

Обзорная статья / Review article

УДК 579.66

DOI: <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2019-9-4-679-693>

## Проблемы и перспективы использования микроорганизмов для утилизации отходов лигноцеллюлозы

© О.И. Болотникова\*, Н.П. Михайлова\*\*, Ю.Г. Базарнова\*\*\*, Е.Б. Аронова\*\*\*, Т.А. Болотникова\*\*\*, Ю.Н. Акинина\*\*

\* Петрозаводский государственный университет,

г. Петрозаводск, Республика Карелия, Российская Федерация

\*\* Санкт-Петербургский государственный технологический институт (технический университет)»,

г. Санкт-Петербург, Российская Федерация

\*\*\* Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого,

г. Санкт-Петербург, Российская Федерация

**Резюме:** Конверсия бытовых и производственных отходов, содержащих лигноцеллюлозу, в разнообразные целевые продукты (источники биоэнергии, органические кислоты, сахарозаменители и т.д.) является одним из приоритетных направлений государственной экологической политики Российской Федерации. Однако рентабельность переработки субстратов, полученных в ходе гидролиза таких вторичных источников сырья, определяется возможностью микробиологической утилизации не только гексоз (D-глюкоза, D-манноза, D-галактоза), но и пентоз (D-ксилоза, L-арабиноза). Цель настоящего обзора – обсуждение перспектив использования микроорганизмов для утилизации пентоз лигноцеллюлозы, а также проблем, возникающих на пути технологической реализации этого процесса. В обзоре приведены современные данные о спектре про- и эукариотических микроорганизмов, обеспечивающих деструкцию лигноцеллюлозы и утилизацию ее структурных компонентов в природных экосистемах. Представлена краткая характеристика механизма действия ферментов лигниназного, целлюлазного и гемицеллюлазного комплексов. Выделены основные проблемы, сдерживающие применение энзиматического гидролиза многокомпонентных бытовых и промышленных отходов лигноцеллюлозы. Рассмотрены факторы, определяющие селективность катаболизма пентоз у мицелиальных грибов, бактерий и дрожжей. Определен спектр целевых продуктов биоконверсии пентоз лигноцеллюлозы, имеющих народно-хозяйственную значимость. Обсуждаются способы комплексной микробиологической утилизации разнообразных бытовых и сельскохозяйственных отходов, а также возможность вовлечения в данный процесс побочных продуктов промышленной деструкции древесины (кислотных гидролизатов и сульфитных щелоков).

**Ключевые слова:** отходы лигноцеллюлозы, D-ксилоза, L-арабиноза, биоконверсия, грибы, бактерии

**Благодарности:** Научный обзор подготовлен при поддержке гранта РФФИ № 18-44-100001.

**Информация о статье:** Дата поступления 25 февраля 2019 г.; дата принятия к печати 25 ноября 2019 г.; дата онлайн-размещения 30 декабря 2019 г.

**Для цитирования:** Болотникова О.И., Михайлова Н.П., Базарнова Ю.Г., Аронова Е.Б., Болотникова Т.А., Акинина Ю.Н. Проблемы и перспективы использования микроорганизмов для утилизации отходов лигноцеллюлозы // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2019. Т. 9. N 4. С. 679–693. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2019-9-4-679-693>.

# Problems and prospects for the application of microorganisms in the disposal of lignocellulose waste

Olga I. Bolotnikova\*, Natalia P. Mikhailova\*\*, Julia G. Bazarnova\*\*\*,  
Ekaterina B. Aronova\*\*\*, Tatyana A. Bolotnikova\*\*\*, Julia N. Akinina\*\*

\* Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russian Federation

\*\* St. Petersburg State Institute of Technology, St. Petersburg, Russian Federation

\*\*\* Peter the Great Saint-Petersburg Polytechnic University, St. Petersburg, Russian Federation

**Abstract:** The conversion of household and industrial wastes containing lignocellulose into a variety of target products (bioenergy sources, organic acids, sweeteners, etc.) involves one of the priority directions for the state environmental policy of the Russian Federation. However, the profitability of processing the substrates obtained by hydrolysis of such secondary sources of raw materials is determined by the possibility of microbiological utilisation for not only hexoses (D-glucose, D-mannose, D-galactose), but also pentose (D-xylose, L-arabinose). The aim of this review consists in a discussion of the prospects for using microorganisms in the disposal of lignocellulose pentoses, along with problems arising in the course of the technological implementation of this process. The review provides contemporary data on the spectrum of pro- and eukaryotic microorganisms ensuring the destruction of lignocellulose and the utilisation of its structural components in natural ecosystems. A brief description of action mechanism inherited to the enzymes of ligninase, cellulase and hemicellulase complexes is presented. The main problems hindering the enzymatic hydrolysis application to multicomponent household and industrial lignocellulose wastes are identified. The factors determining the selectivity of pentosis catabolism in mycelial fungi, bacteria and yeast are examined. The spectrum of target products in bioconversion of lignocellulose pentoses, is determined with regard of their economic importance. The methods of complex microbiological utilisation of various household and agricultural wastes, as well as the possibility of involving by-products from industrial destruction of wood (acid hydrolysates and sulphite liquors) in this process, are discussed.

**Keywords:** lignocellulose waste, D-xylose, L-arabinose, bioconversion, fungi, bacteria

**Acknowledgments:** The scientific review was supported by grant 18-44-100001 from Russian Foundation for Basic Research.

**Information about the article:** Received February 25, 2019; accepted for publication November 25, 2019; available online December 30, 2019.

**For citation:** Bolotnikova OI, Mikhailova NP, Bazarnova JG, Aronova EB, Bolotnikova TA, Akinina JN. Problems and prospects for the application of microorganisms in the disposal of lignocellulose waste. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2019;9(4):679–693. (In Russian) <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2019-9-4-679-693>

## ВВЕДЕНИЕ

Проблема утилизации бытовых и промышленных отходов в России год от года обостряется [1]. Значительная часть отходов (бытовых, сельскохозяйственных, предприятий лесоперерабатывающего комплекса) содержит лигноцеллюлозу – сложную смесь углеводородных полимеров (целлюлозы, гемицеллюлозы), а также лигнина, экстрактивных веществ и зольных элементов, чрезвычайно устойчивую к биодegradации [1–4]. Их традиционное сжигание чревато негативными экологическими последствиями из-за «парникового эффекта», обусловленного загрязнением биосферы CO<sub>2</sub> и выделением дополнительного количества тепла [5]. Благодаря Федеральному закону РФ от 24.06.1998 N 89-ФЗ

(ред. от 29.07.2018) «Об отходах производства и потребления» отдельный сбор мусора стал одним из приоритетных направлений государственной экологической политики России, что открывает широкие перспективы для вовлечения разнообразных лигноцеллюлозосодержащих отходов в промышленный оборот.

Одним из хорошо известных способов переработки данного сырья считают микробиологическую утилизацию, наглядным примером которой является технология получения биогаза [6]. Наряду с этим предлагаются новые методы конверсии отходов лигноцеллюлозы до гексозо-пентозных субстратов, пригодных для выращивания микроорганизмов-продуцентов не только возобновляемых источников энергии, а

также других, не менее ценных народно-хозяйственных продуктов [7–9]. Пентозы (D-ксилоза, L-арабиноза) в составе таких субстратов могут составлять до 92 % от общего количества сахаров [4]. Поэтому эффективная биоконверсия пентоз становится главным фактором, определяющим возможность комплексной микробиологической утилизации разнообразных бытовых и промышленных отходов растительного происхождения.

Цель настоящего обзора заключалась в обсуждении перспектив использования микроорганизмов для утилизации пентоз лигноцеллюлозы, а также проблем, возникающих на пути технологической реализации этого процесса.

**Микроорганизмы, участвующие в утилизации лигноцеллюлозы.** В природных условиях лигноцеллюлоза разрушается длительный период времени с помощью гетерогенных ассоциаций микроорганизмов, каждый участник которых выполняет строго определенную роль. Сначала комплекс гидролитических ферментов расщепляет макромолекулы лигнина, целлюлозы и гемицеллюлозы до мономеров, составляющих основу гексозо-пентозных субстратов – ферментализатов [10, 11]. Продуцентами лигниназ, целлюлаз и гемицеллюлаз являются различные представители актиномицетов, аскомицетов, базидиальных грибов, несовершенных грибов, некоторых бактерий, обитающих в почве, листовом опаде, донных отложениях содовых озер, а также других экологических нишах (табл.1). Известно, что наиболее мощным потенциалом действия обладают внеклеточные лигнолитические ферменты грибов белой и бурой гнили [10, 12, 14]. Процесс делигнификации стимулирует работу высокоспецифических целлюлаз – главных индукторов ферментативного гидролиза разветвленных макромолекул гемицеллюлозы [2, 3, 15]. Состав компонентов гемицеллюлазного комплекса до конца не установ-

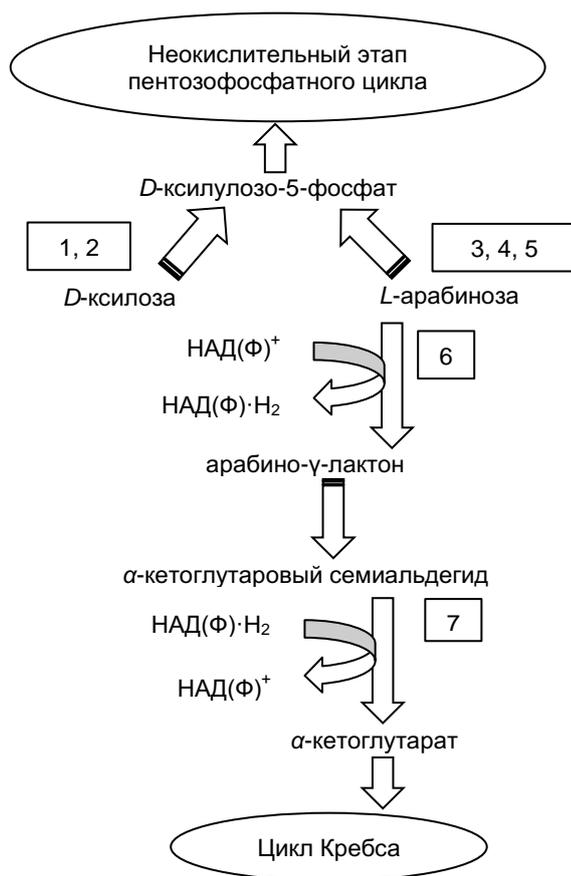
лен. Полагают, что центральное место в такой гетерогенной системе занимают индуцибельные ксиланазы, разрывающие гликозидные связи, образованные при участии D-ксилозы, основного структурного компонента гемицеллюлозы однолетних и многолетних растений [4,16]. Однако полная фрагментация макромолекул гемицеллюлозы возможна лишь при синергичном действии целлюлаз и целого комплекса высокоспецифичных эндо-1,4-β-D-ксиланазы, экзо-1,4-β-D-ксилозидазы, эндо-1,4-β-D-маннаназы, β-маннозидазы, ацетилксиланэстеразы, α-глюкуронидазы, α-L-арабинофуразидазы, α-галактозидазы, а также некоторых других, спектр которых зависит от источника выделения [2, 3, 9, 17].

Гексозо-пентозные субстраты на основе лигноцеллюлозы утилизируются микроорганизмами различных таксономических групп. Гексозы (D-глюкоза, D-манноза, D-галактоза) как наиболее энергетически выгодные источники углерода любая микробная клетка ассимилирует в первую очередь [8, 9, 11, 18]. Пути катаболизма этих сахаров хорошо исследованы и положены в основу технологий производства биотоплива, органических кислот, растворителей, кормовых витаминных добавок для сельскохозяйственных животных и т.д. [4, 6, 7, 9, 10, 19]. Ассимиляция пентоз является результатом активирования специфических реакций, трансформирующих D-ксилозу и L-арабинозу в интермедиаты общих путей катаболизма (гликолиза, пентозофосфатного либо трикарбонового циклов) [20–23] (рис. 1, 2). Однако степень их функционирования у про- и эукариотических микроорганизмов варьирует, что объясняется различной интенсивностью процессов общего обмена веществ, а также условиями внешней среды. Так, большинство мицелиальных грибов утилизирует лишь L-арабинозу, наиболее сложно метаболизируемую пентозу лигноцеллюлозы [3, 4, 9, 21, 24] (см. табл. 1).

**Таблица 1**  
**Table 1**

**Участие различных микроорганизмов в биоконверсии лигноцеллюлозы**  
**Participation of different microorganisms in the bioconversion of lignocellulose**

Утилизация лигноцеллюлозы		Количество родов микроорганизмов			Литературный источник
Фаза	Этап	Мицелиальные грибы	Бактерии	Дрожжи	
Деградация полимеров лигноцеллюлозы	Разрушение макромолекул лигнина	11	7	0	[4, 8–14]
	Разрушение макромолекул целлюлозы и гемицеллюлозы	11	6	0	[2, 3, 9, 15–17]
Утилизация сахаров лигноцеллюлозы	Ассимиляция гексоз	25	36	12	[3, 4, 6–11, 14, 18, 19]
	Ассимиляция пентоз:				
	L-арабиноза	5	13	0	[3, 4, 9, 10, 20–22, 24–30]
	D-ксилоза	1	23	12	[3, 18, 20, 22, 23, 27–33]



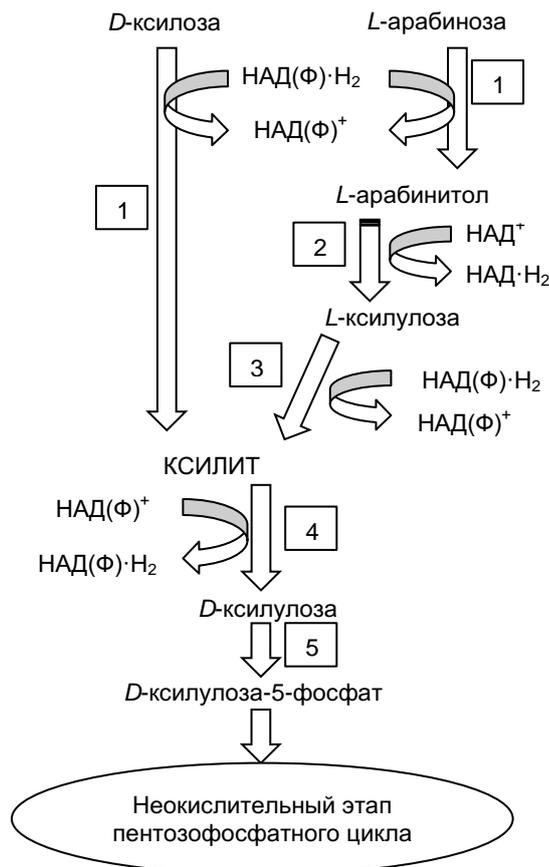
**Рис. 1. Начальные этапы метаболизма пентоз у бактерий**  
(1 – ксилоизомераза (EC 5.3.1.5); 2 – ксилулокиназа (EC 2.7.1.17);  
3 – L-арабиноизомераза (EC 5.3.1.4); 4 – L-рибулокиназа (EC 2.7.1.16);  
5 – L-рибулозо-5-фосфат-4-эпимераза (EC 5.1.3.4); 6 – L-арабинозо-1-дегидрогеназа (EC 1.1.1.46);  
7 – дегидрогеназа  $\alpha$ -кетоглутарового семиальдегида (EC 1.2.1.26))

**Fig. 1. Initial steps of pentoses metabolism in bacterial cells**  
(1 – xylose isomerase (EC 5.3.1.5); 2 – xylulokinase (EC 2.7.1.17);  
3 – L-arabinose isomerase (EC 5.3.1.4); 4 – L-ribulokinase (EC 2.7.1.16);  
5 – L-ribulose-5-phosphate-4-epimerase (EC 5.1.3.4); 6 – L-arabinose-1-dehydrogenase (EC 1.1.1.46);  
7 –  $\alpha$ -ketoglutarate semialdehyde dehydrogenase (EC 1.2.1.26))

Многообразие и лабильность химических реакций бактериальной клетки не только расширяют спектр утилизируемых пентоз, но также делают возможным катаболизм таких источников углерода при незначительной концентрации или даже полном отсутствии кислорода. Среди факультативных анаэробов, обладающих способностью ассимилировать L-арабинозу и D-ксилозу, – бактерии-азотофиксаторы *Azospirillum brasiliense*, *Herbaspirillum sp.* [25, 26], алкалофильные археи содовых озер *Alkalitalea saponilacus gen. nov., sp. nov.* [27], *Clostridium alkalicellum sp. nov.* [28], *Amphibacillus cookii sp. nov.* [29], *Alkalibacter saccharofermentans gen. nov., sp. nov.* и *Halonatronum saccharophilum gen. nov., sp. nov.* [20], почвенные штаммы *Amphibacillus xylanus* [29], *Esherichia coli* [22] и *Aerobacter aerogenes* [30], а также *Thermoanaerobacter ethanolicus* [31]. Другие бактерии, подобно мицелиальным грибам, выборочно ассимилируют

L-арабинозу или D-ксилозу [30, 31] (см. табл. 1).

Метаболические пути дрожжей функционируют по принципу максимальной экономии, то есть при дефиците гексоз в среде клетки начинают продуцировать ферменты для утилизации наиболее легко метаболизируемого пятиатомного источника углерода [4, 32, 33]. Поэтому у дрожжей, адаптированных к обитанию на коре деревьев и кустарников, в листовом опаде, а также на иных растительных субстратах, широко распространена способность ассимилировать D-ксилозу [18]. Известно, что транспорт и внутриклеточный катаболизм D-ксилозы активируются кислородом даже при его незначительной концентрации (так называемые условия микроаэробноза) [20, 32, 33]. Исследовано более 30 видов ксилозоассимилирующих дрожжей, в основном представителей *Candida sp.* и *Pichia sp.*, а также *Debaryomyces hansenii*, *Pachysolen tannophilus* и некоторых других [18] (см. табл. 1).



**Рис. 2. Начальные этапы метаболизма пентоз у грибов**  
(1 – ксилоредуктаза (альдозоредуктаза) или НАД(Ф)×Н-зависимая D-ксилозоредуктаза (EC 1.1.1.21); 2 – L-арабитол-4-дегидрогеназа (EC 1.1.1.12); 3 – L-ксилулозоредуктаза (EC 1.1.1.10); 4 – ксилитдегидрогеназа (D-ксилулозоредуктаза) или ДНФ-ксилитол (D-ксилулозо)-дегидрогеназа (EC 1.1.1.9); 5 – D-ксилулокиназа (EC 2.7.1.17))

**Fig. 2. Initial steps of pentoses metabolism in fungal cells**  
(1 – xylose reductase (aldose reductase) or NAD(P)H-dependent xylose reductase (EC 1.1.1.307); 2 – L-arabinitol-4-dehydrogenase (EC 1.1.1.12); 3 – L-xylulose reductase (EC 1.1.1.10); 4 – xylitol dehydrogenase (D-xylulose reductase) or NAD<sup>+</sup>-linked xylitol dehydrogenase (xylitol-2-dehydrogenase) (EC 1.1.1.9); 5 – xylulokinase (EC 2.7.1.17))

Таким образом, в природных экосистемах микробиологическая утилизация лигноцеллюлозы однолетних и многолетних растений состоит из двух этапов. Сначала макромолекулы лигнина, целлюлозы и гемицеллюлозы разрушаются до субстратов, содержащих индивидуальные сахара – гексозы и пентозы. Первостепенную роль в данном процессе играют гидролазы мицелиальных грибов *Trichoderma sp.*, *Aspergillus sp.*, *Fusarium sp.* и некоторых других [2–4, 9, 12]. Затем гексозо-пентозные субстраты подвергаются биоконверсии различными штаммами бактерий и дрожжей. Именно такая модель позволяет осуществлять эффективную переработку бытовых и промышленных отходов лигноцеллюлозы, сопряженную с получением различных народнохозяйственных продуктов. Основы биодegradации лигноцеллюлозы так же, как пути распада гексоз, сегодня достаточно хорошо освещены в научной литературе [9, 10, 13, 14, 34–36]. Поэто-

му наше внимание было сконцентрировано на особенностях распада пентоз у микроорганизмов различных таксономических групп.

Особенности утилизации пентоз про- и эукариотическими микроорганизмами. Известно, что энергетический обмен любой биологической системы, независимо от степени ее сложности, обеспечивают реакции общих путей катаболизма сахаров. Их функционирование в микробной клетке определяется условиями окружающей среды [3, 4, 7, 9, 20, 22]. При недостатке либо полном отсутствии кислорода D-ксилоза и L-арабиноза окисляются до органических кислот, спиртов, кетонов и т.д. Бактерии продуцируют такие вещества из ацетилфосфата, пирувата и ацетил-КоА. Однако спектр, а также количественное соотношение целевых продуктов неполного окисления пентоз зависят от таксономического положения вида и значения pH среды [29, 37, 38, 39] (рис. 3).

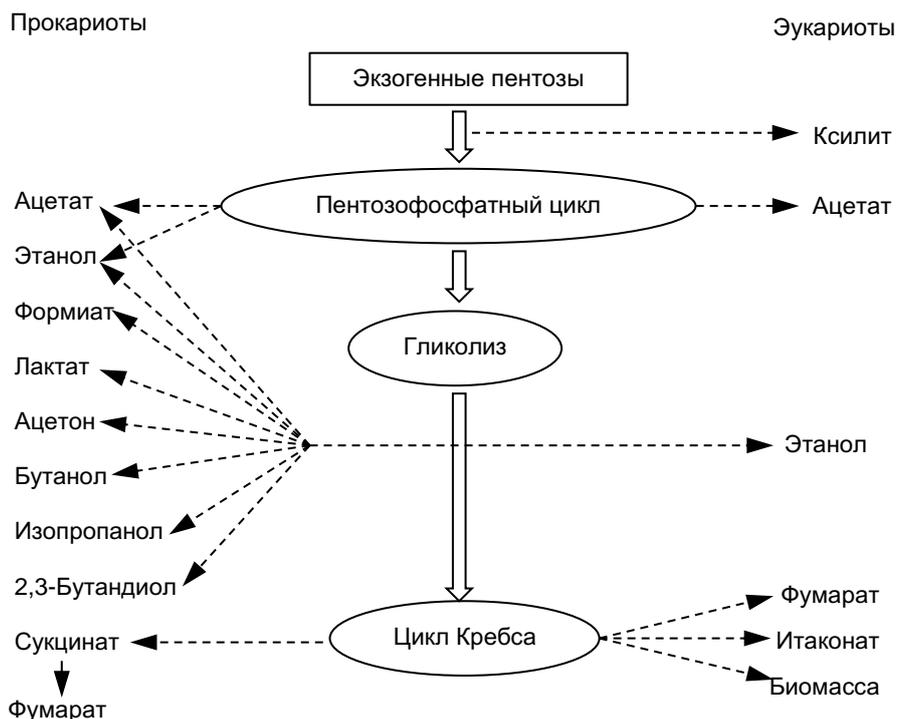


Рис. 3. Различные продукты биоконверсии пентоз

Fig. 3. Different products of pentoses bioconversion

При щелочных величинах рН в ходе смешанного гетероферментативного брожения штаммы, относящиеся к энтерограмме, а также представители *Aerobacter sp.*, *Bacillus sp.*, *Clostridium sp.*, *Klebsiella sp.* образуют смесь органических кислот (формиат, ацетат, лактат, пропионат, сукцинат и фумарат), а закисление среды индуцирует образование этанола, либо 2,3-бутандиола [22, 27, 31, 40]. Основными продуктами ацетоно-бутилового брожения у штаммов *Clostridium acetobutylicum* является смесь ацетона,

бутанола и этанола [37, 38]. Ацетоно-этанольное брожение, характерное для *Bacillus maceraus* (*B. acetoethylicum*), заканчивается образованием смеси уксусной, муравьиной и молочной кислот, а также этанола и ацетона [41]. В то же время спектр продуктов неполного окисления пентоз у бактерий реликтовых микробных сообществ остается мало изученным [27, 39, 42]. Эффективность биоконверсии пентоз лигноцеллюлозы некоторыми прокариотическими микроорганизмами иллюстрирует табл. 2.

Выход различных продуктов микробиологической конверсии пентоз

Таблица 2

Yield of products of pentoses microbial conversion

Table 2

Целевой продукт	Выход, г/г ассимилируемых пентоз	Вид микроорганизма	Литературный источник
Ацетат	0,58–0,76	<i>Clostridium thermoaceticum</i>	[43]
Фумарат	0,16	<i>Rhizopus arrhizus</i>	[44]
Этанол	0,28–0,50	<i>Aspergillus terreus</i> <i>Fusarium oxysporum</i>	[45, 46]
	0,29–0,42	<i>Thermoanaerobacter ethanolicus</i>	[31]
	0,36–0,42	<i>Candida shehatae</i> <i>Pichia stipitis</i>	[47, 48]
2,3-Бутандиол	0,29–0,46	<i>Klebsiella pneumoniae</i>	[40]
Бутанол	0,26–0,29	<i>Clostridium acetobutylicum</i>	[37, 38]
Ксилит	0,68–0,90	<i>Debaryomyces hansenii</i> <i>Kluyveromyces marxianus</i> <i>Pichia guilliermondii</i>	[23, 49, 50]
Итаконат	0,23-0,45	<i>Aspergillus terreus</i>	[24]

Грибы не способны утилизировать D-ксилозу и L-арабинозу без кислорода, активирующего образование пятиатомного спирта ксилита, а также D-ксилозу-5-фосфата, интермедиата пентозо-фосфатного цикла [21, 24, 32, 33]. Продукты неполного окисления пентоз в эукариотической клетке образуются в основном из-за уменьшения степени аэрации среды, причем их спектр по сравнению с бактериями заметно уже (см. рис. 3). Так, микроаэриобиоз частично либо полностью блокирует катаболизм D-ксилозы у дрожжей на этапе образования ксилита [20, 23]. Другим продуктом неполного окисления D-ксилозы является этанол [9, 11, 20, 32, 33]. Мицелиальные грибы помимо этанола продуцируют из L-арабинозы ацетат, фумарат, либо итаконат [10, 11, 14, 21, 24, 44]. Эффективность образования указанных продуктов некоторыми видами грибов отражена в таб. 2. Полное насыщение среды кислородом (аэриобиоз) стимулирует окисление пентоз до конечных продуктов – H<sub>2</sub>O и CO<sub>2</sub>. Энергия АТФ, аккумулируемая в ходе данного процесса,

активирует рост и размножение грибов, биомасса которых представляет народно-хозяйственную значимость в качестве белковой и витаминной кормовой добавки для сельскохозяйственных животных [3, 4, 8, 9, 19]. Таким образом, литературные данные указывают на принципиальную возможность использования D-ксилозы и L-арабинозы для решения различных народно-хозяйственных задач.

*Способы микробиологической утилизации отходов растительного происхождения.* О целесообразности микробиологической конверсии отходов, содержащих лигноцеллюлозу, наглядно свидетельствует экологическая обстановка большинства регионов России [1]. В то же время раздельный сбор и сортировка не обеспечивают абсолютной однородности бытового и промышленного мусора [3, 5]. Поэтому утилизация таких источников сырья после общего этапа предварительной обработки [2, 4, 8, 9, 11, 13] должна осуществляться различными способами (рис. 4).



**Рис. 4. Способы биоконверсии лигноцеллюлозосодержащих отходов различного происхождения**

**Fig. 4. Bioconversion methods of the different lignocellulose-containing wastes**

Согласно первому из них (I), макромолекулы лигнина, целлюлозы и гемицеллюлозы разрушаются гидролазами мицелиальных грибов до ферментолитов. Этот способ имеет ряд неоспоримых преимуществ: мягкий температурный режим, экологическая безопасность, пригодность гексозо-пентозных субстратов для культивирования микроорганизмов различных таксономиче-

ских групп [10, 13, 31, 34, 39]. Однако потребность огромного количества лигниназ, целлюлаз и специфических к каждому типу отходов гемицеллюлаз, а также их иммобилизация в составе сложного комплекса требует специальных технологических решений, отличающихся от известных способов ферментативного гидролиза гомополисахаридов (крахмала, целлюлозы) [9, 14, 51].

Поэтому наиболее перспективным сырьем для получения ферментализатов являются бытовые, сельскохозяйственные и промышленные отходы, содержащие незначительное количество «нецеллюлозных» примесей [2–4, 52].

Другой способ (II) существенно расширяет спектр источников вторичного сырья для получения гексозо-пентозных субстратов за счет побочных продуктов целлюлозно-бумажных комбинатов, гидролизных заводов, иных предприятий деревообрабатывающего комплекса. Гидролиз таких отходов, содержащих значительное количество лигнина и гемицеллюлозы, целесообразно проводить минеральными кислотами. Кислотный гидролиз широко применяли в СССР. Уже тогда были разработаны и успешно внедрены в производство так называемые «мягкие» способы кислотной деструкции древесины, позволяющие снизить токсический эффект на окружающую среду [2, 53]. Их главные достоинства: простота и относительно низкая стоимость, незначительный временной интервал обработки растительного сырья, достаточно высокий процент высвобождения гексозных и пентозных сахаров [2, 54]. Однако в составе кислотных гидролизатов лигноцеллюлозы присутствует целый ряд компонентов (летучие органические кислоты, фурфурол, 5-дигидроксиметилфурфурол, вещества лигнофуранового комплекса), оказывающих неспецифический ингибирующий эффект на реакции общего обмена микробной клетки [55]. Поэтому возможность микробиологической утилизации гексозо-пентозных субстратов, полученных кислотным гидролизом, зависит от глубины предварительной детоксикации [2, 11, 56].

Наконец, при выборе продуцента для конверсии субстратов на основе лигноцеллюлозы необходимо учитывать совокупность таких технологических характеристик микробного штамма-продуцента, как активность метаболизма, физиологическую пластичность, способ регуляции образования целевого продукта, трудоемкость его выделения. Ферментализаты, представленные в основном D-глюкозой, пригодны для получения широкого спектра народнохозяйственных продуктов (см. рис. 4).

Тем не менее бактерии, имеющие уникальную физиологическую пластичность, являются по сути гетероферментерами, образующими целый набор веществ, соотношение которых определяет pH и уровень аэрации среды [22, 27, 31]. Дрожжи выгодно отличает ацидофильность, способность к образованию монопродукта из гексоз и узкого спектра продуктов из пентоз (см. рис. 3). Их экономический выход регулируется концентрацией растворенного в среде кислорода [18, 20, 23, 47–50]. Биотехнологическая значимость этих микроорганизмов для конверсии субстратов, полученных кислотным способом, определяется возможностью конструирования штаммов, сохраняющих метаболическую актив-

ность в присутствии летучих органических кислот, фурфурола, 5-дигидроксиметилфурфурола и веществ лигнофуранового комплекса [2, 11, 55–57].

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Принципиальная возможность для комплексной микробиологической конверсии разнообразных лигноцеллюлозосодержащих отходов существует. Мировым научным сообществом уже накоплен значительный экспериментальный материал о способах деструкции растительных гомо- и гетерополисахаридов, а также спектре микроорганизмов, утилизирующих различные компоненты полученных таким образом гексозо-пентозных смесей. Вместе с тем достаточно много факторов, тормозящих разработку и внедрение микробиологических способов конверсии данных субстратов в ценные для народного хозяйства продукты. Так, длительность технологического цикла, необходимость индивидуального подбора микробных целлюлаз и гемицеллюлаз с учетом происхождения вторичного непищевого источника растительного сырья снижают коммерческую привлекательность энзиматического гидролиза многокомпонентных бытовых и промышленных отходов лигноцеллюлозы. Несмотря на идентификацию значительного количества микроорганизмов различных таксономических групп, до сих пор не сформировано целостное представление о скоординированной регуляции их метаболизма, позволяющее использовать живую клетку в качестве промышленного биокатализатора для получения того или иного монопродукта из пентоз лигноцеллюлозосодержащих отходов.

Тем не менее возможности для преодоления указанных трудностей существуют. Они заключаются в модернизации стандартных приемов кислотной деструкции растительных полисахаридов, способной значительно уменьшить негативный эффект ингибиторов гексозо-пентозных субстратов на про- и эукариотические микроорганизмы. Благодаря широко развитой сети предприятий ЦБК наша страна имеет хорошие технологические предпосылки для вовлечения указанным способом в промышленный оборот не только многокомпонентных бытовых и сельскохозяйственных отходов, но также побочных продуктов промышленной деструкции древесины. Однако успешное решение этой задачи невозможно без создания хорошей методической базы для конструирования штаммов-продуцентов органических кислот, растворителей, источников биоэнергии, сахарозаменителей и др. на основе пентоз лигноцеллюлозы. Алгоритм практического воплощения таких проектов в каждом конкретном случае будет определяться экономической целесообразностью получения того или иного целевого продукта, а также особенностями народно-хозяйственной деятельности субъекта Российской Федерации.

**БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК**

1. Кальнер В.Д. Экологически ориентированная среда обитания - интегральный критерий качества жизни // *Экология и промышленность России*. 2019. Т. 23. N 10. С. 50–55.
2. Болотникова О.И., Михайлова Н.П., Гинак А.И. Кислотный и энзиматический гидролиз непищевых источников растительной биомассы: перспективы промышленной реализации (обзор) // *Известия Санкт-Петербургского государственного технологического института (технического университета)*. 2017. N 39 (65). С. 89–95.
3. Cheng H., Wang L. Lignocelluloses feedstock biorefinery as petrorefinery substitutes. Open access peer-reviewed chapter. 2013. Available from: <https://www.intechopen.com/books/biomass-now-sustainable-growth-and-use/lignocelluloses-feedstock-biorefinery-as-petrorefinery-substitutes> [Accessed 26th January 2019].
4. Chen H. *Biotechnology of lignocellulose, theory and practice*. Chemical Industry Press, Beijing and Springer, 2014. 510 p.
5. Гунич С.В., Янчуковская Е.В., Днепровская Н.И. Анализ современных методов переработки твердых бытовых отходов // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2015. N 2 (13). С. 110–115.
6. Щукина Т.В. Биогаз – перспективы и возможности производства // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2012. N 1 (2). С. 113–118.
7. Чхенкели В.А., Глушенкова Т.В., Горяева Н.А., Чхенкели Л.Г., Калинович А.Е. Оптимизация получения биологически активной субстанции на основе гриба-ксилотрофа *Trametes pubescens shumach.*: Fr.)Pilat // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2011. N 1 (4). С. 84–89.
8. Maitan-Alfenas G.P., Visser E.M., Guimarães V.M. Enzymatic hydrolysis of lignocellulosic biomass: converting food waste in valuable products // *Current Opinion in Food Science*. 2015. Vol. 1. P. 44–49. <https://doi.org/10.1016/j.cofs.2014.10.001>
9. Ferreira J.A., Mahboubi A., Lennartsson P.R., Taherzadeh M.J. Waste biorefineries using filamentous ascomycetes fungi: present status and future prospects // *Bioresource Technology*. 2016. Vol. 215. P. 334–345. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.03.018>
10. Kulikova N.A., Kleina O.I., Stepanova E.V., Koroleva O.V. Use of Basidiomycetes in Industrial Waste Processing and Utilization Technologies: Fundamental and Applied Aspects (Review) // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2011. T. 47. N 6. С. 619–634.
11. Jönsson L.J., Alriksson B., Nilvebrant N.-O. Bioconversion of lignocellulose: inhibitors and detoxification // *Biotechnology for Biofuels*. 2013. Vol. 6. Issue 1. P. 16–26. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-6-16>
12. Górńska E.B., Jankiewicz U., Dobrzyński J., Gałazka A., Sitarek M., Gozdowski D., et al. Production of ligninolytic enzymes by cultures of white rot fungi // *Polish journal of microbiology / Polskie Towarzystwo Mikrobiologów = The Polish Society of Microbiologists*. 2014. Vol. 63. Issue 4. P. 461–465. <https://doi.org/10.33073/pjm-2014-062>
13. Plácido J., Capareda S. Ligninolytic enzymes: a biotechnological alternative for bioethanol production // *Bioresources and Bioprocessing*. 2015. Vol. 2. 12 p. <https://doi.org/10.1186/s40643-015-0049-5>
14. Sokan-Adeaga A.A., Ana Godson R.E.E., Sokan-Adeaga M.A., Sokan-Adeaga E.D. Lignocelluloses: An economical and ecological resource for bio-ethanol production. A Review // *International Journal of Natural Resource Ecology and Management*. 2016. Vol. 1. Issue 3. p. 128–144. <https://doi.org/10.11648/j.ijnrem.20160103.18>
15. Приставка А.А., Попова И.В. Влияние фтора на ферментативную активность грибных целлюлаз // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2015. N 1 (12). С. 36–46.
16. Gavrillov S.N., Stracke C., Jensen K., Menzel P., Kallnik V., Slesarev A., et al. Isolation and characterization of the first xylanolytic hyperthermophilic euryarchaeon *Thermococcus* sp. strain 2319×1 and its unusual multidomain glycosidase // *Frontiers in Microbiology*. 2016. Vol. 7. Issue 75. P. 552–569. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00552>
17. Peng X., Qiao W., Mi S., Jia X., Su H., Han Y. Characterization of hemicellulase and cellulase from the extremely thermophilic bacterium *Caldicellulosiruptor owensensis* and their potential application for bioconversion of lignocellulosic biomass without pretreatment // *Biotechnology for Biofuels*. 2015. Vol. 8. Issue 1. P. 131–145. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0313-0>
18. Kurtzman C.P., Fell J.W., Boekhout T. (eds.). *The Yeasts A Taxonomic Study*, 5th Edition. Elsevier, Amsterdam, Netherlands. 2011. 2354 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-52149-1.00007-0>
19. Mahboubi A., Ferreira J.A., Taherzadeh M.J., Lennartsson P.R. Production of fungal biomass for feed, fatty acids, and glycerol by *Aspergillus oryzae* from fat-rich dairy substrates // *Fermentation*. 2017. Vol. 3. Issue 4. P. 48–58. <https://doi.org/10.3390/fermentation3040048>
20. Bolotnikova O.I., Trushnikova E.P., Mikhailova N.P., Ginak A.I. Production of xylitol and ethanol and activity of the key enzymes of D-xylose consumption in *Pachysolen tannophilus* mutant strains // *Microbiology*. 2015. Vol. 84. N 4. P. 479–484. <https://doi.org/10.1134/S0026261715040049>
21. De Groot M.J., Prathumpai W., Visser J., Ruijter G.J. Metabolic control analysis of *Aspergillus niger* L-arabinose catabolism // *Biotechnology Progress*. 2005. Vol. 21. Issue 6. P. 1610–1616. <https://doi.org/10.1021/bp050189o>
22. Koirala S., Wang X., Rao C.V. Reciprocal regulation of L-arabinose and D-xylose metabolism

- in *Escherichia coli* // *Journal of Bacteriology*. 2016. Vol. 198. Issue 3. P. 386–393. <https://doi.org/10.1128/JB.00709-15>
- 23.** Chen X., Jiang Z.-H., Chen S., Qin W. Microbial and bioconversion production of D-xylitol and its detection and application // *International Journal of Biological Sciences*. 2010. Vol. 6. Issue 7. P. 834–844. <https://doi.org/10.7150/ijbs.6.834>
- 24.** Saha B.C., Kennedy G.J., Qureshi N., Bowman M.J. Production of itaconic acid from pentose sugars by *Aspergillus terreus* // *Biotechnology Progress*. 2017. Vol. 33. Issue 4. P. 1059–1067. <https://doi.org/10.1002/btpr.2485>
- 25.** Watanabe S., Kodaki T., Makino K. L-Arabinose 1-dehydrogenase: A novel enzyme involving in bacterial L-arabinose metabolism // *Nucleic Acids Symposium Series*. 2005. Vol. 49. Issue 1. P. 309–310. <https://doi.org/10.1093/nass/49.1.309>
- 26.** Bajerski F., Ganzert L., Mangelsdorf K., Lipski A., Busse H.-J., Padur L., et al. *Herbaspirillum psychrotolerans* sp. nov., a member of the family Oxalobacteraceae from a glacier forefield // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2013. Vol. 63. Issue 9. P. 3197–3203. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.046920-0>
- 27.** Zhao B., Chen S. *Alkalitalea saponilacus* gen. nov., sp. nov., an obligately anaerobic, alkaliphilic, xylanolytic bacterium from a meromictic soda lake // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2012. Vol. 62. Issue 11. P. 2618–2623. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.038315-0>
- 28.** Zhilina T.N., Kevbrin V.V., Tourova T., Lysenko A.M., Kostrikin N.A., Zavarzin G.A. *Clostridium alkalicellum* sp. nov., an obligately alkaliphilic cellulolytic bacterium from a soda lake in the baikal region // *Microbiology*. 2005. Vol. 74. Issue 5. P. 557–566. <https://doi.org/10.1007/s11021-005-0103-y>
- 29.** Pugin B., Blamey J.M., Baxter B.K., Wiegand J. *Amphibacillus cookii* sp. nov., a facultatively aerobic, spore-forming, moderately halophilic, alkalithermotolerant bacterium // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2012. Vol. 62. Issue 9. P. 2090–2096. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.034629-0>
- 30.** Choudhury D., Gayen K., Saini S. Dynamic control of arabinose and xylose utilization in *E. coli* // *The Canadian Journal of Chemical Engineering*. 2018. Vol. 96. Issue 9. P. 1881–1887. <https://doi.org/10.1002/cjce.23197>
- 31.** Luo H., Wu Y., Kole C. *Compendium of Bioenergy Plants: Switchgrass*. CRC Press. 2014. 464 p.
- 32.** Zimmermann F.K., Entian K.-D. *Yeast Sugar Metabolism. Biochemistry, Genetics, Biotechnology and Application*. CRC Press, 1997. 567 p.
- 33.** Gupta R., Mehta G., Kuhad R.C. Fermentation of pentose and hexose sugars from corncob, a low cost feedstock into ethanol // *Biomass and Bioenergy*. 2012. Vol. 47. P. 334–341. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2012.09.027>
- 34.** Скиба Е.А., Миронова Г.Ф. Преимущества совмещения биокаталитических стадий в синтезе биоэтанола из целлюлозосодержащего сырья // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2016. Т. 6. N 4. С. 53–60. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2016-6-4-53-60>
- 35.** Козлов И.А., Гарипов Р.М. Катализ и его роль в процессах глубокой переработки растительной биомассы // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2017. Т. 7. N 1. С. 188–191. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2017-7-1-188-191>
- 36.** Макарова Е.И., Будаева В.В. Оценка эффективности ферментативного гидролиза плодовых оболочек овса с подпиткой при высоких начальных концентрациях субстрата // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2017. Т. 7. N 4. С. 51–57. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2017-7-4-51-57>
- 37.** Молокова К.В., Привалова Е.А., Гиль Т.А. Культивирование *Clostridium acetobutylicum* VKM 1787 – продуцента бутанола, ацетона и этанола. // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2013. N 1 (4). С. 87–91.
- 38.** Raganati F., Olivieri G., Russo M.E., Marzocchella A. Butanol production by *Clostridium acetobutylicum* in a continuous packed bed reactor fed with cheese whey // *Chemical Engineering Transactions*. 2013. Vol. 32. P. 937–642. <https://doi.org/10.3303/CET1332157>
- 39.** Sousa J.A.B., Sorokin D.Y., Bijmans M.F.M., Plugge C.M., Stams A.J.M. Ecology and application of haloalkaliphilic anaerobic microbial communities // *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2015. Vol. 99. Issue 22. P. 9331–9336. <https://doi.org/10.1007/s00253-015-6937-y>
- 40.** Jung M.-Y., Mazumdar S., Shin S.H., Yang K.-S., Lee J., Oh M.-K. Improvement of 2,3-butanediol yield in *Klebsiella pneumoniae* by deletion of the pyruvate formate-lyase gene // *Applied and Environmental Microbiology*. 2014. Vol. 80. Issue 19. P. 6195–6203. <https://doi.org/10.1128/AEM.02069-14>
- 41.** Gupta A., Murarka A., Campbell P., Gonzalez R. Anaerobic fermentation of glycerol in *paenibacillus macerans*: Metabolic pathways and environmental determinants // *Applied and Environmental Microbiology*. 2009. Vol. 75. Issue 18. P. 5871–5883. <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.01246-09>
- 42.** Sravanthi T., Tushar L., Sasikala Ch., Ramana Ch.V. *Alkalispirochaeta cellulovorans* gen. nov., sp. nov., a cellulose-hydrolysing, alkaliphilic, halotolerant bacterium isolated from the gut of a wood-eating cockroach (*Cryptocercus punctulatus*), and reclassification of four species of *Spirochaeta* as new combinations within *Alkalispirochaeta* gen. nov. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2016. Vol. 66. Issue 4. P. 1612–1619. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.000865>
- 43.** Balasubramanian N., Kim J.S., Lee Y.Y. Fermentation of xylose into acetic acid by *Clostridium thermoaceticum* // *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 2001. Vol. 91. Issue 1-9. P. 367–376. <https://doi.org/10.1385/abab:91-93:1-9:367>

44. Liu H., Wang W., Deng L., Wang F., Tan T. High production of fumaric acid from xylose by newly selected strain *Rhizopus arrhizus* RH 7-13-9# // *Bioresource Technology*. 2015. Vol. 186. P. 348–350. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.03.109>

45. Anasontzis G.E., Christakopoulos P. Challenges in ethanol production with *Fusarium oxysporum* through consolidated bioprocessing // *Bioengineered*. 2014. Vol. 5. Issue 6. P. 393–395. <https://doi.org/10.4161/bioe.36328>

46. Assis L.F., Kagohara E., Omori Á.T., Comasseto J.V., Andrade L.H., Porto A.L.M. Deracemization of (RS)-1-[(4-methylselanyl)phenyl]ethanol and (rs)-1-[(4-ethylselanyl)phenyl]ethanol by strains of *Aspergillus terreus* // *Food Technology and Biotechnology*. 2007. Vol. 45. Issue 4. P. 415–419.

47. Chandel A.K., Kapoor R.K., Singh A., Khandel R.C. Detoxification of sugarcane bagasse hydrolysate improves ethanol production by *Candida shehatae* NCIM 3501 // *Bioresource Technology*. 2007. Vol. 98. Issue 10. P. 1947–1950. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2006.07.047>

48. Agbogbo F.K., Coward-Kelly G. Cellulosic ethanol production using the naturally occurring xylose-fermenting yeast, *Pichia stipitis* // *Biotechnology Letters*. 2008. Vol. 30. Issue 9. P. 1515–1524. <https://doi.org/10.1007/s10529-008-9728-z>

49. Prakash G., Varma A.J., Prabhune A., Shouche Y., Rao M. Microbial production of xylitol from D-xylose and sugarcane bagasse hemicellulose using newly isolated thermotolerant yeast *Debaryomyces hansenii* // *Bioresource Technology*. 2011. Vol. 102. Issue 3. P. 3304–3308. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.10.074>

50. Zou Y.Z., Qi K., Chen X., Miao X.L., Zhong J.J. Favorable effect of very low initial KLa value on xylitol production from xylose by a self-isolated strain of

*Pichia guilliermondii* // *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 2010. Vol. 109. Issue 2. P. 149–152. <https://doi.org/10.1016/j.jbiosc.2009.07.013>

51. Dashtban M., Schraft H., Qin W. Fungal bioconversion of lignocellulosic residues; Opportunities & Perspectives // *International Journal of Biological Sciences*. 2009. Vol. 5. Issue 6. P. 578–595. <https://doi.org/10.7150/ijbs.5.578>

52. Вазетдинова А.А., Харина М.В., Логинова И.В., Клещевников Л.И. Ферментализация целлюлозосодержащих остатков производства фурфурола из отходов растительного сырья // *Башкирский химический журнал*. 2017. Т. 24. № 1. С. 27–31.

53. Харина М.В., Григорьева О.Н. Особенности конструкции реакторов для кислотного гидролиза лигноцеллюлозосодержащего сырья // *Вестник Технологического университета*. 2017. Т. 20. № 13. С. 143–150.

54. Фазлиев И.И., Минзанова С.Т., Ахмадулина Ф.Ю., Мухачев С.Г. Влияние кислот различной природы на гидролиз пивной дробины // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2012. № 2 (3). С. 50–53.

55. Григорьева О.Н., Харина М.В. Кислотный гидролиз лигноцеллюлозосодержащего сырья в технологии получения биоэтанола // *Вестник Технологического университета*. 2016. Т. 19. № 10. С. 128–132.

56. Логинова И.В., Харина М.В. Исследование высокотемпературного автогидролиза лигноцеллюлозного сырья // *Вестник Технологического университета*. 2017. Т. 20. № 6. С. 143–145.

57. Болотникова О.И., Михайлова Н.П., Гинак А.И. Сравнительный анализ физиологии роста ксилитоассимилирующих дрожжей *Candida shehatae* и *Pachysolen tannophilus* // *Микология и фитопатология*. 2013. Т. 47. № 5. С. 329–332.

## REFERENCES

1. Kal'ner V.D. An ecologically oriented human environment is an integral criterion for the quality of life. *Ekologiya i promyshlennost' Rossii* = Ecology and Industry of Russia. 2019;23(10):50–55. (In Russian)

2. Bolotnikova OI, Mikhailova NP, Ginak AI. Acid and enzymatic hydrolysis of non-food-based biomass sources: prospects for industrial implementation. *Izvestiya Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo instituta (tekhnicheskogo universiteta)*. = Bulletin of the Saint Petersburg State Institute of Technology (Technical University). 2017;39:89–95. (In Russian)

3. Cheng H, Wang L. *Lignocelluloses feedstock biorefinery as petrorefinery substitutes*. Open access peer-reviewed chapter. 2013. Available from: <https://www.intechopen.com/books/biomass-now-sustainable-growth-and-use/lignocelluloses-feedstock-biorefinery-as-petrorefinery-substitutes> [Accessed 26th January 2019].

4. Chen H. *Biotechnology of lignocellulose, theory and practice*. Chemical Industry Press, Beijing

and Springer; 2014. 510 p.

5. Gunich SV, Yanchukovskaya EV, Dneprovskaya NI. Analysis of modern methods of hard domestic wastes processing. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2015;2:110–115. (In Russian)

6. Shchukina TV. Biogas – prospects and manufacture possibilities. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2012;1:113–118. (In Russian)

7. Chkhenkeli VA, Glushenkova TV, Goryaeva NA, Chkhenkeli LG, Kalinovich AE. Optimization of production of biologically active substance on the basis of the fungus-xylotroph *Trametes pubescens* Shumacher: Fr.)Pilát. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2011;1:84–89. (In Russian)

8. Maitan-Alfenas GP, Visser EM, Guimarães VM. Enzymatic hydrolysis of lignocellulosic bio-

mass: converting food waste in valuable products. *Current Opinion in Food Science*. 2015;1:44–49. <https://doi.org/10.1016/j.cofs.2014.10.001>

9. Ferreira JA, Mahboubi A, Lennartsson PR, Taherzadeh MJ. Waste biorefineries using filamentous ascomycetes fungi: present status and future prospects. *Bioresource Technology*. 2016;215:334–345. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.03.018>

10. Kulikova NA, Kleina OI, Stepanova EV, Korableva OV. Use of Basidiomycetes in Industrial Waste Processing and Utilization Technologies: Fundamental and Applied Aspects (Review). *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2011;47(6): 619–634.

11. Jönsson LJ, Alriksson B, Nilvebrant N-O. Bioconversion of lignocellulose: inhibitors and detoxification. *Biotechnology for Biofuels*. 2013;6(1): 16–26. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-6-16>

12. Górska EB, Jankiewicz U, Dobrzyński J, Gałązka A, Sitarek M, Gozdowski D, et al. Production of ligninolytic enzymes by cultures of white rot fungi. *Polish journal of microbiology*. 2014;63(4): 461–465. <https://doi.org/10.33073/pjm-2014-062>

13. Plácido J, Capareda S. Ligninolytic enzymes: a biotechnological alternative for bioethanol production. *Bioresources and Bioprocessing*. 2015;2: 12 p. <https://doi.org/10.1186/s40643-015-0049-5>

14. Sokan-Adeaga AA, Ana Godson REE, Sokan-Adeaga MA, Sokan-Adeaga ED. Lignocelluloses: An economical and ecological resource for bioethanol production. A Review. *International Journal of Natural Resource Ecology and Management*. 2016;1(3):128–144. <https://doi.org/10.11648/j.ijnrem.20160103.18>

15. Pristavka AA, Popova IV. Influence of sodium fluoride on enzymatic activity of fungal cellulases. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biokhimiya* = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2015;1:36–46. (In Russian)

16. Gavrillov SN, Stracke C, Jensen K, Menzel P, Kallnik V, Slesarev A, et al. Isolation and characterization of the first xylanolytic hyperthermophilic euryarchaeon *Thermococcus* sp. strain 2319×1 and its unusual multidomain glycosidase. *Frontiers in Microbiology*. 2016;7(75):552–569. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00552>

17. Peng X, Qiao W, Mi S, Jia X, Su H, Han Y. Characterization of hemicellulase and cellulase from the extremely thermophilic bacterium *Caldicellulosiruptor owensensis* and their potential application for bioconversion of lignocellulosic biomass without pretreatment. *Biotechnology for Biofuels*. 2015;8(1): 131–145. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0313-0>

18. Kurtzman CP, Fell JW, Boekhout T. (eds.). *The Yeasts A Taxonomic Study*. 5th ed. Elsevier, Amsterdam, Netherlands; 2011. 2354 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-52149-1.00007-0>

19. Mahboubi A, Ferreira JA, Taherzadeh MJ, Lennartsson PR. Production of fungal biomass for feed, fatty acids, and glycerol by *Aspergillus oryzae*

from fat-rich dairy substrates. *Fermentation*. 2017;3(4): 48–58. <https://doi.org/10.3390/fermentation3040048>

20. Bolotnikova OI, Trushnikova EP, Mikhailova NP, Ginak AI. Production of xylitol and ethanol and activity of the key enzymes of D-xylose consumption in *Pachysolen tannophilus* mutant strains. *Microbiology*. 2015;84(4):479–484. <https://doi.org/10.1134/S0026261715040049>

21. De Groot MJ, Prathumpai W, Visser J, Ruijter GJ. Metabolic control analysis of *Aspergillus niger* L-arabinose catabolism. *Biotechnology Progress*. 2005; 21(6):1610–1616. <https://doi.org/10.1021/bp050189o>

22. Koirala S, Wang X, Rao CV. Reciprocal regulation of L-arabinose and D-xylose metabolism in *Escherichia coli*. *Journal of Bacteriology*. 2016; 198(3):386–393. <https://doi.org/10.1128/JB.00709-15>

23. Chen X, Jiang Z-H, Chen S, Qin W. Microbial and bioconversion production of D-xylitol and its detection and application. *International Journal of Biological Sciences*. 2010;6(7):834–844. <https://doi.org/10.7150/ijbs.6.834>

24. Saha BC, Kennedy GJ, Qureshi N, Bowman MJ. Production of itaconic acid from pentose sugars by *Aspergillus terreus*. *Biotechnology Progress*. 2017;33(4):1059–1067. <https://doi.org/10.1021/btpr.2485>

25. Watanabe S, Kodaki T, Makino K. L-Arabinose 1-dehydrogenase: A novel enzyme involving in bacterial L-arabinose metabolism. *Nucleic Acids Symposium Series*. 2005;49(1):309–310. <https://doi.org/10.1093/nass/49.1.309>

26. Bajerski F, Ganzert L, Mangelsdorf K, Lipski A, Busse H-J, Padur L, et al. *Herbaspirillum psychrotolerans* sp. nov., a member of the family Oxalobacteraceae from a glacier forefield. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2013;63(9):3197–3203. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.046920-0>

27. Zhao B, Chen S. *Alkalitalea saponilacus* gen. nov., sp. nov., an obligately anaerobic, alkaliphilic, xylanolytic bacterium from a meromictic soda lake. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2012;62(11):2618–2623. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.038315-0>

28. Zhilina TN, Kevbrin VV, Tourova T, Lysenko AM, Kostrikina NA, Zavarzin GA. *Clostridium alkalicellum* sp. nov., an obligately alkaliphilic cellulolytic bacterium from a soda lake in the baikal region. *Microbiology*. 2005;74(5):557–566. <https://doi.org/10.1007/s11021-005-0103-y>

29. Pugin B, Blamey JM, Baxter BK, Wiegel J. *Amphibacillus cookii* sp. nov., a facultatively aerobic, spore-forming, moderately halophilic, alkalithermotolerant bacterium. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2012;62(9): 2090–2096. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.034629-0>

31. Luo H, Wu Y, Kole C. *Compendium of Bioenergy Plants: Switchgrass*. CRC Press; 2014. 464 p.

32. Zimmermann FK, Entian K-D. *Yeast Sugar Metabolism. Biochemistry, Genetics, Biotechnology and Application*. CRC Press; 1997. 567 p.

- 33.** Gupta R, Mehta G, Kuhad RC. Fermentation of pentose and hexose sugars from corncob, a low cost feedstock into ethanol. *Biomass and Bioenergy*. 2012;47:334–341. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2012.09.027>
- 34.** Skiba EA, Mironova GF. Advantages of combining biocatalytic stages in bioethanol synthesis from cellulosic biomasses. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Higher School. Applied Chemistry and Biotechnology. 2016;6(4):53–60. (In Russian) <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2016-6-4-53-60>
- 35.** Kozlov IA, Garipov RM. Catalysis and its impact in the processes of deep processing of plant biomass. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Higher School. Applied Chemistry and Biotechnology. 2017;7(1):188–191. (In Russian) <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2017-7-1-188-191>
- 36.** Makarova E.I., Budaeva V.V. Estimation of the efficiency of the oat bran enzymatic hydrolysis with feeding at high initial substrate concentrations. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Higher School. Applied Chemistry and Biotechnology. 2017;7(4):51–57. (In Russian) <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2017-7-4-51-57>
- 37.** Molokova KV, Privalova EA, Gil TA. Cultivation of clostridium acetobutylicum vkm 1787 – producer of butanol, acetone and ethanol. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Higher School. Applied Chemistry and Biotechnology. 2013;1(4):87–91. (In Russian)
- 38.** Raganati F, Olivieri G, Russo ME, Marzochella A. Butanol production by Clostridium acetobutylicum in a continuous packed bed reactor fed with cheese whey. *Chemical Engineering Transactions*. 2013;32:937–642. <https://doi.org/10.3303/CET1332157>
- 39.** Sousa JAB, Sorokin DY, Bijmans MFM, Plugge CM, Stams AJM. Ecology and application of haloalkaliphilic anaerobic microbial communities. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2015; 99(22): 9331–9336. <https://doi.org/10.1007/s00253-015-6937-y>
- 40.** Jung M-Y, Mazumdar S, Shin SH, Yang K-S, Lee J, Oh M-K. Improvement of 2,3-butanediol yield in Klebsiella pneumoniae by deletion of the pyruvate formate-lyase gene. *Applied and Environmental Microbiology*. 2014;80(19):6195–6203. <https://doi.org/10.1128/AEM.02069-14>
- 41.** Gupta A, Murarka A, Campbell P, Gonzalez R. Anaerobic fermentation of glycerol in paenibacillus macerans: Metabolic pathways and environmental determinants. *Applied and Environmental Microbiology*. 2009;75(18):5871–5883. <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.01246-09>
- 42.** Sravanthi T, Tushar L, Sasikala Ch, Ramana ChV. Alkalispichoeta cellulovorans gen. nov., sp. nov., a cellulose-hydrolysing, alkaliphilic, halotolerant bacterium isolated from the gut of a wood-eating cockroach (Cryptocercus punctulatus), and reclassification of four species of Spirochaeta as new combinations within *Alkalispichoeta* gen. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2016;66(4):1612–1619. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.000865>
- 43.** Balasubramanian N, Kim JS, Lee YY. Fermentation of xylose into acetic acid by Clostridium thermoaceticum. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 2001;91(1-9):367–376. <https://doi.org/10.1385/abab:91-93:1-9:367>
- 44.** Liu H, Wang W, Deng L, Wang F, Tan T. High production of fumaric acid from xylose by newly selected strain Rhizopus arrhizus RH 7-13-9#. *Bioresource Technology*. 2015;186:348–350. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.03.109>
- 45.** Anasontzis GE, Christakopoulos P. Challenges in ethanol production with Fusarium oxysporum through consolidated bioprocessing. *Bioengineered*. 2014;5(6):393–395. <https://doi.org/10.4161/bioe.36328>
- 46.** Assis LF, Kagohara E, Omori AT, Comassetto JV, Andrade LH, Porto ALM. Deracemization of (RS)-1-[(4-methylselanyl)phenyl]ethanol and (rs)-1-[(4-ethylselanyl)phenyl]ethanol by strains of *Aspergillus terreus*. *Food Technology and Biotechnology*. 2007;45(4):415–419.
- 47.** Chandel AK, Kapoor RK, Singh A, Kuhad RC. Detoxification of sugarcane bagasse hydrolysate improves ethanol production by Candida shehatae NCIM 3501. *Bioresource Technology*. 2007;98(10): 1947–1950. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2006.07.047>
- 48.** Agbogbo FK, Coward-Kelly G. Cellulosic ethanol production using the naturally occurring xylose-fermenting yeast, Pichia stipites. *Biotechnology Letters*. 2008;30(9):1515–1524. <https://doi.org/10.1007/s10529-008-9728-z>
- 49.** Prakash G, Varma AJ, Prabhune A, Shouche Y, Rao M. Microbial production of xylitol from D-xylose and sugarcane bagasse hemicellulose using newly isolated thermotolerant yeast Debaryomyces hansenii. *Bioresource Technology*. 2011;102(3): 3304–3308. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.10.074>
- 50.** Zou YZ, Qi K, Chen X, Miao XL, Zhong JJ. Favorable effect of very low initial KLa value on xylitol production from xylose by a self-isolated strain of Pichia guilliermondii. *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 2010;109(2):149–152. <https://doi.org/10.1016/j.jbiosc.2009.07.013>
- 51.** Dashtban M, Schraft H, Qin W. Fungal bio-conversion of lignocellulosic residues; Opportunities & Perspectives. *International Journal of Biological Sciences*. 2009;5(6):578–595. <https://doi.org/10.7150/ijbs.5.578>
- 52.** Vazetdinova AA, Kharina MV, Loginova IV, Kleschevnikov LI. Enzymatic hydrolysis of cellulosic residuals of furfural production from vegetable raw materials. *Bashkirskii khimicheskii zhurnal* = Bashkir Chemical Journal. 2017;24(1):27–31. (In Russian)
- 53.** Kharina MV, Grigor'eva ON. Design features of reactors for acid hydrolysis of lignocellulose-containing raw materials. *Vestnik Tekhnologicheskogo universiteta* = Bulletin of the Technological University. 2017;20(13):143–150. (In Russian)

**54.** Fazliev II, Minzanova ST, Akhmadullina F Yu, Mukhachev SG. The effect of different acids on grain hydrolysis. *Izvestiya vuzov. Prikladnaya khimiya i biotekhnologiya* = Proceedings of Higher School. Applied Chemistry and Biotechnology. 2012;2:50–53. (In Russian)

**55.** Grigor'eva ON, Kharina MV. Acid hydrolysis of lignocellulose-containing raw materials in bioethanol production technology. *Vestnik Tekhnologicheskogo universiteta* = Bulletin of the Technological University. 2016;19(10):128–132. (In Russian)

#### **Критерии авторства**

Болотникова О.И., Михайлова Н.П., Болотникова Т.А., Акинина Ю.Н. проанализировали литературные источники, обобщили имеющийся по данной теме материал и написали рукопись. Болотникова О.И., Михайлова Н.П., Болотникова Т.А., Акинина Ю.Н. имеют на статью равные авторские права и несут равную ответственность за плагиат.

#### **Конфликт интересов**

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

*Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.*

#### **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ**

**Болотникова Ольга Ивановна**, к.б.н., доцент кафедры биомедицинской химии, иммунологии и лабораторной диагностики медицинского института, Петрозаводский государственный университет, 185910, г. Петрозаводск, пр-т Ленина, 33, Республика Карелия, Российская Федерация, ✉e-mail: olga-bolotnikova@rambler.ru

**Михайлова Наталья Павловна**, д.б.н., старший научный сотрудник кафедры молекулярной биотехнологии факультета химической и биотехнологии, Санкт-Петербургский государственный технологический институт (технический университет), 190013, г. Санкт-Петербург, Московский пр-т, 26, Российская Федерация, e-mail: m\_natalia2@rambler.ru

**Базарнова Юлия Генриховна**, д.т.н., профессор Высшей школы биотехнологии и пищевых технологий, Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого, 195251, г. Санкт-Петербург, ул. Политехническая, 29, Российская Федерация, e-mail: j.bazarnowa2012@yandex.ru

**56.** Loginova IV, Kharina MV. Study of high-temperature autohydrolysis of lignocellulosic raw materials. *Vestnik Tekhnologicheskogo universiteta* = Bulletin of the Technological University. 2017;20(6): 143–145. (In Russian)

**57.** Bolotnikova OI, Mikhailova NP, Ginak AI. Comparative analysis of the growth physiology of xylose-assimilating yeasts *candida shehtae* and *pachysolen tannophilus*. *Mikologiya i fitopatologiya* = Mycology and Phytopathology. 2013;47(5):329–332. (In Russian)

#### **Contribution**

Olga I. Bolotnikova, Natalia P. Mikhailova, Julia G. Bazarnova, Ekaterina B. Aronova, Tatyana A. Bolotnikova, Julia N. Akinina analyzed the data, summarized the material and wrote the manuscript. Olga I. Bolotnikova, Natalia P. Mikhailova, Julia G. Bazarnova, Ekaterina B. Aronova, Tatyana A. Bolotnikova, Julia N. Akinina have equal author's rights and bear equal responsibility for plagiarism.

#### **Conflict of interests**

The authors declare no conflict of interests regarding the publication of this article.

*The final manuscript has been read and approved by all the co-authors.*

#### **AUTHORS' INDEX**

**Olga I. Bolotnikova**, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Department of Biomedical Chemistry, Immunology and Laboratory Diagnostics, Institute of Medicine, Petrozavodsk State University, 33, Lenin Ave., Petrozavodsk 185910, Republic of Karelia, Russian Federation, ✉e-mail: olga-bolotnikova@rambler.ru

**Natalia P. Mikhailova**, Dr. Sci. (Biology), Senior Researcher, Sub-Department of Molecular Biotechnology, Department Chemical and Biotechnology St. Petersburg State Institute of Technology, 26, Moskovskii Ave., St. Petersburg 190013, Russian Federation, e-mail: m\_natalia2@rambler.ru

**Julia G. Bazarnova**, Dr. Sci. (Engineering), Professor, Graduate School of Biotechnology and Food Science, Peter the Great Saint-Petersburg Polytechnic University, 29, Politehnicheskaya St., St. Petersburg 195251, Russian Federation, e-mail: j.bazarnowa2012@yandex.ru

**Аронова Екатерина Борисовна,**

к.т.н., доцент Высшей школы  
биотехнологии и пищевых технологий,  
Санкт-Петербургский политехнический  
университет Петра Великого,  
195251, г. Санкт-Петербург,  
ул. Политехническая, 29,  
Российская Федерация,  
e-mail: aronovae@inbox.ru

**Ekaterina B. Aronova,**

Cand. Sci. (Engineering), Associate Professor,  
Graduate School of Biotechnology  
and Food Science  
Peter the Great Saint-Petersburg  
Polytechnic University,  
29, Politehnicheskaya St., St. Petersburg 195251,  
Russian Federation,  
e-mail: aronovae@inbox.ru

**Болотникова Татьяна Алексеевна,**

магистрант Высшей школы  
биотехнологии и пищевых технологий,  
Санкт-Петербургский политехнический универ-  
ситет Петра Великого,  
195251, г. Санкт-Петербург,  
ул. Политехническая, 29,  
Российская Федерация,  
e-mail: bolotnikova@ro.ru

**Tatyana A. Bolotnikova,**

Master Student,  
Graduate School of Biotechnology  
and Food Science,  
Peter the Great Saint-Petersburg  
Polytechnic University,  
29, Politehnicheskaya St., St. Petersburg 195251,  
Russian Federation,  
e-mail: bolotnikova@ro.ru

**Акинина Юлия Николаевна,**

магистрант кафедры физической химии  
факультета химии веществ и материалов,  
Санкт-Петербургский государственный  
технологический институт  
(технический университет),  
190013, г. Санкт-Петербург,  
Московский пр-т, 26, Российская Федерация,  
e-mail: akinina.ju@gmail.com

**Julia N. Akinina,**

Master Student,  
Sub-Department of Physical Chemistry,  
Department of Substances  
and Materials Chemistry,  
Saint-Petersburg State Institute of Technology  
26, Moskovskiy Ave., St. Petersburg 190013,  
Russian Federation,  
e-mail: akinina.ju@gmail.com