. V. 4. P. 100083–90. <https://doi.org/10.1016/j.envc.2021.100083>
30. *Lee H., Kim H., Jeon E., Yu H.C., Lee S., Li J., et al.* Evaluation of the Biodegradation Efficiency of Four Various Types of Plastics by *Pseudomonas aeruginosa* Isolated from the Gut Extract of Superworms // *Micro Org*. 2020. 8. P. 1341–52. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8091341>
31. *Lievens S., Poma G., Frooninckx L., Van der Donck T., Seo J.W., De Smet J., et al.* Mutual Influence between Polyvinyl Chloride (Micro)Plastics and Black Soldier Fly Larvae (*Hermetia illucens* L.) // *Sustainability*. 2022. V. 14. №. 19. P. 12109–22. <https://doi.org/10.3390/su141912109>
32. *López-Naranjo E.J., Alzate-Gaviria L.M., Hernández-Zárate G., Reyes-Trujeque J., Cupul-Manzano C.V., Cruz-Estrada R.H.* Effect of biological degradation by termites on the flexural properties of pinewood residue/recycled high-density polyethylene composites // *J Appl Polym Sci*. 2013. V. 128. № 5. P. 2595–2603. <https://doi.org/10.1002/app.38212>
33. *Lott C., Eich, A., Makarow D., Unger B., Van Eekert M., Schuman E., et al.* Half-Life of Biodegradable Plastics in the Marine Environment Depends on Material, Habitat, and Climate Zone // *Front Mar Sci*, 2021. V. 8. P. 662074–92. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.662074>
34. *Lou H., Fu R., Long T., Fan B., Guo C., Li L., et al.* Biodegradation of polyethylene by *Meyerozyma guilliermondii* and *Serratia marcescens* isolated from the gut of waxworms (larvae of *Plodia interpunctella*) // *Sci Total Environ*. 2022. V. 853. P. 158604–13. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158604>

35. Lou Y., Ekaterina P., Yang S.S., Lu B., Liu B., Ren N., et al. Biodegradation of Polyethylene and Polystyrene by Greater Wax Moth Larvae (*Galleria mellonella* L.) and the Effect of Co-diet Supplementation on the Core Gut Microbiome // Environ Sci Technol. 2020. V. 54. P. 2821–2831. <https://doi.org/10.1021/acs.est.9b07044>
36. Lou Y., Li Y., Lu B., Liu Q., Yang S. S., Liu B., et al. Response of the yellow mealworm (*Tenebrio molitor*) gut microbiome to diet shifts during polystyrene and polyethylene biodegradation // J Hazard Mater. 2021. 416. P. 126222–32. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126222>
37. Luo L., Wang Y., Guo H., Yang Y., Qi N., Zhao X., et al. Biodegradation of foam plastics by *Zophobas atratus* larvae (Coleoptera: Tenebrionidae) associated with changes of gut digestive enzymes activities and microbiome // Chemosphere. 2021. V. 282. P. 131006–12. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.131006>
38. Lv S., Li Y., Zhao S., Shao Z. Biodegradation of Typical Plastics: From Microbial Diversity to Metabolic Mechanisms // Int J Mol Sci. 2024. V. 25. № 1. P. 593. <https://doi.org/10.3390/ijms25010593>
39. Maharana T., Negi Y.S., Mohanty B. Recycling of polystyrene // Polym Plast Technol. 2007. V. 46. № 7. P. 729–736. <https://doi.org/10.1080/03602550701273963>
40. Mahmoud E., Al-Hagar O., Abd el-aziz M. Gamma radiation effect on the midgut bacteria of *Plodia interpunctella* and its role in organic wastes biodegradation // Int J Trop Insect Sci. 2020. 41. P. 261–272. <https://doi.org/10.1007/s42690-020-00203-x>
41. Mamtimin T., Han H., Khan A., Feng P., Zhang O., Ma X., et al. Gut microbiome of mealworms (*Tenebrio molitor* Larvae) show similar responses to polystyrene and corn straw diets // Microbiome volume. 2023. V. 11. № 98. P. 98–119. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01550-w>
42. Miao S.J., Zhang Y.L. Feeding and degradation effect on plastic of *Zophobas morio* // J Environ Entomol. 2010. V. 32. № 4. P. 435–444.
43. Miri S., Saini R., Davoodi S. M., Pulicharla R., Brar S. K., Magdoui S. Biodegradation of microplastics: Better late than never // Chemosphere. 2022. V. 286. P. 131670–82. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.131670>
44. Mohandass S., Arthur F.H., Zhu K.Y., Throne J.E. Biology and management of *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) in stored products // J Stored Prod Res. 2007. V. 43. № 3. P. 302–311. <https://doi.org/10.1016/j.jspr.2006.08.002>
45. Ng W.K., Liew F.L., Ang L.P., Wong K.W. Potential of mealworm (*Tenebrio molitor*) as an alternative protein source in practical diets for African catfish, *Clarias gariepinus* // Aquac Res. 2001. V. 32. P. 273–280. <https://doi.org/10.1046/j.1355-557x.2001.00024.x>
46. Nyamjav I., Jang Y., Lee Y.E., Lee S. Biodegradation of polyvinyl chloride by *Citrobacter koseri* isolated from superworms (*Zophobas atratus* larvae) // Front Microbiol. 2023. V. 14. P. 1175249–60. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1175249>
47. Otake Y., Kobayashi T., Asabe H., Murakami N., Ono K. Biodegradation of low-density polyethylene, polystyrene, polyvinyl chloride, and urea formaldehyde resin buried under soil for over 32 years // J Appl Polym Sci. 1995. V. 56. № 13. P. 1789–1796. <https://doi.org/10.1002/app.1995.070561309>
48. Palmer K.J., Lauder K., Christopher K., Guerra F., Welch R., Bertuccio A.J. Biodegradation of Expanded Polystyrene by Larval and Adult Stages of *Tenebrio molitor* with Varying Substrates and Beddings // Environ Process. 2022. V. 9. № 1. P. 3–17. <https://doi.org/10.1007/s40710-021-00556-6>
49. Peng B. Y., Li Y., Fan R., Chen Z., Chen J., Brandon A.M., et al. Biodegradation of low-density polyethylene and polystyrene in superworms, larvae of *Zophobas atratus* (Coleoptera: Tenebrionidae): Broad and limited extent depolymerization // Environ Pollut. 2020. V. 266. P. 115206–16. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115206>
50. Peng B. Y., Su Y., Chen Z., Chen J., Zhou X., Benbow M. E., et al. Biodegradation of Polystyrene by Dark (*Tenebrio obscurus*) and Yellow (*Tenebrio molitor*) Mealworms (Coleoptera: Tenebrionidae). Environ Sci Technol. 2019. V. 53. P. 5256–65. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b06963>
51. Peydaei A., Bagheri H., Gurevich L., de Jonge N., Nielsen J. L. Impact of polyethylene on salivary glands proteome in *Galleria melonella* // Genom proteom. 2020. V. 34. P. 100678–85. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2020.100678>
52. Przemieniecki S. W., Kosewska A., Ciesielski S., Kosewska O. Changes in the gut microbiome and enzymatic profile of *Tenebrio molitor* larvae biodegrading cellulose, polyethylene and polystyrene waste // Environ Pollut. 2020. V. 256. P. 113265. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113265>
53. Ren L., Men L., Zhang Z. Biodegradation of Polyethylene by Enterobacter sp. D1 from the Guts of Wax Moth *Galleria mellonella* // Int J Environ Res Public Health. 2019. 16. P. 1941–51. <https://doi.org/10.3390/ijerph16111941>
54. Ru J., Huo Y., Yang Y. Microbial Degradation and Valorization of Plastic Wastes // Front in Microb. 2020. V. 1. P. 442–461. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00442>
55. Sanchez-Hernandez J. C. Microplastic contamination and earthworms: Current trends and research needs // CABI Reviews. 2024. V. 19. № 1. P. 16–37. <https://doi.org/10.1079/cabireviews.2024.0037>

56. Sandt C., Waeytens J., Deniset-Besseau A., Nielsen-Leroux C., Réjasse A. Use and misuse of FTIR spectroscopy for studying the bio-oxidation of plastics. *Spectrochim Acta, Part A // Molec Biomolec Spectr.* 2021. V. 258. P. 119841–47. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2021.119841>
57. Sanluis-Verdes A., Colomer-Vidal P., Rodriguez-Ventura F., Bello-Villarino M., Spinola-Amilibia M., Ruiz-Lopez E., et al. Wax worm saliva and the enzymes therein are the key to polyethylene degradation by *Galleria mellonella* // *Nat Commun.* 2022. V. 13. P. 5568–78. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-33127-w>
58. Santos L. H., Insa S., Arxé M., Buttiglieri G., Rodríguez-Mozaz S., Barceló D. Analysis of microplastics in the environment: Identification and quantification of trace levels of common types of plastic polymers using pyrolysis-GC/MS // *Methods.* 2023. V. 10. P. 102143–51. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2023.102143>
59. Shahnawaz M., Sangale M.K., Ade A.B. *Bioremediation Technology for Plastic Waste.*, 2019. P. 978–981. <https://doi.org/10.1007/978-981-13-7492-0>
60. Shilman M.I. Biodegradation of Polymers // *J Sib Fed Univ Biol.* 2015. V. 8. № 2. P. 113–130. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-2015-8-2-113-130>
61. Soldati L., Kergoat G.J., Clamens A.L., Jourdan H., Jabbour-Zahab R., Condamine F.L. Integrative taxonomy of New Caledonian beetles: species delimitation and definition of the *Uloma isoceroides* species group (Coleoptera, Tenebrionidae, Ulomini), with the description of four new species // *ZooKeys.* 2014. V. 415, P. 133–151. <https://doi.org/10.3897/zookeys.415.6623>
62. Song Y., Qiu R., Hu J., Li X., Zhang X., Chen Y., et al. Biodegradation and disintegration of expanded polystyrene by land snails *Achatina fulica* // *Sci Total Environ.* 2020. V. 746. P. 141289–97. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141289>
63. Spinola-Amilibia M., Illanes-Vicioso R., Ruiz-López E., Colomer-Vidal P., Rodriguez-Ventura F., Peces Pérez R., et al. Plastic degradation by insect hexamerins: Near-atomic resolution structures of the polyethylene-degrading proteins from the wax worm saliva // *Sci Adv.* 2023. 22. V. 9. № 38. P. eadi6813–25. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adi6813>
64. Sun J., Prabhu A., Aroney S. T., Rinke C. Insights into plastic biodegradation: community composition and functional capabilities of the superworm (*Zophobas morio*) microbiome in styrofoam feeding trials // *Microb Genom.* 2022. V. 8. № 6. P. 000842–60. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000842>
65. Taniguchi M., Dulai H., Burnett K. M., Santos I. R., Sugimoto R., Stieglitz T., et al. Submarine groundwater discharge: updates on its measurement techniques, geophysical drivers, magnitudes, and effects // *Front Environ Sci.* 2019. V. 7. P. 141. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00141>
66. Ukei H., Hirose T., Horikawa S., Takai Y., Taka M., Azuma N., et al. Catalytic degradation of polystyrene into styrene and a design of recyclable polystyrene with dispersed catalysts // *Catalysis today.* 2000. V. 62. № 1. P. 67–75. [https://doi.org/10.1016/S0920-5861\(00\)00409-0](https://doi.org/10.1016/S0920-5861(00)00409-0)
67. Urbanek A., Rybak J., Wróbel M., Leluk K., Mirończuk A. A comprehensive assessment of microbiome diversity in *Tenebrio molitor* fed with polystyrene waste // *Environ Pollut.* 2020. 262. P. 114281–90. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114281>
68. Urbanek A.K., Rybak J., Hanus-Lorenz B., Komisarczyk D.A., Mirończuk A.M. *Zophobas morio* versus *Tenebrio molitor*: Diversity in gut microbiota of larvae fed with polymers // *Environ Sci Technol.* 2024. V. 952. P. 176005–14. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.176005>
69. Wackett L.P. Co-metabolism: is the emperor wearing any clothes? // *Curr Opin Biotechnol.* 1996. V. 7. № 3. P. 321–325. [https://doi.org/10.1016/S0958-1669\(96\)80038-3](https://doi.org/10.1016/S0958-1669(96)80038-3)
70. Wang S., Yu H., Li W., Song E., Zhao Z., Xu J., et al. Biodegradation of four polyolefin plastics in superworms (Larvae of *Zophobas atratus*) and effects on the gut microbiome // *J Hazard Mater.* 2024. V. 477. P. 135381–90. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2024.135381>
71. Wang Y., Luo L., Li X., Wang J., Wang H., Chen C., et al. Different plastics ingestion preferences and efficiencies of superworm (Fab.) and yellow mealworm (*Tenebrio molitor* Linn.) associated with distinct gut microbiome changes // *Sci Total Environ.* 2022. V. 837. P. 155719–27. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155719>
72. Wang Z., Xin X., Shi X., Zhang Y.L. A polystyrene-degrading *Acinetobacter bacterium* isolated from the larvae of *Tribolium castaneum* // *Sci Total Environ.* 2020. 726. P. 138564–72. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138564>
73. Welle F. Recycling of Post-Consumer Polystyrene Packaging Waste into New Food Packaging Applications—Part 1: Direct Food Contact // *Recycling.* 2023. V. 8. № 1. P. 26–40. <https://doi.org/10.3390/recycling8010026>
74. Woo S., Song I., Cha H.J. Fast and Facile Biodegradation of Polystyrene by the Gut Microbial Flora of *Plesiophthalmus davidis* Larvae // *Appl Environ Microbiol.* 2020. V. 86. № 18. P. e01361–20. <https://doi.org/10.1128/aem.01361-20>
75. Yang J., Yang Y., Wu W. M., Zhao J., Jiang L. Evidence of Polyethylene Biodegradation by Bacterial Strains from the Guts of Plastic-Eating Waxworms // *Environ Sci Technol.* 2014. V. 48. № 23. P. 13776–84. <https://doi.org/10.1021/es504038a>

76. Yang S. S., Wu W. M., Bertocchini F., Benbow M. E., Devipriya S. P., Cha H. J., et al. Radical innovation breakthroughs of biodegradation of plastics by insects: history, present and future perspectives // *Front Environ Sci Eng.* 2024. V. 18. № 6. P. 78–116. <https://doi.org/10.1007/s11783-024-1838-x>
77. Yang S.S., Brandon A.M., Andrew Flanagan J. C., Yang J., Ning D., Cai S.Y., et al. Biodegradation of polystyrene wastes in yellow mealworms (larvae of *Tenebrio molitor* Linnaeus): Factors affecting biodegradation rates and the ability of polystyrene-fed larvae to complete their life cycle // *Chemosphere.* 2018b. V. 191. P. 979–989. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.10.11735>.
78. Yang S.S., Ding M.Q., Zhang Z.R., Ding J., Bai S.W., Cao G.L., et al. Confirmation of biodegradation of low-density polyethylene in dark- versus yellow- mealworms (larvae of *Tenebrio obscurus* versus *Tenebrio molitor*) via. gut microbe-independent depolymerization // *Sci Total Environ.* 2021. V. 789. P. 147915–28. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147915>
79. Yang S.S., Wu W.M., Brandon A.M., Fan H.Q., Receveur J.P., Li Y., et al. Ubiquity of polystyrene digestion and biodegradation within yellow mealworms, larvae of *Tenebrio molitor* Linnaeus (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Chemosphere.* 2018a. V. 212. P. 262–271. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.08.078>
80. Yang X. G., Wen P. P., Yang Y. F., Jia P. P., Li W. G., Pei D. S. Plastic biodegradation by in vitro environmental microorganisms and *in vivo* gut microorganisms of insects // *Front Microbiol.* 2023. V. 13. P. 1001750–65. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1001750>
81. Yang Y, Yang J, Wu WM, Zhao J, Song Y, Gao L, et al. Biodegradation and Mineralization of Polystyrene by Plastic-Eating Mealworms: Part 2. Role of Gut Microorganisms // *Environ Sci Technol.* 2015b. V. 49. № 20. P. 12087–93. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b02663>
82. Yang Y., Wang J., Xia M. Biodegradation and mineralization of polystyrene by plastic-eating superworms *Zophobas atratus* // *Sci Total Environ.* 2020. V. 708. P. 135233–39. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135233>
83. Yang Y., Yang J., Wu W. M., Zhao J., Song Y., Gao L., et al. Biodegradation and Mineralization of Polystyrene by Plastic-Eating Mealworms: Part 1. Chemical and Physical Characterization and Isotopic Tests // *Environ Sci Technol.*, 2015a. V. 49. № 20. P. 12080–86. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b02661>
84. Zhang Z., Peng H.P., Yang D.C., Zhang G.Q., Zhang J.L., Ju F. Polyvinyl chloride degradation by a bacterium isolated from the gut of insect larvae // *Nat Commun.* 2022. V. 13. №. 1. P. 5360–73. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32903-y>
85. Zhang J., Gao D., Li Q., Zhao Y., Li L., Lin H., et al. Biodegradation of polyethylene microplastic particles by the fungus *Aspergillus flavus* from the guts of wax moth *Galleria mellonella* // *Environ Sci Technol.* 2020. 704. P. 135931–8. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135931>
86. Zhuikov V.A., Zhuikova Y.V., Makhina T.K., Myshkina V.L., Rusakov A., Useinov A., et al. Comparative Structure-Property Characterization of Poly(3-Hydroxybutyrate-Co-3-Hydroxyvalerate)s Films under Hydrolytic and Enzymatic Degradation: Finding a Transition Point in 3-Hydroxyvalerate Content // *Polymers.* 2020. 12. № 3. P. 728–742. <https://doi.org/10.3390/polym12030728>
87. Zielińska E., Zieliński D., Jakubczyk A., Karaś M., Pankiewicz U., Flasz B., et al. The impact of polystyrene consumption by edible insects *Tenebrio molitor* and *Zophobas morio* on their nutritional value, cytotoxicity, and oxidative stress parameters // *Food Chem.* 2021. V. 345. P. 128846–54. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.128846>

REFERENCES

1. Kotova I.B., Taktarova Y.V., Tsavkelova E.A., Egorova M.A., Bubnov I.A., Malakhova D.V., et al. Microbial degradation of plastics and approaches to make it more efficient. *Microbiology*, 2021. T. 90, № 6, P. 627–659. <https://doi.org/10.1134/S0026261721060084>
2. Plakunov V.K., Gannesen A.V., Mart'yanov S.V., Zhurina M.V. Biocorrosion of synthetic plastics: degradation mechanisms and methods of protection. *Microbiology*, 2020. T. 89, № 6, P. 647–659. <https://doi.org/10.1134/S0026261720060144>
3. Abdulhay H.S. Biodegradation of plastic wastes by confused flour beetle *Tribolium confusum* Jacquelin du Val larvae. *Asian J Agric Biol.*, 2020. V. 8, № 02, P. 204–206. <https://doi.org/10.35495/ajab.2019.11.515>
4. Amobonye A., Bhagwat P., Raveendran S., Singh S., Pillai S. Environmental Impacts of Microplastics and Nanoplastics: A Current Overview. *Front Microbiol.*, 2021. V. 12, P. 768297–317. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.768297>
5. Ankesh J., Goyal S. Properties of expanded polystyrene (EPS) and its environmental effects. *Adv Appl Math Sci.*, 2021. V. 20, № 10, P. 2151–2162.
6. Bajdur W., Pajęczkowska J., Makarucha B., Sułkowska A., Sułkowski W. W. Effective polyelectrolytes synthesised from expanded polystyrene wastes. *Eur Polym J.*, 2002. V. 38, № 2, P. 299–304. [https://doi.org/10.1016/S0014-3057\(01\)00191-4](https://doi.org/10.1016/S0014-3057(01)00191-4)

7. Bastrakov A.I., Khatsaeva R.M., Triseleva T.A., Ushakova N.A. Destruction of Polystyrene by Larvae of *Ulomoides dermestoides* (Chevrolat, 1878) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Biol. Bul.*, 2025. V. 52, P. 276–284. <https://doi.org/10.1134/S1062359025612376>
8. Bilal H., Raza H., Bibi H., Bibi T. Plastic biodegradation through insects and their symbionts microbes: a review. *J Bioresour. Manag.*, 2021. V. 8, Iss. 4, P. 95–103.
9. Brandon A.M., Gao S.H., Tian R., Ning D., Yang S.S., Zhou J., et al. Biodegradation of Polyethylene and Plastic Mixtures in Mealworms (Larvae of *Tenebrio molitor*) and Effects on the Gut Microbiome. *Environ Sci Technol.*, 2018. V. 52, № 11, P. 526–33. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b02301>
10. Brandon A.M., Gao S.H., Tian R., Ning D., Yang S.S., Zhou J., Criddle C.S. Biodegradation of Polyethylene and Plastic Mixtures in Mealworms (Larvae of *Tenebrio molitor*) and Effects on the Gut Microbiome. *Environ Sci Technol.*, 2018. V. 52, № 11, P. 6526–33. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b02301>
11. Capricho J. C., Prasad K., Hameed N., Nikzad M., Salim N. Upcycling Polystyrene. *Polymers*, 2022. V. 14, № 22, P. 5010–5057. <https://doi.org/10.3390/polym14225010>
12. Chu G.S., Palmieri J.R., Sullivan J.T. Beetle-eating: a Malaysia folk medical practice and its public health implications. *Trop Geogr Med.*, 1977. V. 29, № 4, P. 422–427.
13. Cotton R.T. Notes on the Biology of the Meal Worms, *Tenebrio molitor* L and *T. obscurus* Fab. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1927. V. 20, № 1, P. 81–86.
14. Cucini C., Leo C., Vitale M., Frati F., Carapelli A., Nardi F. Bacterial and fungal diversity in the gut of polystyrene-fed *Alphitobius diaperinus* (Insecta: Coleoptera). *Animal Gene.*, 2020. V. 17, P. 200109–16. <https://doi.org/10.1016/j.angen.2020.200109>
15. Davidson T. M., de Rivera C. E. Per capita effects and burrow morphology of a burrowing isopod (*Sphaeroma quoianum*) in different estuarine substrata. *J Crustac Biol.*, 2012. V. 32, № 1, P. 25–30. <https://doi.org/10.1163/193724011X615299>
16. De Filippis F., Bonelli M., Bruno D., Sequino G., Montali A., Reguzzoni M., et al. Plastics shape the black soldier fly larvae gut microbiome and select for biodegrading functions. *Microbiome*, 2023. V. 11, № 1, P. 205–223. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01649-0>
17. Di Liberto E. A., Battaglia G., Pellerito R., Curcuruto G., Dintcheva N. T. Biodegradation of polystyrene by plastic-eating Tenebrionidae larvae. *Polymers*, 2024. V. 16, № 10, P. 1404–18. <https://doi.org/10.3390/polym16101404>
18. Dybka-Stępień K., Antolak H., Kmiotek M., Piechota D., Koziróg A. Disposable food packaging and serving materials—Trends and biodegradability. *Polymers*, 2021. V. 13, № 20, P. 3606–43. <https://doi.org/10.3390/polym13203606>
19. Ebciba C., Pavithra N., Chris Felshia S., Gnanamani A. Exploring the styrene metabolism by aerobic bacterial isolates for the effective management of leachates in an aqueous system. *RSC Adv.*, 2020. V. 10, P. 26535–26545. <https://doi.org/10.1039/D0RA03822A>
20. Fabreag M.A.C., Familara J.A. Biodegradation of expanded polystyrene (EPS) (Styrofoam) block as feedstock to *Tribolium castaneum* (Red Flour Beetle) imago: A promising plastic-degrading process. *World News Nat Sci.*, 2019. V. 24, P. 145–156.
21. Gautam B., Tsai T. H., Chen J. T. Towards sustainable solutions: A review of polystyrene upcycling and degradation techniques. *Polym Degrad Stab.*, 2024. V. 225, P. 110779–90. <https://doi.org/10.1016/j.polymdegradstab.2024.110779>
22. Gold M., Tomberlin J. K., Diener S., Zurbrugg C., Mathys A. Decomposition of biowaste macronutrients, microbes, and chemicals in black soldier fly larval treatment: A review. *Waste Manag.*, 2018. 82, P. 302–318. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2018.10.022>
23. He L., Yang S. S., Ding J., Chen C. X., Yang F., He Z. L., et al. Biodegradation of polyethylene terephthalate by *Tenebrio molitor*: Insights for polymer chain size, gut metabolome and host genes. *J Hazard Mater.*, 2024. V. 465, P. 133446–61. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2024.133446>
24. Huerta Lwanga E., Gertsen H., Gooren H., Peters P., Salañki T., van der Ploeg M., et al. Microplastics in the Terrestrial Ecosystem: Implications for *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Environ Sci Technol.*, 2018. V. 50, P. 2685–2691. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b05478>
25. Huerta Lwanga E., Thapa B., Yang X., Gertsen H., Salánki T., Geissen V., et al. Decay of low-density polyethylene by bacteria extracted from earthworm's guts: A potential for soil restoration. *Sci Total Environ.*, 2018. V. 624, P. 753–757. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.144>
26. Ibrahim S., El-Naggar M. E., Youssef A. M., Abdel-Aziz M. S. Functionalization of polystyrene nanocomposite with excellent antimicrobial efficiency for food packaging application. *J Clust Sci.*, 2020. V. № 6, P. 1371–1382. <https://doi.org/10.1007/s10876-019-01748-9>
27. Kim H.R., Lee H.M., Yu H.C., Jeon E., Lee S., Li J., et al. Biodegradation of Polystyrene by *Pseudomonas* sp. Isolated from the Gut of Superworms (Larvae of *Zophobas atratus*). *Environ Sci Technol.*, 2020. V. 54, P. 6987–6996. <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c01495>

28. Kim S., Kim H.G., Song S.H., Kim N.J. Developmental characteristics of *Zophobas atratus* (Coleoptera: Tenebrionidae) larvae in different instars. *Int J Indust Entomol Biomater.*, 2015. V. 30, № 2, P. 45–49. <https://doi.org/10.7852/ijie.2015.30.2.45>
29. Kundungal H., Synshiang K., Devipriya S.P. Biodegradation of polystyrene wastes by a newly reported honey bee pest *Uloma sp.* larvae: An insight to the ability of polystyrene-fed larvae to complete its life cycle. *Environ Chall.*, 2021. V. 4, P. 100083–90. <https://doi.org/10.1016/j.envc.2021.100083>
30. Lee H., Kim H., Jeon E., Yu H.C., Lee S., Li J., et al. Evaluation of the Biodegradation Efficiency of Four Various Types of Plastics by *Pseudomonas aeruginosa* Isolated from the Gut Extract of Superworms. *Micro Org.*, 2020. 8, P. 1341–202. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8091341>
31. Lievens S., Poma G., Frooninckx L., Van der Donck T., Seo J.W., De Smet J., et al. Mutual Influence between Polyvinyl Chloride (Micro)Plastics and Black Soldier Fly Larvae (*Hermetia illucens* L.). *Sustainability*, 2022. V. 14, №. 19, P. 12109–22. <https://doi.org/10.3390/su141912109>
32. López-Naranjo E.J., Alzate-Gaviria L.M., Hernández-Zárate G., Reyes-Trujeque J., Cupul-Manzano C.V., Cruz-Estrada R.H. Effect of biological degradation by termites on the flexural properties of pinewood residue/recycled high-density polyethylene composites. *J Appl Polym Sci.*, 2013. V. 128, № 5, P. 2595–2603. <https://doi.org/10.1002/app.38212>
33. Lott C., Eich, A., Makarow D., Unger B., Van Eekert M., Schuman E., et al. Half-Life of Biodegradable Plastics in the Marine Environment Depends on Material, Habitat, and Climate Zone. *Front Mar Sci.*, 2021. V. 8, P. 662074–92. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.662074>
34. Lou H., Fu R., Long T., Fan B., Guo C., Li L., et al. Biodegradation of polyethylene by *Meyerozyma guilliermondii* and *Serratia marcescens* isolated from the gut of waxworms (larvae of *Plodia interpunctella*). *Sci Total Environ.*, 2022. V. 853, P. 158604–13. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158604>
35. Lou Y., Ekaterina P., Yang S.S., Lu B., Liu B., Ren N., et al. Biodegradation of Polyethylene and Polystyrene by Greater Wax Moth Larvae (*Galleria mellonella* L.) and the Effect of Co-diet Supplementation on the Core Gut Microbiome. *Environ Sci Technol.*, 2020. V. 54, P. 2821–2831. <https://doi.org/10.1021/acs.est.9b07044>
36. Lou Y., Li Y., Lu B., Liu Q., Yang S. S., Liu B., et al. Response of the yellow mealworm (*Tenebrio molitor*) gut microbiome to diet shifts during polystyrene and polyethylene biodegradation. *J Hazard Mater.*, 2021. 416, P. 126222–32. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126222>
37. Luo L., Wang Y., Guo H., Yang Y., Qi N., Zhao X., et al. Biodegradation of foam plastics by *Zophobas atratus* larvae (Coleoptera: Tenebrionidae) associated with changes of gut digestive enzymes activities and microbiome. *Chemosphere*, 2021. V. 282, P. 131006–12. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.131006>
38. Lv S., Li Y., Zhao S., Shao Z. Biodegradation of Typical Plastics: From Microbial Diversity to Metabolic Mechanisms. *Int J Mol Sci.*, 2024. V. 25, № 1, P. 593. <https://doi.org/10.3390/ijms25010593>
39. Maharana T., Negi Y. S., Mohanty B. Recycling of polystyrene. *Polym Plast Technol.*, 2007. V. 46, № 7, P. 729–736. <https://doi.org/10.1080/03602550701273963>
40. Mahmoud E., Al-Hagar O., Abd el-aziz M. Gamma radiation effect on the midgut bacteria of *Plodia interpunctella* and its role in organic wastes biodegradation. *Int J Trop Insect Sci.*, 2020. 41, P. 261–272. <https://doi.org/10.1007/s42690-020-00203-x>
41. Mamtimin T., Han H., Khan A., Feng P., Zhang O., Ma X., et al. Gut microbiome of mealworms (*Tenebrio molitor* Larvae) show similar responses to polystyrene and corn straw diets. *Microbiome volume*, 2023. V. 11, № 98, P. 98–119. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01550-w>
42. Miao S.J., Zhang Y.L. Feeding and degradation effect on plastic of *Zophobas morio*. *J Environ Entomol.*, 2010. V. 32, № 4, P. 435–444.
43. Miri S., Saini R., Davoodi S. M., Pulicharla R., Brar S. K., Magdoui S. Biodegradation of microplastics: Better late than never. *Chemosphere*, 2022. V. 286, P. 131670–82. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.131670>
44. Mohandass S., Arthur F.H., Zhu K.Y., Throne J.E. Biology and management of *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) in stored products. *J Stored Prod Res.*, 2007. V. 43, № 3, P. 302–311. <https://doi.org/10.1016/j.jspr.2006.08.002>
45. Ng W.K., Liew F.L., Ang L.P., Wong K.W. Potential of mealworm (*Tenebrio molitor*) as an alternative protein source in practical diets for African catfish, *Clarias gariepinus*. *Aquac Res.*, 2001. V. 32, P. 273–280. <https://doi.org/10.1046/j.1355-557x.2001.00024.x>
46. Nyamjav I., Jang Y., Lee Y.E., Lee S. Biodegradation of polyvinyl chloride by *Citrobacter koseri* isolated from superworms (*Zophobas atratus* larvae). *Front Microbiol.*, 2023. V. 14, P. 1175249–60. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1175249>

47. Otake Y., Kobayashi T., Asabe H., Murakami N., Ono K. Biodegradation of low-density polyethylene, polystyrene, polyvinyl chloride, and urea formaldehyde resin buried under soil for over 32 years. *J Appl Polym Sci.*, 1995. V. 56, № 13, P. 1789–1796. <https://doi.org/10.1002/app.1995.070561309>
48. Palmer K.J., Lauder K., Christopher K., Guerra F., Welch R., Bertuccio A.J. Biodegradation of Expanded Polystyrene by Larval and Adult Stages of *Tenebrio molitor* with Varying Substrates and Beddings. *Environ Process.*, 2022. V. 9, № 1, P. 3–17. <https://doi.org/10.1007/s40710-021-00556-6>
49. Peng B.Y., Li Y., Fan R., Chen Z., Chen J., Brandon A.M., et al. Biodegradation of low-density polyethylene and polystyrene in superworms, larvae of *Zophobas atratus* (Coleoptera: Tenebrionidae): Broad and limited extent depolymerization. *Environ Pollut.*, 2020. V. 266, P. 115206–16. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115206>
50. Peng B.Y., Su Y., Chen Z., Chen J., Zhou X., Benbow M.E., et al. Biodegradation of Polystyrene by Dark (*Tenebrio obscurus*) and Yellow (*Tenebrio molitor*) Mealworms (Coleoptera: Tenebrionidae). *Environ Sci Technol.*, 2019. V. 53, P. 5256–65. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b06963>
51. Peydaei A., Bagheri H., Gurevich L., de Jonge N., Nielsen J.L. Impact of polyethylene on salivary glands proteome in *Galleria mellonella*. *Genom proteom.*, 2020. V. 34, P. 100678–85. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2020.100678>
52. Przemieniecki S.W., Kosewska A., Ciesielski S., Kosewska O. Changes in the gut microbiome and enzymatic profile of *Tenebrio molitor* larvae biodegrading cellulose, polyethylene and polystyrene waste. *Environ Pollut.*, 2020. V. 256, P. 113265. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113265>
53. Ren L., Men L., Zhang Z. Biodegradation of Polyethylene by Enterobacter sp. D1 from the Guts of Wax Moth *Galleria mellonella*. *Int J Environ Res Public Health.*, 2019. 16, P. 1941–51. <https://doi.org/10.3390/ijerph16111941>
54. Ru J., Huo Y., Yang Y. Microbial Degradation and Valorization of Plastic Wastes. *Front in Microb.*, 2020. V. 1, P. 442–461. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00442>
55. Sanchez-Hernandez J.C. Microplastic contamination and earthworms: Current trends and research needs. *CABI Reviews*, 2024. V. 19, № 1, P.16–37. <https://doi.org/10.1079/cabireviews.2024.0037>
56. Sandt C., Waeytens J., Deniset-Besseau A., Nielsen-Leroux C., Réjasse A. Use and misuse of FTIR spectroscopy for studying the bio-oxidation of plastics. *Spectrochim Acta, Part A. Molec Biomolec Spectr.*, 2021. V. 258, P. 119841–47. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2021.119841>
57. Sanluis-Verdes A., Colomer-Vidal P., Rodriguez-Ventura F., Bello-Villarino M., Spinola-Amilibia M., Ruiz-Lopez E., et al. Wax worm saliva and the enzymes therein are the key to polyethylene degradation by *Galleria mellonella*. *Nat Commun.*, 2022. V. 13, P. 5568–78. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-33127-w>
58. Santos L.H., Insa S., Arxé M., Buttiglieri G., Rodríguez-Mozaz S., Barceló D. Analysis of microplastics in the environment: Identification and quantification of trace levels of common types of plastic polymers using pyrolysis-GC/MS. *MethodsX*, 2023. V. 10, P. 102143–51. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2023.102143>
59. Shahnawaz M., Sangale M.K., Ade A.B. Bioremediat Technol Plast Waste., 2019. P. 978–981. <https://doi.org/10.1007/978-981-13-7492-0>
60. Shtilman M.I. Biodegradation of Polymers. *J Sib Fed Univ Biol*, 2015. V. 8, № 2, P. 113–130. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-2015-8-2-113-130>
61. Soldati L., Kergoat G.J., Clamens A.L., Jourdan H., Jabbour-Zahab R., Condamine F.L. Integrative taxonomy of New Caledonian beetles: species delimitation and definition of the *Uloma isoceroides* species group (Coleoptera, Tenebrionidae, Ulomini), with the description of four new species. *ZooKeys*, 2014. V. 415, P. 133–151. <https://doi.org/10.3897/zookeys.415.6623>
62. Song Y., Qiu R., Hu J., Li X., Zhang X., Chen Y., et al. Biodegradation and disintegration of expanded polystyrene by land snails *Achatina fulica*. *Sci Total Environ.*, 2020. V. 746, P. 141289–97. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141289>
63. Spínola-Amilibia M., Illanes-Vicioso R., Ruiz-López E., Colomer-Vidal P., Rodriguez-Ventura F., Peces Pérez R., et al. Plastic degradation by insect hexamerins: Near-atomic resolution structures of the polyethylene-degrading proteins from the wax worm saliva. *Sci Adv.*, 2023. 22. V. 9, № 38, P. eadi6813–25. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adi6813>
64. Sun J., Prabhu A., Aroney S.T., Rinke C. Insights into plastic biodegradation: community composition and functional capabilities of the superworm (*Zophobas morio*) microbiome in styrofoam feeding trials. *Microb Genom.*, 2022. V. 8, № 6, P. 000842–60. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000842>
65. Taniguchi M., Dulai H., Burnett K.M., Santos I.R., Sugimoto R., Stieglitz T., et al. Submarine groundwater discharge: updates on its measurement techniques, geophysical drivers, magnitudes, and effects. *Front Environ Sci.*, 2019. V. 7, P. 141. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00141>
66. Ukei H., Hirose T., Horikawa S., Takai Y., Taka M., Azuma N., et al. Catalytic degradation of polystyrene into styrene and a design of recyclable polystyrene with dispersed catalysts. *Catalysis today*, 2000. V. 62, № 1, P. 67–75. [https://doi.org/10.1016/S0920-5861\(00\)00409-0](https://doi.org/10.1016/S0920-5861(00)00409-0)

67. Urbanek A., Rybak J., Wróbel M., Leluk K., Mirończuk A. A comprehensive assessment of microbiome diversity in *Tenebrio molitor* fed with polystyrene waste. *Environ Pollut.*, 2020. 262. P. 114281–90. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114281>
68. Urbanek A.K., Rybak J., Hanus-Lorenz B., Komisarczyk D.A., Mirończuk A.M. *Zophobas morio* versus *Tenebrio molitor*: Diversity in gut microbiota of larvae fed with polymers. *Environ Sci Technol.*, 2024. V. 952, P. 176005–14. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.176005>
69. Wackett L.P. Co-metabolism: is the emperor wearing any clothes? *Curr Opin Biotechnol.*, 1996. V. 7, № 3, P. 321–325. [https://doi.org/10.1016/S0958-1669\(96\)80038-3](https://doi.org/10.1016/S0958-1669(96)80038-3)
70. Wang S., Yu H., Li W., Song E., Zhao Z., Xu J., et al. Biodegradation of four polyolefin plastics in superworms (Larvae of *Zophobas atratus*) and effects on the gut microbiome. *J Hazard Mater.*, 2024. V. 477, P. 135381–90. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2024.135381>
71. Wang Y., Luo L., Li X., Wang J., Wang H., Chen C., et al. Different plastics ingestion preferences and efficiencies of superworm (Fab.) and yellow mealworm (*Tenebrio molitor* Linn.) associated with distinct gut microbiome changes. *Sci Total Environ.*, 2022. V. 837, P. 155719–27. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155719>
72. Wang Z., Xin X., Shi X., Zhang Y.L. A polystyrene-degrading *Acinetobacter bacterium* isolated from the larvae of *Tribolium castaneum*. *Sci Total Environ.*, 2020. 726, P. 138564–72. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138564>
73. Welle F. Recycling of Post-Consumer Polystyrene Packaging Waste into New Food Packaging Applications—Part 1: Direct Food Contact. *Recycling*. 2023. V. 8, № 1, P. 26–40. <https://doi.org/10.3390/recycling8010026>
74. Woo S., Song I., Cha H.J. Fast and Facile Biodegradation of Polystyrene by the Gut Microbial Flora of *Plesiophthalmus davidis* Larvae. *Appl Environ Microbiol.*, 2020. V. 86, № 18, P. e01361–20. <https://doi.org/10.1128/aem.01361-20>
75. Yang J., Yang Y., Wu W.M., Zhao J., Jiang L. Evidence of Polyethylene Biodegradation by Bacterial Strains from the Guts of Plastic-Eating Waxworms. *Environ Sci Technol.*, 2014. V. 48, № 23, P. 13776–84. <https://doi.org/10.1021/es504038a>
76. Yang S.S., Wu W.M., Bertocchini F., Benbow M.E., Devipriya S.P., Cha H.J., et al. Radical innovation breakthroughs of biodegradation of plastics by insects: history, present and future perspectives. *Front Environ Sci Eng.*, 2024. V. 18, № 6, P. 78–116. <https://doi.org/10.1007/s11783-024-1838-x>
77. Yang S.S., Brandon A.M., Andrew Flanagan J.C., Yang J., Ning D., Cai S.Y., et al. Biodegradation of polystyrene wastes in yellow mealworms (larvae of *Tenebrio molitor* Linnaeus): Factors affecting biodegradation rates and the ability of polystyrene-fed larvae to complete their life cycle. *Chemosphere*, 2018b. V. 191, P. 979–989. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.10.11735>
78. Yang S.S., Ding M.Q., Zhang Z.R., Ding J., Bai S.W., Cao G.L., et al. Confirmation of biodegradation of low-density polyethylene in dark- versus yellow- mealworms (larvae of *Tenebrio obscurus* versus *Tenebrio molitor*) via. gut microbe-independent depolymerization. *Sci Total Environ.*, 2021. V. 789, P. 147915–28. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147915>
79. Yang S.S., Wu W.M., Brandon A.M., Fan H.Q., Receveur J.P., Li Y., et al. Ubiquity of polystyrene digestion and biodegradation within yellow mealworms, larvae of *Tenebrio molitor* Linnaeus (Coleoptera: Tenebrionidae). *Chemosphere.*, 2018a. V. 212, P. 262–271. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.08.078>
80. Yang X.G., Wen P.P., Yang Y.F., Jia P.P., Li W.G., Pei D.S. Plastic biodegradation by in vitro environmental microorganisms and *in vivo* gut microorganisms of insects. *Front Microbiol.*, 2023. V. 13, P. 1001750–65. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1001750>
81. Yang Y., Yang J., Wu W.M., Zhao J., Song Y., Gao L., et al. Biodegradation and Mineralization of Polystyrene by Plastic-Eating Mealworms: Part 2. Role of Gut Microorganisms. *Environ Sci Technol.*, 2015b. V. 49, № 20, P. 12087–93. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b02663>
82. Yang Y., Wang J., Xia M. Biodegradation and mineralization of polystyrene by plastic-eating superworms *Zophobas atratus*. *Sci Total Environ.*, 2020. V. 708, P. 135233–39. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135233>
83. Yang Y., Yang J., Wu W.M., Zhao J., Song Y., Gao L., et al. Biodegradation and Mineralization of Polystyrene by Plastic-Eating Mealworms: Part I. Chemical and Physical Characterization and Isotopic Tests. *Environ Sci Technol.*, 2015a. V. 49, № 20, P. 12080–86. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b02661>
84. Zhang Z., Peng H.P., Yang D.C., Zhang G.Q., Zhang J.L., Ju F. Polyvinyl chloride degradation by a bacterium isolated from the gut of insect larvae. *Nat Commun.*, 2022. V. 13, №. 1, P. 5360–73. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32903-y>
85. Zhang J., Gao D., Li Q., Zhao Y., Li L., Lin H., et al. Biodegradation of polyethylene microplastic particles by the fungus *Aspergillus flavus* from the guts of wax moth *Galleria mellonella*. *Environ Sci Technol.*, 2020. 704, P. 135931–8. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135931>
86. Zhuikov V.A., Zhuikova Y.V., Makhina T.K., Myshkina V.L., Rusakov A., Useinov A., et al. Comparative Structure-Property Characterization of Poly(3-Hydroxybutyrate-Co-3-Hydroxyvalerate)s Films under Hydrolytic and Enzy-

matic Degradation: Finding a Transition Point in 3-Hydroxyvalerate Content. *Polymers*, 2020. 12, № 3, P. 728–742. <https://doi.org/10.3390/polym12030728>

87. Zielińska E., Zieliński D., Jakubczyk A., Karaś M., Pankiewicz U., Flasz B., et al. The impact of polystyrene consumption by edible insects *Tenebrio molitor* and *Zophobas morio* on their nutritional value, cytotoxicity, and oxidative stress parameters. *Food Chem.*, 2021. V. 345, P. 128846–54. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.128846>

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Бастраков Александр Иванович — кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории инновационных технологий Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: aibastrakov@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-9647-0805>

Жуйков Всеволод Александрович — кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории биохимии азотфиксации и метаболизма азота Института биохимии им. А.Н. Баха Федерального государственного учреждения «Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН», Москва, Российская Федерация
E-mail: vsevolod1905@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0003-2852-8002>

Ушакова Нина Александровна — доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующая лабораторией инновационных технологий Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: naushakova@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-7914-1508>

Поступила в редакцию 29.12.2025
После доработки 15.01.2026
Принята к публикации 06.02.2026

ABOUT THE AUTHORS

Bastrakov, Aleksandr I. — Cand. Sc. (Biology), Researcher, Laboratory of Innovative Technologies, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russian Federation
E-mail: aibastrakov@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-9647-0805>

Zhuikov, Vsevolod A. — Cand. Sc. (Biology), Researcher, Laboratory of Biochemistry of Nitrogen Fixation and Nitrogen Metabolism, A.N. Bach Institute of Biochemistry, Research Center of Biotechnology RAS, Moscow, Russian Federation
E-mail: vsevolod1905@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0003-2852-8002>

Ushakova, Nina A. — Ph.D. (Biology), Chief Researcher, Head of the Laboratory of Innovative Technologies, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russian Federation
E-mail: naushakova@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0001-7914-1508>

Received December 29, 2025
Revised January 15, 2026
Accepted February 06, 2026