

УДК 577.152.3

ЦЕЛЮЛОЛІТИЧНІ МІКРООРГАНІЗМИ ДОМЕНІВ *BACTERIA* І *ARCHAEA*

Л. С. ЯСТРЕМСЬКА

Національний авіаційний університет, м. Київ

Огляд присвячений целюлолітичним мікроорганізмам, які забезпечують біодеградацію целюлози. Розглядаються питання їх таксономії, загальних властивостей. Приділено увагу порівнянню аеробних, анаеробних та факультативно анаеробних целюлолітичних мікроорганізмів, їх морфофункціональним особливостям.

Ключові слова: *целюлолітичні бактерії, деструкція целюлози, екстремофільні мікроорганізми, гіпертермофільні бактерії, археї.*

Сьогодні сучасні дослідження зосереджені на вирішенні проблеми переробки широкого спектру органічних відходів серед яких целюлозовмісна сировина займає особливе місце, оскільки являє собою важкий субстрат для біодеструкції. Багато мікроорганізмів здатні активно гідролізувати целюлозу – це целюлолітичні мікроорганізми, що руйнують целюлозу і її похідні. Целюлолітичні мікроорганізми виявляються в ґрунті, воді, термальних джерелах, комунальних стоках, сільськогосподарських відходах, рубці тварин, тобто у всіх нішах, де відбувається накопичення целюлози або її відходів. У складі популяцій, що населяють дані місця існування, вони відіграють роль первинних деструкторів.

Роботи з вивчення целюлолітичних мікроорганізмів були розпочаті ще на спочатку пройшого століття [56, 17, 106], успішно продовжені в середині століття [1, 116, 38, 18]. Більшість описаних целюлолітичних мікроорганізмів відносилися до родів: *Cellulomonas*, *Streptomyces*, (*Actinobacteria*), *Bacteroides*, *Sporocytophaga* (*Bacteroidetes*), *Clostridium*, *Acetivibrio*, *Ruminococcus*

(*Firmicutes*), які, в основному, були мезофільними аеробами або факультативними анаеробами, а також, представниками грибів, що руйнують целюлозу з більшою швидкістю, ніж бактерії [66].

З того часу список целюлолітичних бактерій поповнився цілою низкою аеробних, анаеробних, факультативно анаеробних мезофільних, термофільних і екстремофільних-гіпертермофільних мікроорганізмів, здатних з різним ступенем ефективності гідролізувати целюлозу. Взаємодія целюлолітичних мікроорганізмів з нецелюлолітичними організмами, що розкладають продукти гідролізу целюлози або продукти зброджування глюкози, призводить до повної деградації целюлози до CO_2 і води в аеробних умовах або до CO_2 , метану та води в анаеробних умовах. При цьому, у мікроорганізмів існують певні відмінності в розкладанні целюлози серед аеробних і анаеробних груп.

Аеробні целюлолітики (як бактерії, так і гриби) розкладають целюлозу шляхом виділення позаклітинних целюлаз в зовнішнє середовище [90, 96]. Деякі аеробні бактерії прикріплюються до целюлози, однак, фізичний контакт між клітинами і субстратом не є необхідним для його гідролізу [54]. Аеробні целюлолітичні бактерії і гриби характеризуються аеробним дихальним метаболізмом і високими врожайами клітин, що є важливим за виробництво мікробного білка на целюлозовмісних відходах [30].

У той час як більша частина целюлози в природі розкладається в аеробних умовах, близько 5-10 % її гідролізується анаеробними мікроорганізмами [62].

Анаеробні целюлолітики схожі з іншими анаеробними бактеріями, які зброджують субстрат в тому, що у них низькі врожаї клітин і основна маса субстрату перетворюється на продукти бродіння, включаючи етанол, органічні кислоти, H_2 і CO_2 . За деяким винятком [111, 89], більшість анаеробів розкладають целюлозу переважно через складні целюлазні системи [96], які локалізуються прямо на поверхні клітини або клітинно-глікокаліксному матриксі. Ймовірно, з цієї причини анаеробні целюлолітики оптимально ростуть на целюлозі, коли

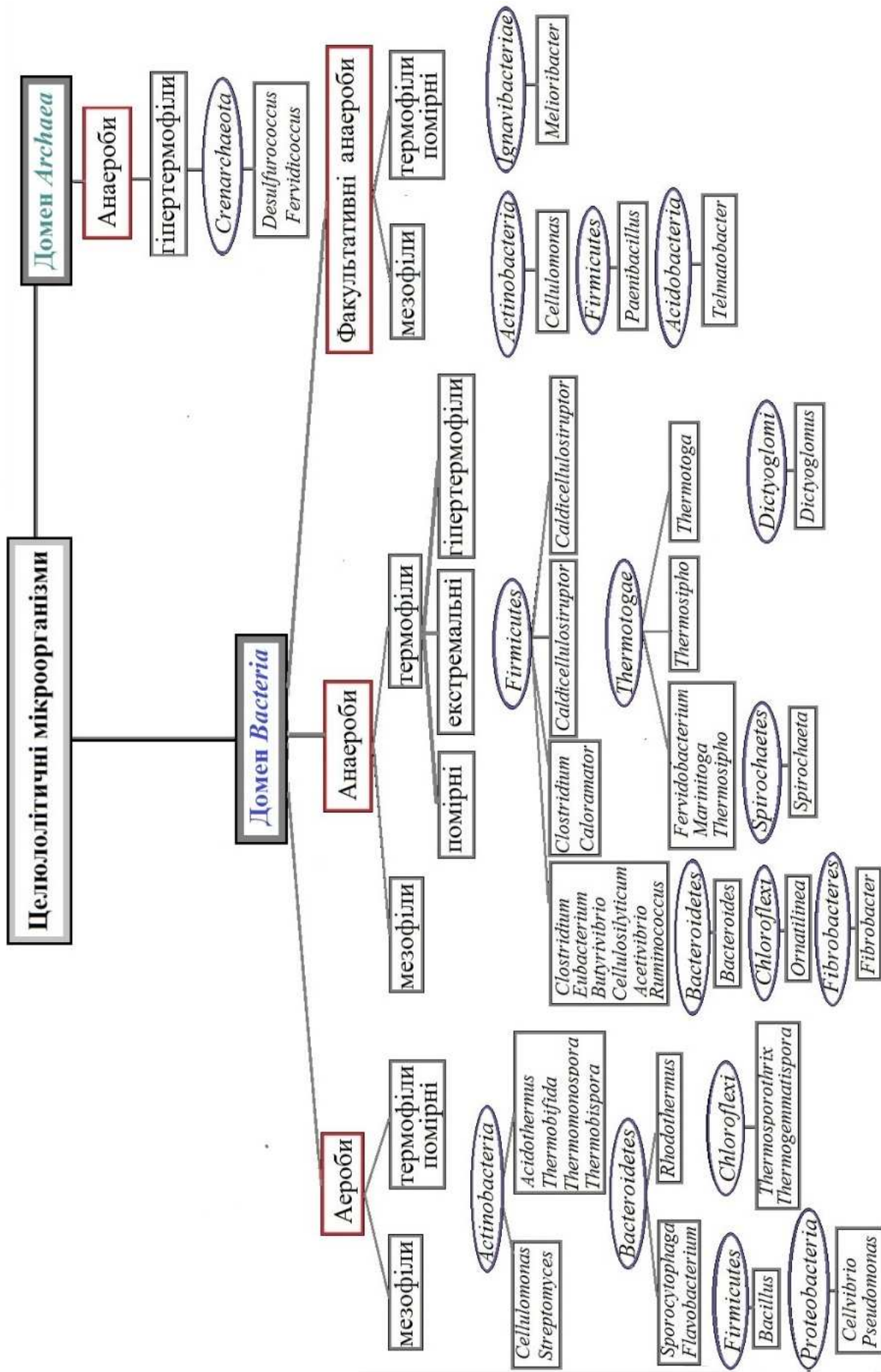


Рис. 1. Целюлогічні мікроорганізми доменів Bacteria і Archaea

прикріплюються до субстрату, і, принаймні, в декількох випадках така адгезія є обов'язковою. Хоча механізми мікробної адгезії на целюлозі і її відносна важливість в процесі утилізації ними субстрату досі не виявлені і вимагає подальших досліджень [10, 26].

Факультативно анаеробними целюлолітичними бактеріями на сьогоднішній час, є декілька представників мезофільних родів: *Cellulomonas uda* [91], *C. terrae* [4], *Telmatobacter bradns* [80], *Paenibacillus cellulosilyticus* [93], *P. cellulositrophicus* [6], які описані як целюлолітики, незважаючи на широке поширення групи факультативних анаеробів, в цілому. Серед помірно термофільних факультативно анаеробних мікроорганізмів описаний всього один представник целюлолітичних бактерій – *Melioribacter roseus* [85].

Характеристика целюлолітичних бактерій домену *Bacteria*

В даний час в домені *Bacteria* целюлолітики є представниками філумів: *Acidobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi*, *Dictyoglomi*, *Fibrobacteres*, *Firmicutes*, *Ignavibacteriae*, *Proteobacteria*, *Spirochaetes*, *Thermotogae* (рис.1, табл. 1, 2).

Мезофільні представники целюлолітиків домену *Bacteria* є більшістю, оскільки в природі основна частина целюлози розкладається в мезофільних умовах. Мезофільні целюлолітики представлені порядками *Actinomycetales*, *Bacteroidales*, *Bacillales*, *Cytophagales*, *Clostridiales*, *Fibrobacterales*, *Flavobacteriales*, *Halanaerobiales*, *Pseudomonadales* властивості яких в більшості, добре вивчені [56,17, 106, 116, 38, 18, 76] і недавно описаними порядками *Anaerolineales*, *Acidobacteriales* [83, 80] (табл. 1, 2).

Всередині групи термофілів виділяють представників: помірно термофільних – з оптимумом росту 50-65 °С, екстремально термофільних – з оптимумом росту 65-80 °С і гіпертермофільних – з оптимумом росту від 80 °С і вище. Крім того, існують термотолерантні мікроорганізми, здатні рости за температури понад 45 °С, але з оптимумом в області помірних температур.

Помірно термофільні целюлолітичні мікроорганізми в основному, відносяться до порядків *Clostridiales* (філуму *Firmicutes*) і *Actinomycetales* (філуму *Actinobacteria*), а також порядків *Flavobacteriales* (філум *Bacteroidetes*), *Thermotogales* (філум *Thermotogae*), *Spirochaetales* (філум *Spirochaetes*) і недавно описаними порядками *Ignavibacterales* (філум *Ignavibacteriae*), *Ktedonobacteriales* (філум *Chloroflexi*) з переважанням в них аеробних і анаеробних представників, відповідно.

Екстремофільні і гіпертермофільні целюлолітичні бактерії серед домену *Bacteria* представлені філумами: *Firmicutes*, *Spirochaetes*, *Thermotogae* і *Dictyoglomi* (рис.1, табл. 2).

Філум *Actinobacteria*. Абсолютна більшість представників групи є мезофільними організмами. Однак термофіли серед них теж присутні (табл. 1).

Морфологічно целюлолітичні види порядку *Actinomycetales* представлені грампозитивними, ниткоподібними або V-подібними, розгалуженими паличкоподібними, неспороутворювальними, нерухомими клітинами. Вони оптимально зростають в мезофільному режимі за температури 28-33 ° С. Мають високий Г + С, мол% у ДНК.

До найбільш детально охарактеризованих відносяться 11 видів роду *Streptomyces* (63, 76, 116, 97), а також 15 видів роду *Cellulomonas* [17, 105, 8, 23, 29, 93, 4].

Помірні термофільні види (оптимум росту 55-60 ° С) представлені: *Acidothermus cellulolyticus* [72], *Thermobifida cellulolytica*, *T. alba*, *T. fusca*, [58], *Thermobispora bispora* [117], *Thermomonospora curvata* [38]. Для представників порядку *Actinomycetales*, властиве продукування простих, не пов'язаних з клітинною стінкою гідролітичних ферментів.

Філум *Firmicutes*. До філуму *Firmicutes* входить величезна кількість мезофільних і термофільних видів бактерій, які використовують у якості субстрату кристалічну целюлозу та інші її форми і оптимально ростуть на целюлозі, прикріплюючись до її поверхні. Серед них представники родів

Таблиця 1

Целюлолітичні актиноміцети домену Bacteria

Родина	Рід	Вид	Джерело виділення	Відношення до кисню	Грам реакція	Морфологія	Спори	Т°С опт, рН опт	Продукти ферментації	Літературне джерело
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Філум Actinobacteria, Клас Actinobacteria, Порядок Actinomycetales, підпорядок Frankineae										
<i>Acidothermaceae</i>	<i>Acidothermus</i>	<i>cellulolyticus</i>	Кисле термальне джерело	Аероб	=	зігнуті палички, нитки	–	55/5.0		Errard et al. 1996; Maréchal et al. 2000; Mohagheghi et al. 1986
Філум Actinobacteria, Клас Actinobacteria, Порядок Actinomycetales, підпорядок Micromonosporineae										
<i>Cellulomonadaceae</i>	<i>Cellulomonas</i>	<i>biazotea</i>	грунт	Аероб, факультат. анаероб	=	V-подібні, розгалужені палички	–	28-33	Амоній не утворює	Bergey et al. 1923; Lednicka et al. 2000
	<i>Cellulomonas</i>	<i>cartae</i>	грунт	Факультат. анаероб	+	V-подібні палички	–	30	A, CO ₂ , Л	Stackebrandt and Kandler 1980 Thayer et al. 1984.
	<i>Cellulomonas</i>	<i>cellasea</i>	грунт	Аероб	=	V-подібні, розгалужені палички	–	28-33	Амоній не утворює	Bergey et al. 1923; Lednicka et al. 2000
	<i>Cellulomonas</i>	<i>cellulans</i>	грунт	Аероб	+	палички	–	мезо		Lednicka et al. 2000
	<i>Cellulomonas</i>	<i>composti</i>	компост	Аероб, факультат. анаероб	+	палички	–	30/6.8-7.5		Kang et al. 2007
	<i>Cellulomonas</i>	<i>fermentans</i>	побутові відходи	Аероб, факультат. анаероб	+	V-подібні, поліморфні палички	–	30-37/7.4	A, Ф, E	Bagnara et al. 1985
	<i>Cellulomonas</i>	<i>fimi</i>	екскременти	Аероб, факультат. анаероб	+	V-подібні, розгалужені палички	–	28-33	Ферментує ксилозу	Bergey et al. 1923; Lednicka et al. 2000;
	<i>Cellulomonas</i>	<i>flavigena</i>	грунт	Аероб, факультат. анаероб	=	V-подібні, розгалужені палички	–	28-33	Нітриги утворює	Kellerman and McBeth 1912; Bergey et al. 1923; Lednicka et al. 2000
	<i>Cellulomonas</i>	<i>gelida</i>	грунт	Аероб, факультат. анаероб	=	V-подібні, розгалужені палички	–	28-33	Нітриги не утворює	Bergey et al. 1923; Thayer et al. 1984
	<i>Cellulomonas</i>	<i>humilata</i>	гумус	Аероб, мікро аерофіл	+	нитки, сферичні форми	–	30	Л	Gledhill & Casida 1969; Collins & Pascual 2000
	<i>Cellulomonas</i>	<i>iranensis</i>	лісовий ґрунт	Аероб	+	V-подібні, розгалужені палички	–	30/7.2-7.4		Elberson et al. 2000

Продовження таблиці 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	<i>Cellulomonas</i>	<i>persica</i>	Лісовий ґрунт	Аероб	+	V-подібні, розгалужені палички	–	30/7.2-7.4		Elberson et al. 2000
	<i>Cellulomonas</i>	<i>ida</i>		факультат. анаероб	+			н.д.		
	<i>Cellulomonas</i>	<i>terrae</i>	ґрунт	Аероб, факультат. анаероб	+	палички	–	30/	к-та	An et al. 2005
	<i>Cellulomonas</i>	<i>xylinolytica</i>	Розкладена деревина	Аероб, факультат. анаероб	+	прямі/коко подібні палички	–	30/7.0	к-та	Rivas et al. 2004
<i>Microbacteriaceae</i>	<i>Curvobacterium</i>	<i>flaccumfaciens</i>	ґрунт	Аероб	+	V-подібні палички	–	24-27/6.8		Collins and Jones 1984; Lednicka et al. 2000
Філум Actinobacteria, Клас Actinobacteria, Порядок Actinomycetales, підпорядок Streptomycetales										
<i>Streptomycetaceae</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>cellulolyticus</i>	ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	30/7.2		Li 1997
	<i>Streptomyces</i>	<i>celluloflavus</i>	ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	н.д.		Nishimura et al. 1953,
	<i>Streptomyces</i>	<i>cellulosae</i>	ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	30-35		Waksman & Hemici 1948
	<i>Streptomyces</i>	<i>drozdowiczii</i>	ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	н.д.		Semedo et al. 2004
	<i>Streptomyces</i>	<i>flavogriseus</i>	ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	н.д.		MacKenzie et al. 1984
	<i>Streptomyces</i>	<i>reticuli</i>	ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	н.д.		Schrempf & Walter 96
	<i>Streptomyces</i>	<i>nitrosporeus</i>		Аероб	+	Міцелій	+	н.д.		Van Zyl 1985
	<i>Streptomyces</i>	<i>olivochromogenes</i>	ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	37		Waksman & Hemici 1948; Coughlan & Mayer 1992
	<i>Streptomyces</i>	<i>rochei</i>	ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	н.д.		Berger et al. 1953; Perito et al. 1994
	<i>Streptomyces</i>	<i>thermophilus</i>		Аероб	+	Міцелій	+	н.д.		Coughlan & Mayer 1992
	<i>Streptomyces</i>	<i>viridosporus</i>		Аероб	+	Міцелій	+	н.д.		Coughlan & Mayer 1992
Філум Actinobacteria, Клас Actinobacteria, Порядок Actinomycetales, підпорядок Streptosporangineae										
<i>Nocardiopteraceae</i>	<i>Thermobifida</i>	<i>alba</i>	компост	Аероб	+	Міцелій	+	55		Zhang et al. 1998; Kukolya et al. 2002
	<i>Thermobifida</i>	<i>cellulolytica</i>	компост	Аероб	+	Міцелій	+	55-60		Kukolya et al. 2002
	<i>Thermobifida</i>	<i>fusca</i>	компост, ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	55		Wilson 1992; Kukolya, 2003; Zhang et al. 1998
<i>Thermotomoprocaceae</i>	<i>Thermotomopora</i>	<i>curvata</i>	компост	Аероб	+	Міцелій	+	55		Henssen, 1957, Coughlan & Mayer 1992
Філум Actinobacteria, Клас Actinobacteria, Порядок Actinomycetales, підпорядок Pseudonocardineae										
<i>Pseudonocardaceae</i>	<i>Thermobispora</i>	<i>bispora</i>	ґрунт	Аероб	+	Міцелій	+	55-60		Wang et al. 1996

Примітки: «н.д.» – немає даних; «А» – ацетат, «Л» – лактат; «Б» – етанол; «Ф» – форміат;

Clostridium, *Caloramator*, *Caldicellulosiruptor*, *Ruminicoccus*, *Butyrivibrio* та ін (рис.1, табл. 2).

Морфологічно, представники філуму *Firmicutes*, з грампозитивним типом клітинної стінки (хоча не завжди), спороутворювальні (за винятком бактерій родів *Eubacterium*, *Acetivibrio*, *Butyrivibrio* і представників порядку *Thermoanaerobacterales*) є анаеробами.

Порядок *Bacillales* – аероби і факультативні анаероби. Мають бродильний тип метаболізму. Основними продуктами ферментації є органічні кислоти, спирти, водень. Мають низький Г + С, моль% у ДНК.

Найбільш досліджуваним, помірно термофільним (оптимум росту 60 °С), целюлолітичним представником порядку *Clostridiales*, протягом останніх років, є *Clostridium thermocellum* [32]. Цей організм росте на великій кількості очищених препаратів целюлози та її похідних і вкрай повільно розкладає природні необроблені целюлозні матеріали. Нещодавно було показано, що у *C. thermocellum* енергетичний баланс розкладання целюлози вищий, ніж при використанні моноцукрів, оскільки на транспорт останніх витрачається навіть більше енергії, ніж для транспортування целодекстринів [125]. Крім того, конкурентна перевага цієї бактерії полягає в тому, що розкладання целодекстринів до мономерів всередині клітини перешкоджає їх споживанню іншими мікроорганізмами. При цьому для гідролізу целюлози *C. thermocellum* використовує особливі поліферментні системи – целюлосоми, які були вперше виявлені саме у цього мікроорганізму [60]. Згодом було показано, що целюлосоми присутні і у інших анаеробних бактерій [11, 34, 27], і в окремих випадках виявляються у аеробних мікроорганізмів [49]. Проте у жодної бактерії, що росте за температури понад 65 °С целюлосоми виявлені не були. Немає їх і у представників домену *Archaea*.

Екстремофільними, гіпертермофільними представниками філуму є *Caldicellulosiruptor kristjanssonii*, *C. bescii* [111, 15, 123], *C. hydrothermalis*, *C. kronotskyensis* [68], які виділені з гарячих джерел, облігатні анаероби. Морфологічно целюлолітичні види роду *Caldicellulosiruptor* представлені

Таблиця 2

Целюлолітичні бактерії домену *Bacteria*

Родина	Рід	Вид	Джерело виділення	Відношення до кисню	Грам реакція	Морфологія	Спори	Т°C опт, рН опт	Кінцеві продукти ферментації	Літературне джерело
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Філум Acidobacteria, Клас Acidobacteria, Порядок Acidobacteriales										
<i>Acidobacteriaceae</i>	<i>Thermotobacter</i>	<i>bradus</i>	кислий торф	факульт. анаероб	–	палички	–	20-28/ 4.5-5.0	A, H ₂	Pankratov et al. 2012
Філум Vacteroidetes, Клас Vacteroidia, Порядок Vacteroidales										
<i>Vacteroidaceae</i>	<i>Vacteroides</i>	<i>cellulosilyticus</i>	фекалії людини	Анаероб	–	палички	–	37/7.8	A, П, C	Robert et al. 2007
	<i>Vacteroides</i>	<i>cellulosolvans</i>	стічні води	Анаероб	–	палички	–	42/7.0	A, E, H ₂ , CO ₂	Murray et al. 1984
	<i>Vacteroides</i>	<i>luti</i>	мул метантенка	Анаероб	–	палички	–	37-40/ 6.5-7.0	н.д.	Natamoto et al. 2014
Філум Vacteroidetes, Клас Cytophagia, Порядок Cytophagales										
<i>Cytophagaceae</i>	<i>Sporocytophaga</i>	<i>mutosocoides</i>	грунт	Аероб	–	винуті палички, мікрощисти	+	30		Stanier 1940
Філум Vacteroidetes, Клас Flavobacteriia, Порядок Flavobacteriales										
<i>Flavobacteriaceae</i>	<i>Flavobacterium</i>	<i>johnsoniae</i>	грунт	Аероб	–	палички	–	25-30		Bernardet et al. 1996;
	<i>Flavobacterium</i>	<i>compostarboris</i>	компост листя	Аероб	–	палички	–	25/6.1-7.0		Kim et al. 2012
Філум Vacteroidetes, Клас Flavobacteriia, Порядок Flavobacteriales										
	<i>Rhodothermus</i>	<i>marinus</i>	гарячі джерела	Аероб	–	палички	–	65		Alfredson et al. 1988
Філум Chloroflexi, Клас Anaerolineae, Порядок Anaerolineales										
<i>Anaerolineaceae</i>	<i>Ornatilinea</i>	<i>arprima</i>	мікробний мат	Анаероб	–	нитки, біоплівка	–	43-45/ 7.5-8.0	A, E, H ₂	Podoskorskaaya et al., 2012
Філум Chloroflexi, Клас Ktedonobacteria, Порядок Ktedonobacteriales										
<i>Thermosporotrichaceae</i>	<i>Thermosporotrich</i>	<i>hazakensis</i>	компост	Аероб	+	Міцелій	+	50/7.0		Yabe et al, 2010
<i>Thermogemmatissporaceae</i>	<i>Thermogemmatisspora</i>	<i>onikobensis</i>	опад терм. ґрунту	Аероб	+	Міцелій	+	60-65/7.0		Yabe et al, 2010
Філум Dictyoglomi, Клас Dictyoglomia, Порядок Dictyoglomales										
<i>Dictyoglomaceae</i>	<i>Dictyoglomis</i>	<i>turgidum</i>	гарячі джерела	Анаероб	+	палички	–	70	A, E	Svedichny, Svedichnaya, 1988
	<i>Dictyoglomis</i>	<i>sp.</i>	гарячі джерела	Анаероб	н.д.	сферичні тіла	–	75/7.8		Подосокорская, 2013

грампозитивними паличками, (*C. kristjanssonii*, *C. lactoaceticus* – грамнегативними), неспороутворювальними, що ростуть за оптимальної температури 65-78 ° С.

Філум *Thermotogae* являє собою групу помірно термофільних, екстремально термофільних і гіпертермофільних грамнегативних, паличкоподібних, неспороутворювальних бактерій з так званими «тогами» (зовнішніми оболонками, що відшарувалися на кінцях клітини у вигляді чохлів). Гетеротрофи, з бродильним типом метаболізму. Основні продукти бродіння – ацетат, вуглекислий газ і водень (Huber et al, 1986). Мають високий Г + С, моль% у ДНК.

Перша описана гіпертермофільна бактерія даного філуму *Thermotoga maritime* – була виділена з геотермально активної області острова Вулкан (оптимум росту 80 ° С), у Італії [40] і зовсім недавно з геотермального джерела – *Thermotoga agilis* [2], крім того, описано два види екстремально термофільних (оптимум росту 65-70 ° С), строго анаеробних целюлолітичних бактерій – *Thermosipho affectus* і *Fervidobacterium riparium* [84, 86].

Решта видів роду виявилися широко розповсюдженими по всій земній кулі [40, 47, 48, 91, 31, 112, 9]. На сьогодні у філумі *Thermotogae* описано вже 10 родів і 40 видів бактерій, з них 4 роди описані як активні целюлолітики (табл.2). Повсюдна розповсюдженість представників *Thermotogae*, мабуть, є результатом їх метаболічної універсальності, оскільки геноми цих бактерій містять велику кількість генів, що кодують ферменти різних шляхів утилізації вуглеводів, у тому числі полісахаридів [16, 128,13].

Філум *Bacteroidetes*. До філуму входять мезофільні і помірно термофільні анаеробні, паличкоподібні, неспороутворювальні види бактерій *Bacteroides cellulosilyticus* [95], *B. cellulosolvens* [74], *B. luti* [35].

Аеробні, грамнегативні, неспороутворювальні палички *Flavobacterium compostarboris* [55], *Rhodothermns marinus* [3] і спороутворювальні мікроцисти – *Sporocytophaga тухоскоцкоидес* [106].

Філум *Chloroflexi* представлено грампозитивними бактеріями, які утворюють нитки або гіфи у вигляді міцелію, з утворенням спор. Аероби, помірні термофіли. Хемогетеротрофи. Основні представники *Thermosporothrix hazakensis*, *Thermogemmatispora onikobensis* [120]. Нещодавно описаний новий вид *Ornatilinea apprima* [83] нового порядку *Anaerolineales*, який відрізняється від описаних видів. Це анаеробні, мезофільні ниткоподібні бактерії, що утворюють біоплівку. Грамнегативні, неспороутворювальні. Ферментують целюлозу з утворенням ацетату, етанолу і водню.

Філум *Dictyoglomi*. Екстремофільні (оптимум росту 70-75 ° C), облігатно анаеробні, виділені з гарячих джерел довгі палички, що утворюють сферичні тіла, неспороутворювальні. Описаний вид *Dictyoglomys turgidum* [110] і *Dictyoglomys sp.* [2].

Філум *Proteobacteria*. Представники порядку *Pseudomonadales* аероби, грамнегативні, вигнуті палички, не утворюють спори, ростуть за оптимальної температури 25-30 °C [42, 14, 69, 78]. До порядку входять 10 видів роду *Cellvibrio* і один представник порядку *Burkholderiales* – *Achromobacter piechaudii* [117].

Філум *Spirochaetes*. Єдиний целюлолітичний представник *Spirochaeta thermophilla* [7] має грамнегативні клітини, спіралеподібної форми, рухливі, неспороутворювальні, анаероби. Оптимальна температура росту 65°C. При ферментації синтезується водень і лактат.

Філум *Fibrobacteres* складається з одного роду *Fibrobacter*. Облігатні анаероби, мезофіли, грамнегативні, закруглені палички, які не утворюють спори. Представник – *Fibrobacter succinogenes* [73].

Філум *Ignavibacteriae*. Новий, нещодавно запропонований філум. Єдиний представник порядку *Ignavibacterales* – *Melioribacter roseus* [85] – факультативний анаероб, помірний термофіл, не утворює спори. Грамнегативні палички, що утворюють біоплівку. Продуктами ферментації є ацетат, водень, вуглекислий газ.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Філум Fibrobacteres, Клас Fibrobacteriia, Порядок Fibrobacterales										
<i>Fibrobacter</i>	<i>Fibrobacter</i>	<i>susciniogenes</i>	рубець	Анаероб	–	закруглені палички	–	30-37	С, А	Montgomery et al. 1988.
Філум Ignavibacteriia, Клас Ignavibacteriia, Порядок Ignavibacterales										
<i>Melioribacter</i>	<i>Melioribacter</i>	<i>roseus</i>	термомат	Факульт. анаероб	–	палички, біоплівка	–	52-55/7.5	А, Н ₂ , СО ₂	Podosokorskaya et al., 2013
Філум Firmicutes, Клас Bacilli, Порядок Bacillales										
<i>Bacillaceae</i>	<i>Bacillus</i>	<i>akibai</i>	грунт	Аероб	+	палички	+	37/9-10		Nogi et al. 2005
	<i>Bacillus</i>	<i>cellulosilyticus</i>	грунт	Аероб	+	палички	+	37/9-10		Nogi et al. 2005
	<i>Bacillus</i>	<i>hemicellulosilyticus</i>	грунт	Аероб	±	палички	+	37/10		Nogi et al. 2005
	<i>Bacillus</i>	<i>wakoensis</i>	грунт	Аероб	+	палички	+	37/9-10		Nogi et al. 2005
<i>Raenibacillaceae</i>	<i>Raenibacillus</i>	<i>cellulosilyticus</i>	філосфера листя	Факульт. анаероб	±	палички	+	28/7.0		Rivas et al. 2006
	<i>Raenibacillus</i>	<i>cellulostitrophicus</i>	грунт	Факульт. анаероб	+	палички	+	30-37/6-7		Akaracharana et al. 2009
	<i>Cohnella</i>	<i>cellulosilytica</i>	Фекалії буйвола	Аероб	+	палички	+	30/7.0 3% NaCl		Khianngam et al. 2012
Філум Firmicutes, Клас Clostridia, Порядок Clostridiales										
<i>Clostridiaceae</i>	<i>Caloramator</i>	<i>boliviensis</i>	термальні джерела	Анаероб	±	палички	+	60/ 6.5-7.0	Е	Crespo et al. 2012,
	<i>Clostridium</i>	<i>aldrichi</i>	стоки ферментера	Анаероб	+	палички	+	35/7.0	А, П, ІВ, Л, С, Н ₂	Yang et al. 1990
	<i>Clostridium</i>	<i>alkalicellulosi</i>	содова вода	Анаероб	+	палички	+	35-45/9.0	Л, Е, А, Н ₂	Zhilina T.N. et al., 2005
	<i>Clostridium</i>	<i>arboresum</i>	Деревна порохня	Анаероб	+	палички	+	37/8.0	А, Е	Подосокорская, 2013
	<i>Clostridium</i>	<i>saenicola</i>	мул метантенка	Анаероб	–	палички	+	60/6.5	А, Л, Е	Hatsumi Shiratori et al., 2009
	<i>Clostridium</i>	<i>cellobiogram</i>	рубець	Анаероб	–	палички	+	30-37	А, Е, Л, Ф, Н ₂	Hungate 1944; Lamed et al. 1987
	<i>Clostridium</i>	<i>cellulolyticum</i>	компост	Анаероб	+	палички	+	32-35/7.5	Е, А, Л, Ф, Н ₂ , СО ₂	Petitdemange et al. 1984
	<i>Clostridium</i>	<i>cellulosi</i>	гній	Анаероб	–	палички	+	55-60/ 7.3-7.5	Е, А, Н ₂ , СО ₂	He et al. 1991; Yanling et al. 1991
	<i>Clostridium</i>	<i>cellulovorans</i>	стоки ферментера	Анаероб	–	палички	+	37/7.0	А, Б, Ф, Л, Н ₂ , СО ₂	Sleat et al. 1985;
	<i>Clostridium</i>	<i>cellulofermentans</i>	гній	Анаероб	–	палички	+	37-40/ 7.0-7.2	А, Е	He et al. 1991; Yanling et al. 1991

Продовження таблиці 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	<i>Clostridium</i>	<i>celerescens</i>	гній	Анаероб	+	палички	+	35/7.0	Е, А, Ф, Б, ІВ, Л, С, Н ₂	Palop et al. 1989
	<i>Clostridium</i>	<i>clariflavum</i>	мул метантенка	Анаероб	±	палички	+	60/7.5	Ф, А, Л, Е	Hatsumi Shiratori et al., 2009
	<i>Clostridium</i>	<i>chartatabidum</i>	рубень	Анаероб	+	палички	+	38-42	А, Б, Е	Kelly et al. 1987
	<i>Clostridium</i>	<i>herbivorans</i>	кншівник свині	Анаероб	+	палички	+	39-42/6.8-7.2	Б, Ф, Н ₂ , Е	Varel et al. 1995
	<i>Clostridium</i>	<i>josui</i>	компост	Анаероб	±	палички	+	45/7.0	А, Е, Б, Н ₂	Sukhumavasi et al. 88,
	<i>Clostridium</i>	<i>parabelense</i>	термомат	Анаероб	+	палички	+	37/7.7-8.0	Н ₂ , А, Е	Подосокорская, 2013
	<i>Clostridium</i>	<i>parurosolvans</i>	вода паперової фабрики	Анаероб	-	палички	+	25-32	А, Л, Е	Madden et al. 1982;
	<i>Clostridium</i>	<i>populeti</i>	комунальні стоки	Анаероб	-	палички	+	35/7.0	Б, А, Л, Н ₂	Sleat и Mah 1985
	<i>Clostridium</i>	<i>stercorarium</i>	компост	Анаероб	+	палички	+	65/7.3	А, Л, Е	Madden 1983;
	<i>Clostridium</i>	<i>straminisolvans</i>	целюлозо-руйнівні асоціації	Анаероб	+	палички	+	50-55/7.5	А, Е, Л	Kato et al. 2004,
	<i>Clostridium</i>	<i>thermoscellum</i>	стічні води, ґрунт	Анаероб	+	палички	+	60/7.0-7.3	А, Е, Л, Н ₂	Lamed et al. 1991
	<i>Clostridium</i>	<i>thermoparurolyticum</i>	мул	Анаероб	±	палички	+	59/7.0	А, Б, Л, Е, Н ₂	Mendez et al. 1991
Eubacteriaceae	<i>Eubacterium</i>	<i>cellulosolvans</i>	рубень	Анаероб	+	кокоподібні палички	-	37	Б, Ф, Л, А	Van Gylswyk, 1986; Holdeman, 1972; Bryant M. 1958
Lachnospiraceae	<i>Butyrivibrio</i>	<i>fibrisolvans</i>	рубень	Анаероб	-	палички	-	30-37/6.7	Б, Ф, Л	Bryant and Small 1956
	<i>Cellulosilyticum</i>	<i>lentocellum</i>	рубень яка	Анаероб	-	палички	+	40/7.5-7.7	Е, А, Н ₂ , CO ₂	Shichun Cai, Xiuzhu Dong, 2010
	<i>Cellulosilyticum</i>	<i>ruminicola</i>	рубень	Анаероб	-	палички	+	38/6.7	Ф, А, CO ₂	Shichun Cai, Xiuzhu Dong, 2010
Ruminococcaceae	<i>Acetivibrio</i>	<i>cellulyticus</i>	осад стічних вод	Анаероб	-	палички	-	35/7.0	А, Н ₂ , CO ₂	Patel et al. 1980
	<i>Ruminococcus</i>	<i>albus</i>	рубень	Анаероб	+	кокоподібні палички	+	37	А, Е, (Ф)	Hungate 1957, Ohara et al. 2000
	<i>Ruminococcus</i>	<i>flavfaciens</i>	рубень	Анаероб	+	кокоподібні палички	+	37	А, Ф, Е (С)	Sijpesteijn 1948; Aurilia et al. 2000

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	Філум Firmicutes, Клас Clostridia, Порядок Halanaerobiales									
<i>Halanaerobiaceae</i>	<i>Halocella</i>	<i>cellulosilytica</i>	гіперсолі не озеро	Анаероб	–	палички	–	39/7.0	15% NaCl А, Е, Л, Н ₂	Simankova et al. 1994
	Філум Firmicutes, Клас Clostridia, Порядок Thermoaerobacteriales									
<i>Thermoaerobacteraceae</i>	<i>Caldicellulosiruptor</i>	<i>besicii</i>	термальне джерело	Анаероб	+	палички	–	78-80/ 7.2	А, Л, Н ₂ , СО ₂	Yang et al. 2010
	<i>Caldicellulosiruptor</i>	<i>hydrothermalis</i>	термальне джерело	Анаероб	+	палички	–	65/ 7.0	Л, А	Miroshnichenko et al., 2008
	<i>Caldicellulosiruptor</i>	<i>kronotskyensis</i>	термальне джерело	Анаероб	+	палички	–	70/7.0	А, Л	Miroshnichenko et al., 2008
	<i>Caldicellulosiruptor</i>	<i>kristjanssonii</i>	термальне джерело	Анаероб	–	палички	–	78/7.0	А, Н ₂ , СО ₂	Bredholt et al., 1999
	<i>Caldicellulosiruptor</i>	<i>kunashiriensis</i>	термальне джерело	Анаероб	–	палички	–	70/6.2	н.д.	Подсокорская,2013
	<i>Caldicellulosiruptor</i>	<i>lactoaceticus</i>	термальне джерело	Анаероб	–	палички	–	68/7.0	Л	Mladenovska et al. 1995
	<i>Caldicellulosiruptor</i>	<i>saccharolyticus</i>	термальне джерело	Анаероб	+	палички	–	70/7.0	А	Rainey et al. 1994
	<i>Thermoaerobacter</i>	<i>thermosopriae</i>	термальні джерела, компост	Анаероб	–	палички	+	60/ 6.5-7.3	А,Е, Б, Л Н ₂	Jin et al. 1989; Collins et al. 1994
	Філум Proteobacteria, Клас Betaproteobacteria, Порядок Burkholderiales									
<i>Alcaligenaceae</i>	<i>Achromobacter</i>	<i>piechanidii</i>	грунт	Аероб	–	палички	–	25-30		Yabuuchi et al.1998
	Філум Proteobacteria, Клас Gammaproteobacteria, Порядок Pseudomonadales									
<i>Pseudomonadaceae</i>	<i>Cellvibrio</i>	<i>fulvus</i>	буковий мат	Аероб	–	зігнуті палички	–	25		Humphry et al.2003; Blackall et al. 1985
	<i>Cellvibrio</i>	<i>gandavensis</i>	грунт	Аероб	–	зігнуті палички	–	28		Mergaert et al. 2003
	<i>Cellvibrio</i>	<i>fibriovorans</i>	грунт	Аероб	–	зігнуті палички	–	28		Mergaert et al. 2003
	<i>Cellvibrio</i>	<i>gilvus</i>	грунт	Аероб	–	зігнуті палички	–	25		Coughlan & Mayer, 1992
	<i>Cellvibrio</i>	<i>ostraviensis</i>	грунт	Аероб	–	зігнуті палички	–	28		Mergaert et al. 2003
	<i>Cellvibrio</i>	<i>vulgaris</i>	буковий мат	Аероб	–	зігнуті палички	–	25		Humphry et al.2003; Blackall et al. 1985
	<i>Cellvibrio</i>	<i>japonicus</i>	грунт	Аероб	–	зігнуті палички	–	25		Humphry et al. 2003
	<i>Cellvibrio</i>	<i>mixtus</i>	грунт	Аероб	–	зігнуті палички	–	25		Blackall et al. 1986

Характеристика целюлолітичних бактерій домену *Archaea*

В даний час показано, що археї можуть використовувати більшість з доступних джерел вуглецю та енергії на Землі. Однак, про участь архей у процесі розкладання целюлози відомо зовсім небагато. Описано вже більше 35 родів архей, до складу яких входять гіпертермофільні види [33]. Але тільки один представник – *Desulfurococcus fermentans* росте на кристалічній целюлозі [87] (рис.3). Труднощі виділення целюлолітичних архей полягають у тому, що, гени, які кодують відомі целюлази – екзоглюканази і вуглевод-зв'язувальні домени, у геномі *Desulfurococcus fermentans* виявлені не були [109]. У той же час, гени ферментів, що беруть участь в розкладанні целюлози, були знайдені у деяких інших гіпертермофільних архей. Так, β-глюкозидази були виявленні в геномах гіпертермофільних представників родів *Sulfolobus* і *Pyrococcus*, гени ендоглюканаз також були виявлені у *P. furiosus*, *P. horikoshii* [5] та *Sulfolobus solfataricus* [98]. І помірно термофільні галофільні археї *Halorhabdus utahensis* здатні синтезувати галоалкалофільну термостабільну ендоглюканазу [127]. Проте ні для одного з цих мікроорганізмів не була показана здатність до росту на целюлозі. У певному сенсі ускладнює ситуацію й те, що целюлази архей позбавлені «розпізнавальних» вуглевод-зв'язувальних доменів, на відміну від целюлаз, що продукуються грибами *Trichoderma reesei* або *Clostridium thermocellum* [66, 59]. Це з одного боку, перешкоджає ефективному гідролізу целюлози чистими культурами архей і, з іншого боку, ускладнює виявлення целюлолітиків серед них.

Філум *Crenarchaeota*, Представник порядку *Desulfurococcales* – *Desulfurococcus fermentans* виділений з води гідротерм, гіпертермофіл, з оптимальною температурою росту 80-82 ° С. Облігатний анаероб. Клітини – грамнегативні коки, що не утворюють спор (табл.3).

Крім цього, є опис представників порядку *Desulfurococcales* – *Desulfurococcus sp.* і підпорядка *Fervidicoccales* – *Fervidicoccus fontis* [88], які

Продовження таблиці 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	<i>Pseudomonas</i>	<i>menoscina</i>	грунт	Аероб	+	палички	–	30/6.0		Palferoni, 1970
Філум Spirochaetes, Клас Spirochaetes, Порядок Spirochaetales										
<i>Spirochaetaeae</i>	<i>Spirochaeta</i>	<i>thermorphilla</i>	гарячі джерела	Анаероб	–	Звивісті клітини	–	65/7.5	Л, Н ₂ , СО ₂	Аксенова et al. 1992
Філум Thermotogae, Клас Thermotogae, Порядок Thermotogales										
<i>Thermotogaceae</i>	<i>Fervidobacterium</i>	<i>islandicum</i>	термальні джерела	Анаероб	–	палички, «ТОГН»	–	65/7.2	А, Е, Н ₂ , СО ₂	Huber et al. 1991
	<i>Fervidobacterium</i>	<i>riparium</i>	термальні джерела	Анаероб	–	палички, «ТОГН»	–	65/7.8	А, Н ₂ , СО ₂	Podosokorskaia et al., 2011
	<i>Thermosipho</i>	<i>affectus</i>	термальні джерела	Анаероб	–	палички, «ТОГН»	–	70/6.6	А, Н ₂ , СО ₂	Podosokorskaia et al., 2011
	<i>Thermosipho</i>	<i>aktivus</i>	термальні джерела	Анаероб	–	палички, «ТОГН»	–	65/6.5	Н ₂ , А	Подосокорская, 2013
	<i>Thermotoga</i>	<i>neapolitana</i>	термальні джерела	Анаероб	–	палички, «ТОГН»	–	77/ н.д.	Н ₂ , СО ₂ , А	Jannasch et al. 1988
	<i>Thermotoga</i>	<i>maritima</i>	термальні джерела	Анаероб	–	палички, «ТОГН»	–	80	Н ₂	Huber, 1986
	<i>Thermotoga</i>	<i>agilis</i>	термальні джерела	Анаероб	–	палички, «ТОГН»	–	80/7.8	Н ₂ , А	Подосокорская, 2013
	<i>Magnitoga</i>	<i>samini</i>	термальні джерела	Анаероб	–	палички, «ТОГН»	–	55/7.0	Н ₂ , СО ₂ , А, ІВ, ІБ	Wery et al, 2001

Примітки: «н.д.» – немає даних; «А» – ацетат; «Л» – лактат; «Е» – етанол; «Ф» – форміат; «Б» – бутират; «П» – пропіонат; «С» – сукцинат; «ІВ» – ізовалеріат; «ІБ» – ізобутират; «Жк» – жирні кислоти

Таблиця 3
Целюлогічні мікроорганізми домену Archaea

Родина	Рід	Вид	Джерело	Відо- шення до кисню	Грам реакція	Морфо- логія	Спори	Т°С(опт), рН(опт)	Кінцеві продукти ферментації	Літературне джерело
Філум Crenarchaeota, Клас Thermoprotei, Порядок Desulfurococcales										
<i>Desulfurococaceae</i>	<i>Desulfurococcus</i>	<i>fermentans</i>	вода гідротерм	Анаероб	–	кок	н.д.	80-82/6.0	А, Н ₂ , СО ₂	Rezevalova et al., 2005
	<i>Desulfurococcus</i>	<i>sp.</i>	гарячі джерела	Анаероб	н.д.	кок	н.д.	92/6.5	н.д.	Подосокорская, 2013
Філум Crenarchaeota, Клас Thermoprotei, Підпорядок Fervidicoccales										
<i>Fervidicocaceae</i>	<i>Fervidicoccus</i>	<i>sp.</i>	гарячі джерела	Анаероб	н.д.	кок нерух.	н.д.	85/6.0	н.д.	Подосокорская, 2013

Примітки: «н.д.» – немає даних; «А» – ацетат

відрізняються більш високою оптимальною температурою росту від описаного вище *Desulfurococcus fermentans* – це 92 і 85 ° С, відповідно.

ВИСНОВКИ

Таким чином, здатність мікроорганізмів розкладати целюлозу зустрічається у різних таксономічних груп прокариотів доменів *Bacteria* і *Archaea* і поєднується з різною морфологією, рухливістю, ставленням до температури, рН, солоності. Показано значне біорізноманіття целюлолітичних мікроорганізмів. Отримані дані розширюють уявлення про поширення та роль, яку відіграють целюлолітичні прокариоти у природі.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Имшенецкий А. А. Микробиология целлюлозы /Имшенецкий А. А. – М: Изд-во АН СССР, 1953. – 439с.
2. Подосокорская О.А. Новые анаэробные термофильные целлюлолитические микроорганизмы: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.02.03 /Подосокорская О.А. – М, 2013. – 26 с.
3. *Rhodothermus marinus*, gen. nov., sp. nov., a thermophilic, halophilic bacterium from submarine hot springs in Iceland./ G. A. Alfredsson, J. K. Kristjansson, S. Hjorleifsdoitir, K. O. Stetter // J. Gen. Microbiol. – 1988. – 134. – P. 299–306.
4. *Cellulomonas terrae* sp. nov., a cellulolytic and xylanolytic bacterium isolated from soil / D.S. An, W.T. Im, H.C. Yang et. al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2005. – 55. – P. 1705-1709.
5. Antranikian G. Extreme environments as a resource for microorganisms and novel biocatalists / G. Antranikian, C. Vorgias, C. Bertoldo //Adv. Biochem. Eng. Biotechnol. – 2005. – 96. – P. 219-262.
6. *Paenibacillus cellulositrophicus* sp. nov., a cellulolytic bacterium from Thai soil /A.Akaracharanya, W.Lorliam, S.Tanasupawat et al. //Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2009. – 59. – P. 2680-2684.
7. *Spirochaeta thermophila* sp. nov., an obligately anaerobic, polysaccharolytic, extremely thermophilic bacterium/ H.Y.Aksenova, F.A Rainey, P.H.Janssen et al.//Int. J. Syst. Bacteriol. – 1992. – 42. – P. 175-177.
8. Isolation and characterization of a cellulolytic microorganism, *Cellulomonas fermentans* sp. nov./ C. Bagnara, R. Toci, C. Gaudin, J. P. Belaich// Int. J. Syst. Bacteriol. – 1985. – V. 35. – P. 502-507.
9. Balk M. *Thermotoga lettingae* sp. nov., a novel thermophilic, methanol-degrading bacterium isolated from a thermophilic anaerobic reactor /M. Balk, J.

- Weijma, A.J. Slams // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2002. – V. 52. – P. 1361-1368.
10. Cellulosomes - structure and ultrastructure / E.A. Bayer L.J.W.Shimon, Y.Shoham, R. Lamed // J.Structural. Biol. – 1998. – V. 124. – P. 221-234.
11. Bayer E.A. Cellulose decomposing prokaryotes and their enzyme systems / E.A. Bayer, Y Shoham, R. Lamed: In The Prokaryotes. Edited by Dworkin M., Falkov S., Rosenberg E., Schleifer K-H., Stackebrandt E. //New York: Springier, 2000. – P. 1-41.
12. Bayer E.A. Cellulose-decomposing bacteria and their enzyme systems../ E.A. Bayer, Y Shoham, R. Lamed: In The Prokaryotes. Edited by Dworkin M., Falkow S., Rosenberg K, Schleifer K.-H., Stackebrandt E //New York: Springer, 2006. – P. 578-617.
13. Isolation and analysis of genes for amyolytic enzymes of the hyperthermophilic bacterium *Thermotoga maritime*/ M.Bibel, C.Bretti, U. Gossler, et al. //FEMS Microbiol. Lett. – 1998. –V. 158. – P. 9-15.
14. Blackall L.L. Cellulolytic and dextranolytic gram-negative bacteria: revival of the genus *Cellvibrio* / L.L. Blackall, A.C. Hayward, L.I. Sly //J. Appl. Bacteriol. – 1985.– 59. – P.81-97.
15. *Caldicellulosiruptor kristjanssonii* sp. nov., a cellulolytic, extremely thermophilic, anaerobic bacterium /S.Bredholt, J.Sonne-Hansen, P.Nielsen, et al. // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1999. – 49. – P. 991-996.
16. Purification of *Thermotoga maritime* enzymes for the degradation of cellulosic materials /K.Bronnenmeier, A.Kern, W. Liebl, W.L. Staudenbauer // Appl. Environ. Microbiol. – 1995. – V. 61. – P. 1399-1407.
17. Bergey D.H. Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 1st ed./D.H Bergey, F.C. Harrison, R.S. Breed, B.W. Hammer, F.M. Huntoon //The Williams & Wilkins Co, Baltimore. – 1923. – P. 1-442.
18. Berger J. A Guide to the Classification of the *Actinomycetes* and their Antibiotics /J. Berger, L.M. Jampolsky, M.W Goldberg In: S.A. Waksman and H.A. Lechevalier //The Williams & Wilkins Co, Baltimore. – 1953. – P. 1-246.
19. Cutting a Gordian knot: emended classification and description of the genus *Flavobacterium*, emended description of the family *Flavobacteriaceae*, and proposal of *Flavobacterium hydatis* nom. nov. (basonym, *Cytophaga aquatilis* Strohl and Tait 1978)/J.F Bernardet., P.Segers, M.Vancanneyt et al. // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1996. – 46. – P. 128-148.
20. Bryant M.P. The anaerobic monotrichous butyric acid-producing curved rod-shaped bacteria of the rumen / M.P. Bryant, N. Small // J. Bacteriol. – 1956. – 72. – P. 16-21.
21. Characteristics of ruminal anaerobic cellulolytic cocci and *Cillobacterium cellulosolvens* n. sp. / M.P. Bryant, N. Small, C. Bouma, I. M. Robinson /J. Bacteriol. – 1958. – V. 76. – P. 529-537.
22. *Ruminococcus champanellensis* sp. nov., a cellulose-degrading bacteria from human gut microbiota. / C. Chassard, E.Delmas, P.A. Robert Lawson et. al. //Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2012. – V. 62. – P. 138-143.

23. Collins M.D. Reclassification of *Actinomyces humiferus* (Gledhill and Casida) as *Cellulomonas humilata* nom. corrig., comb. nov. / M.D. Collins., C. Pascual // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2000. – V. 50. – P. 661-663.
24. The phylogeny of the genus *Clostridium* : proposal of five new genera and eleven new species combinations / M.D. Collins, P.A. Lawson, A.Willems et al. // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1994. – 44. – P. 812-826.
25. *Caloramator boliviensis* sp. nov., a thermophilic, ethanol-producing bacterium isolated from a hot spring./ C. Crespo, T. Pozzo, E.Nordberg Karlsson et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2012. – 62. – P.1679-1686.
26. Demain A.L. Cellulase, Clostridia and ethanol / A.L. Demain, M. Newcomb, J.H.D. Wu // Microbiol. Mol. Biol. Rev. – 2005. – V. 69. – P. 124-154.
27. Doi R.H Cellulases of mesophilic microorganisms: cellulosome and noncellulosome producers // Ann. N.Y. Acad. Sci. – 2008. – V. 1125. – P. 267-279.
28. Doi R.H. Cellulosomes: Plant-cell-wall-degrading enzyme complexes / R.H.Doï, A. Kosugi //Nat. Rev. Microbiol. – 2004. – V. 2. – P. 541-551.
29. *Cellulomonas persica* sp. nov. and *Cellulomonas iranensis* sp. nov., mesophilic cellulose-degrading bacteria isolated from forest soils. /M. A. Elberson, F. Malekzadeh, M.T.Yazdi et. al. //Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2000. – 50. – P. 993–996.
30. El-Nawwi S.A. Production of single-cell protein and cellulase from sugarcane bagasse: effect of culture factors / S.A.El-Nawwi, A.A El-Kader // Biomass Bioenerg. – 1996. – V. 11. – P. 361-364.
31. *Thermotoga hypogea* sp. nov., a xylanolytic, thermophilic bacterium from an oilproducing well / M.L.Fardeau, B.Ollivier, B.K.Patel et al.// Int. J. Syst. Bacterid. – 1997. – V. 47. – P. 1013-1019.
32. Freier D. Characterization of *Clostridium thermocellum* JW20 /D. Freier C. P. Mothershed, J. Wiegel // Appl. Environ. Microbiol. – 1988. –V. 54, N.1. – P. 204-211.
33. Identification and characterization of a multidomain hyperthermophilic cellulase from an archaeal enrichment / J.E.Graham, M.E.Clark, D.C Nadler et. al.//Nat. Commun. – 2011. – V. 2:375. doi: 10.1038/ncomms1373.
34. Gilbert H. Cellulosomes: microbial nanomachines that display plasticity in quaternary structure // Mol. Microbiol. – 2007. – V. 63. – P. 1568-1576.
35. *Bacteroides luti* sp. nov., an anaerobic, cellulolytic and xylanolytic bacterium isolated from methanogenic sludge/ Hatamoto Masashi, Kaneshige Masami, Nakamura Akinobu, Yamaguchi Takashi.// Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2014. – V. 64. – P.1770-1774.
36. *Clostridium clariflavum* sp. nov. and *Clostridium caenicola* sp. nov., moderately thermophilic, cellulose-/cellobiose-digesting bacteria isolated from methanogenic sludge /Hatsumi Shiratori, Kinuyo Sasaya, Hitomi Ohiwa et al. //Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2009. – V. 59. – P. 1764–1770.
37. He Y.L. Two cellulolytic *Clostridium* species: *Clostridium cellulosi* sp. nov. and *Clostridium cellulofermentans* sp. nov./ Y.L. He, Y.F. Ding, Y.Q.Long //Int. J. Syst. Bacteriol. – 1991. – V. 41. – P. 306-309.

38. Henssen A. Beiträge zur Morphologie und Systematik der thermophilen *Actinomyceten*. //Archiv für Mikrobiologie. – 1957. – V. 26. – P. 373-414.
39. *Fervidobacterium islandicum* sp. nov., a new extremely thermophilic eubacterium belonging to the "Thermotogales" / R.Huber, C.R.Woese, T.A.Langworthy et al. //Arch. Microbiol. – 1990. – V. 154. – P.105-111.
40. Huber R. The order *Thermotogales*.. In: Balows, A., H. G. Truper, M.Dworkin, W. Harder, K.H. Schleifer (eds) The prokaryotes. 2nd edn. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1992. – P. 3809-3815.
41. Humphry D. R. Reclassification of '*Pseudomonas fluorescens* subsp. *cellulosa*' NCIMB 10462 (Ueda et al.1952) as *Cellvibrio japonicus* sp. nov. and revival of *Cellvibrio vulgaris* sp. nov., nom. rev. and *Cellvibrio fulvus* sp. nov., nom. rev. / D. R.Humphry, G. W.Black, S. P. Cummings // Int.J. Syst. Evol. Microbiol. – 2003. – V. 53. – P. 393-400.
42. Hungate R.E. Microorganisms in the rumen of cattle fed a constant ration. // Canadian Journal of Microbiology. – 1957. – V. 3. – P. 289-311.
43. Hungate R.E. Studies on cellulose fermentation. I. The culture and physiology of an anaerobic cellulose-digesting bacterium //J. of Bacteriol. – 1944. – 48. – P.499-513.
44. Holdeman L.V., Moore W.E.C. *Eubacterium*. In: L.V. Holdeman & W.E.C. Moore (ed.): Anaerobe Laboratory Manual, Virginia Polytechnic Institute, Anaerobe Laboratory, Blacksburg, Virginia. – 1972. – P. 39-47.
45. Jin F. *Clostridium thermocopriae* sp. nov. , a Cellulolytic Thermophile from Animal Feces, Compost, Soil, and a Hot Spring in Japan/ F.Jin, K.Yamasato, K. Toda //Int. J. Syst. Bacteriol. –1988.– 38.–P. 279-281.
46. *Thermotoga neapolitana* sp. nov. of the extremely thermophilic eubacterial genus *Thermotoga*. / H.W.Jannasch, R. Huber, S. Belkin, K. O. Stetter. // Arch. Microbiol. – 1988. – V. 150. – P. 103-104.
47. *Thermotoga subterranea* sp. nov., a new thermophilic bacterium isolated from a continental oil reservoir/ C Jeanthon, A.L.Reysenbach, S. L`Haridon, A.Gambacorta, et. al. //Arch. Microbiol. – 1995. – 164.– P. 91-97.
48. Subunit composition of a large xylanolytic complex (xylanosome) from *Streptomyces olivaceoviridis* E-86 / Z.Jiang, W.Dang, Q.Yan, et. al.// J. Biotechnol. – 2006. – V. 126. – P. 304-312.
49. Identification of *Ruminococcus flavefaciens* as the Predominant Cellulolytic Bacterial Species of the Equine Cecum/ V.Julliand, Albane De Vaux, L.Millet, G.Fonty//Appl. Environ. Microbiol. – 1999. – V. 65. – P. 3738–3741.
50. *Cellulomonas composti* sp. nov., a cellulolytic bacterium isolated from cattle farm compost / M.S.Kang, W.T.Im, H.M. Jung et al. //Int.J.Syst. Evol.Microbiol. – 2007.– V. 57. – P. 1256-1260.
51. *Clostridium straminisolvens* sp. nov., a moderately thermophilic, aerotolerant and cellulolytic bacterium isolated from a cellulose-degrading bacterial community / S. Kato, S.Haruta, Zj Cui et al. //Int J. Syst. Evol. Microbiol. – 2004. – V. 54. – P. 2043-2047.

52. *Cohnella cellulositytica* sp. nov., isolated from buffalo faeces / S.Khiangnam, S.Tanasupawat, A.Akaracharanya et al. //Int. J.Syst.Evol. Microbiol. – 2012. – V. 62. – P. 1921-1925.
53. Kauri T. Role of contact in bacterial degradation of cellulose /T. Kauri., D.J. Kushner // FEMS Microbiol. Ecol. – 1985. – V. 31. – P. 301-306.
54. *Flavobacterium compostarboris* sp. nov., isolated from leaf-and-branch compost, and emended descriptions of *Flavobacterium hercynium*, *Flavobacterium resistens* and *Flavobacterium johnsoniae* / J.J.Kim, E.Kanaya, H.Y.Weon et al.//Int.J.Syst. Evol. Microbiol. – 2012. – V. 62. – P. 2018-2024.
55. Identification and classification of cellulose dissolving Bacteria. / K.F.Kellerman, I.G.McBeth, F.M.Scales, N.R.Smith //Zentralblatt fur Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene. Abteilung II. – 1913. – V. 39. – P. 502-522.
56. Kelly W.J. Isolation and characterization of a strictly anaerobic, cellulolytic spore former: *Clostridium chartatabidum* sp. nov./W.J. Kelly, R.V. Asmundson, D.H. Hopcroft //Arch. Microbiol. – 1987. – V. 147. – P.169-73.
57. *Thermobifida cellulolytica* sp.nov.,a novel lignocellulose-decomposing actinomycete / J.Kukolya, I. Nagy, M. Láday et. al. //Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2002. – V. 52. – P. 1193-1199.
58. *Clostridium thermocellum* cellulase CelT, a family 9 endoglucanase without an Ig-like domain or family 3c carbohydrate-binding module / J.Kurokawa, E.Hemjinda, T. Aral et al. //Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2002. – V. 59. – P. 455-461.
59. Specialized cell surface structures in cellulolytic bacteria. / R. Lamed, J. Naimark, E. Morgenstern, EA. Bayer //J. Bacteriol. – 1987. – V. 169. – P. 3792-800.
60. Isolation and identification of cellulolytic bacteria involved in the degradation of natural cellulosic fibres / D. Lednicka, J. Mergaert, M.C. Cnockaert, J. Swings. //Syst. Appl. Microbiol. – 2000. – V. 23. – P. 292-299.
61. Leschine S.B. Cellulose degradation in anaerobic environments // Annu. Rev. Microbiol. – 1995. – V. 49. – P. 399-426
62. Li X. *Streptomyces cellulolyticus* sp. nov., a new cellulolytic member of the genus *Streptomyces* // Int. J. Syst. Bacteriol.– 1997. – V. 47. – P. 443-445.
63. Madden R.H. Isolation and characterization of an anaerobic, cellulolytic bacterium, *Clostridium papyrosolvens* sp. nov./R.H.Madden, M.J.Bryder, N.J. Poole. // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1982. – V. 32. – P. 87-91.
64. Madden R.H. Isolation and characterization of *Clostridium stercorarium* sp. nov., cellulolytic thermophile // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1983. – V. 33. – P.837-840.
65. Genome sequencing and analysis of the biomass-degrading fungus *Trichoderma reesei* (syn. *Hypocrea jecorina*) /D.Martinez, P.M.Berka, B.Henrissai et al. //Nat. Biotechnol. – 2008. – V. 26. – P. 553-560.
66. McBeth I.G. The destruction of cellulose by bacteria and filamentous fungi /I.G.McBeth, F.M. Scales //United States Department of Agriculture Bureau of Plant Industry Bulletin. – 1913. – V. 266. – P. 1-2.

67. *Caldicellulosiruptor kronotskyensis* sp. nov. and *Caldicellulosiruptor hydrothermalis* sp. nov., two extremely thermophilic, cellulolytic, anaerobic bacteria from Kamchatka thermal springs/ M.L.Miroshnichenko, I.V.Kublanov, N.A.Kostrikin et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2008. – V. 58. – P. 1492-1496.
68. Taxonomic study of *Cellvibrio* strains and description of *Cellvibrio ostraviensis* sp.nov., *Cellvibrio fibrivorans* sp.nov. and *Cellvibrio gandavensis* sp. nov. /J. Mergaert, D.Lednická, J.Goris et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2003. – V. 53. – P. 465-471.
69. *Clostridium thermopapyrolyticum* sp. nov., a cellulolytic thermophile / B.S.Méndez, M.J.Pettinari, S.E.Ivanier et al. // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1991. – V. 41. – P. 281-283.
70. Mladenovska Z. Isolation and characterization of *Caldicellulosiruptor lactoaceticus* sp. nov., an extremely thermophilic, cellulolytic, anaerobic bacterium/ Z.Mladenovska, I.M.Mathrani, B.K. Ahring //Arch. Microbiol. – 1995. – Vol. 163. – P. 223-230.
71. Isolation and characterization of *Acidothermus cellilolyticus* gen. nov., sp. nov., a new genus of thermophilic, acidophilic, cellulolytic bacteria /A.Mohagheghi, K.Grohmann, M Himmel et al. // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1986. – V. 36. – P. 435-443.
72. Montgomery L. Transfer of *Bacteroides succinogenes* (Hungate) to *Fibrobacter* gen. nov. as *Fibrobacter succinogenes* comb. nov. and description of *Fibrobacter intestinalis* sp. nov. / L.Montgomery, B.Flesher, D.Stahl // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1988. – V. 38. – P. 430-435.
73. Murray W.D. *Bacteroides cellulosolvans* sp. nov., a cellulolytic species from sewage sludge / W.D. Murray, L.C. Sowden, J.R. Colvin // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1984. – V. 34. – P. 185-187
74. Murray W.D. *Acetivibrio cellulosolvans* is a synonym for *Acetivibrio cellulolyticus* : emendation of the genus *Acetivibrio* // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1986. – V. 36. – P. 314-316
75. Nishimura H. On a yellow crystalline antibiotic, identical with aureothricin, isolated from a new species of *Streptomyces*, 39a, and its taxonomic study/ H.Nishimura, T.Kimura, M.Kuroya //J. of Antibiotics (Tokyo) Series A. – 1953. – V. 6. – P. 57-65.
76. Nogi Y. Characterization of alkaliphilic *Bacillus* strains used in industry: proposal of five novel species / Y.Nogi, H.Takami, K. Horikoshi // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2005. – V. 55. – P. 2309-2315.
77. Taxonomy of the aerobic pseudomonads, the properties of the *Pseudomonas stutzeri* group. / N.J.Palleroni, M.Doudoroff, R.Y.Stanier et al. //J. of General Microbiology. – 1970. – V. 60. – P. 215-231.
78. Isolation and characterization of an anaerobic, cellulolytic bacterium, *Clostridium celevecrescens* sp. nov. / M.L. Palop, S. Valles, F. Pinaga, A. Flors //Int. J. Syst. Bacteriol. – 1989. – V. 39. – P. 68-71.
79. *Telmatobacter bradus* gen. nov., sp. nov., a cellulolytic facultative anaerobe from subdivision 1 of the *Acidobacteria*, and emended description of *Acidobacterium capsulatum* Kishimoto et al 1991 II / T.A.Pankratov, L.A.

Kirsanova, E.N. Kaparullina et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2012. – V. 62. – P. 430-437.

80. Isolation and characterization of an anaerobic, cellulolytic microorganism, *Acetivibrio cellulolyticus* gen. nov., sp. nov. / G.B. Patel, A.W. Khan, B.J. Agnew, J.R. Colvin // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1980. – V. 30. – P. 179-185.

81. *Clostridium cellulolyticum* sp. nov., a cellulolytic, mesophilic species from decayed grass. /E.Petitdemange, F.Caillet, J.Giallo, C. Gaudin // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1984. – V. 34. – P. 155-159.

82. *Ornatilinea apprima* gen. nov., sp. nov., a cellulolytic representative of the class *Anaerolineae*. / O. A. Podosokorskaya, E.A. Bonch-Osmolovskaya, A.A. Novikov et al. //Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2012 . – V. 63. – P. 86-92.

83. *Thermosipho affectus* sp. nov., a thermophilic, anaerobic, cellulolytic bacterium isolated from a Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vent. / O.A. Podosokorskaya, I. V. Kublanov, A. L. Reysenbach et al. //Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2011. – V. 61. – P. 1160-1164.

84. Characterization of *Melioribacter roseus* gen. nov., sp. nov., a novel facultatively anaerobic thermophilic cellulolytic bacterium from the class *Ignavibacteria* and a proposal of a novel bacterial phylum *Ignavibacteriae* /O. A. Podosokorskaya, V.V.Kadnikov, S.N.Gavrilov et al. // Environ. Microbiol. – 2013. as doi 10.1111/1462-2920.12067

85. *Fervidobacterium riparium* sp. nov., a thermophilic anaerobic cellulolytic bacterium isolated from a hot spring. / O.A. Podosokorskaya, A.Y. Merkel, T.V. Kolganova et al. //Int. J. Syst. Evol. Microbiol. –2011. – V. 61. – P.2697-2701.

86. *Desulfurococcus fermentans* sp. nov., a novel hyperthermophilic archaeon from a Kamchatka hot spring, and emended description of the genus *Desulfurococcus* / A.A. Perevalova, V.A.Svetlichny, I.V. Kublanov et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2005. – V. 55. – P. 995-999.

87. *Fervidicoccus fontis* gen. nov., sp. nov., an anaerobic, thermophilic crenarchaeote from terrestrial hot springs, and proposal of *Fervidicoccaceae* fam. nov. and *Fervidicoccales* ord. nov. / A.A. Perevalova, S.K. Bidzhieva, I.V. Kublanov et al. //Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2010. – V. 60. – P. 2082-2088.

88. Description of *Caldicellulosiruptor saccharolyticus* gen. nov., sp. nov.: an obligately anaerobic, extremely thermophilic, cellulolytic bacterium. / F.A. Rainey, A.M. Donnison, P.H. Janssen et al. //FEMS Microbiol. Lett. – 1994. – V. 120. – P. 263-266.

89. Rapp P. Bacterial cellulases. In Biosynthesis and biodegradation of cellulose. Edited by Haigler C.И., Weimer P.J. New York: Marcel Dekker, Inc. – 1991. – P. 535-595.

90. *Thennotoga elfii* sp. nov., a novel thermophilic bacterium from an African oil-producing well / G. Ravot, M. Magot, M.L. Fardeau et al.// Int. J. Syst. Bacteriol. 1995. – V. 45. – P. 308-314.

91. Reguera G. Chitin degradation by cellulolytic anaerobes and facultative aerobes from soils and sediments / G. Reguera, S.B. Leschine // FEMS Microbiol. Lett. – 2001. – V. 204. – P. 367-374.

92. *Paenibacillus cellulosityticus* sp. nov., a cellulolytic and xylanolytic bacterium isolated from the bract phyllosphere of *Phoenix dactylifera* / R. Rivas, P. García-Fraile, P.F.Mateos et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2006 – V. 56. – P. 2777-2781.
93. *Cellulomonas xylanilytica* sp. nov., a cellulolytic and xylanolytic bacterium isolated from a decayed elm tree. / R.Rivas, M.E.Trujillo, P.F. Mateos et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2004. – V. 54. – P. 533-536.
94. *Bacteroides cellulosityticus* sp. nov., a cellulolytic bacterium from the human gut microbial community / C. Robert, C. Chassard, P.A.Lawson, A. Bernalier-Donadille // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2007. – V. 57. – P. 1516-1520.
95. Schwarz W.H. The cellulosome and cellulose degradation by anaerobic bacteria //Appl. Microbiol. Biotechnol. – 2001. – V. 56. – P. 634-649.
96. *Streptomyces drozdowiczii* sp. nov., a novel cellulolytic streptomycete from soil in Brazil. / Semêdo et al. //Int. J. of Syst. Evol. Microbiol. – 2004. – V. 54. – P. 1323–1328.
97. The complete genome of the crenarchaeon *Salfolobus solfataricus* P2 / Q. She, R.K. Singh, F. Confalonieri et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 2001. – V. 98. – P. 7835-7840.
98. *Clostridium clariflavum* sp. nov. and *Clostridium caenicola* sp. nov., moderately thermophilic, cellulose-cellobiose-digesting bacteria isolated from methanogenic sludge / H.Shiratori, K. Sasaya, H. Ohiwa et al. // Int. J. Syst.Evol. Microbiol. – 2009. – V. 59. – P. 1764-1770.
99. Shichun Cai. *Cellulosilyticum ruminicola* gen. nov., sp. nov.,isolated from the rumen of yak, and reclassification of *Clostridium lentocellum* as *Cellulosilyticum lentocellum* comb. nov. / Shichun Cai., Xiuzhu Dong. // Int. J. Syst.Evol. Microbiol. – 2010. – V. 60. – P. 845-849.
100. Sijpesteijn A.K. Cellulose-decomposing bacteria from the rumen of cattle.//Thesis, University of Leiden, The Netherlands,1948. – 152 p.
101. *Halocella cellulolytica* gen. nov., sp. nov., a new obligately anaerobic, halophilic, cellulolytic bacterium. / M.V. Simankova, N.A. Chernych, G.A.Osipov, G.A. Zavarzin //Syst. Appl. Microbiol. – 1993. – V. 16. – P. 385-389.
102. Sleat R. Isolation and characterization of an anaerobic, cellulolytic bacterium, *Clostridium cellulovorans* sp. nov. / R. Sleat, R.A. Mah, R. Robinson //Appl. Environ. Microbiol. – 1984. – V. 48. – P.88-93.
103. Sleat R. *Clostridium populeti* sp. nov., a cellulolytic species from a woody-biomass digester. / R. Sleat, R. A. Mah //Int. J. Syst. Bacteriol. – 1985. – V. 35. – P. 160-163.
104. Stackebrandt E. *Cellulomonas cartae* sp. nov./ E. Stackebrandt, O. Kandler // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1980. – V. 30. – P. 186-188.
105. Stanier R.Y. Studies on the cytophagas.// Journal of Bacteriology. – 1940. – V. 40. – P. 619-636.
106. Stackebrandt E. The Prokaryotes: Archaea. Bacteria: *Firmicutes*, *Actinomycetes*. – 1988. –Vol. 3. – P. 10-22.

107. *Clostridium josui* sp. nov., a cellulolytic, moderate thermophilic species from Thai compost / J. Sukhumavasi, K. Ohmiya, S. Shimizu, K. Ueno // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1988. – V. 38. – P. 179-182.
108. Complete genome sequence of *Desulfurococcus fermentans*, a hyperthermophilic cellulolytic crenarchaeon isolated from a freshwater hot spring in Kamchatka, Russia / D. Susanti, E.F. Johnson, J. R. Rodriguez et al. // J. Bacteriol. – 2012. – V. 194. – P. 5703-5704.
109. Svetlichny V.A. *Dictyoglomus turgidus* sp. nov., a new extremely thermophilic eubacterium isolated from hot springs of the Uzon volcano caldera / V.A. Svetlichny, T.P. Svetlichnaya // Mikrobiologiya. – 1988. – V. 57. – P. 435-441.
110. *Anaerocellum thermophilum* gen. nov., sp. nov. - an extremely thermophilic cellulolytic eubacterium isolated from hot spring in the Valley of Geysers / Svetlichnyi V.A., Svetlichnaya T.P., Chernykh N.A., Zavarzin G.A. // Microbiology. – 1990. – V. 59. – P. 598-604.
111. *Thermotoga petrophila* sp. nov. and *Thermotoga naphthophila* sp. nov., two hyperthermophilic bacteria from the Kubiki oil reservoir in Niigata, Japan / Y. Takahata, M. Nishijima, T. Hoaki, T. Maruyama // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2001. – V. 51. – P. 1901-1909.
112. Varel V.H. *Clostridium herbivorans* sp. nov., a cellulolytic anaerobe from the pig intestine. / V.H. Varel, R.S. Tanner, C.R. Woese // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1995. – V. 45. – P. 490-494.
113. Van Gylswyk N. O. Description and Designation of a Neotype Strain of *Eubacterium cellulosolvens* (*Cillobacterium cellulosolvens* Bryant, Small, Bouma and Robinson) Holdeman and Moore / N. O. Van Gylswyk, J. J. T. Van Der Toorn K. // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1986. – Vol. 36, No. 2. – P. 275-277.
114. Waksman S.A. Genus III. *Actinomyces*. Harz, In: D.H. Bergey, F.C. Harrison, R.S. Breed, B.W. Hammer & F.M. Huntoon (ed.): Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 1st ed., The Williams & Wilkins Co, Baltimore. – 1923. – P. 339-371.
115. Waksman S.A., Henrici A.T. Family III. *Streptomycetaceae* Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 6th ed., The Williams & Wilkins Co, Baltimore. – 1948. – P. 929-980.
116. Wang Y. A proposal to transfer *Microbispora bispora* (Lechevalier 1965) to a new genus, *Thermobispora* gen. nov., as *Thermobispora bispora* comb. nov. / Y. Wang, Z. Zhang, J. Ruan // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1996. – V. 46. – P. 933-938.
117. *Marinitoga camini* gen. nov., sp. nov., a rod-shaped bacterium belonging to the order *Thermotogales*, isolated from a deep-sea hydrothermal vent. / N. Wery, F. Lesongeur, P. Pignet et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2001. – V. 51. – P. 495-504.
118. Emendation of the genus *Achromobacter* and *Achromobacter xylosoxidans* (Yabuuchi and Yano) and proposal of *Achromobacter ruhlandii* (Packer and Vishniac) comb. nov., *Achromobacter piechaudii* (Kiredjian et al.) comb. nov., and *Achromobacter xylosoxidans* subsp. *denitrificans* (Rüger and

Tan) comb. nov. / E.Yabuuchi, Y.Kawamura, Y.Kosako, T. Ezaki // *Microbiol. Immunol.* – 1998. – V. 42. – P. 429-438.

119. *Thermosporothrix hazakensis* gen. nov., sp. nov., isolated from compost, description of *Thermosporotrichaceae* fam. nov. within the class *Ktedonobacteria* Cavaletti *et al.* 2007 and emended description of the class *Ktedonobacteria*. / S.Yabe, Y.Aiba, Y. Sakai *et al.* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2010. – V. 60. – P. 1794-1801.

120. *Thermogemmatispora onikobensis* gen. nov., sp. nov. and *Thermogemmatispora foliorum* sp. nov., isolated from fallen leaves on geothermal soils, and description of *Thermogemmatisporaceae* fam. nov. and *Thermogemmatisporales* ord. nov. within the class *Ktedonobacteria*. / S.Yabe, Y.Aiba, Y. Sakai *et al.* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2011. – V. 61. – P. 903-910.

121. *Clostridium aldrichii* sp. nov., a Cellulolytic Mesophile Inhabiting a Wood-Fermenting Anaerobic Digester/ J.Yang, D. P. Chynoweth, L D. S. Williams, L.Anming // *Int. J. Syst. Bacteriol.* – 1990. – V. 40. – P. 268-273.

122. Classification of '*Anaerocellum thermophilum*' strain DSM 6725 as *Caldicellulosiruptor bescii* sp. nov./ S. Yang, I. Kataeva, J. Wiegel *et al.* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2010. – V. 60. – P. 2011-2015.

123. Yanling He. Two Cellulolytic *Clostridium* Species: *Clostridium cellulosi* sp. nov. and *Clostridium cellulofermentans* sp. nov. / He Yanling , Ding Youfang, L. Yanquan // *Int. J. Syst. Bacteriol.* – 1991. – V. 41. – P. 306-309.

124. Zhang Y.H. Cellulose utilization by *Clostridium thermocellum*: bioenergetics and hydrolysis product assimilation / Y.H. Zhang, L.R. Lynd // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2005. – V. 102. – P. 7321-7325.

125. Zhang Z. Reclassification of *Thermomonospora* and *Microtetraspora* / Z. Zhang, Y.Wang, J. Ruan // *Int. J. Syst. Bacteriol.* – 1998. – 48. – P.411-422.

126. Identification of a haloalkaliphilic and thermostable cellulase with improved ionic liquid tolerance / T. Zhang, S. Datta, J. Eichler *et al.* // *Green Chem.* – 2011. – 13. – P. 2083-2090.

127. *Clostridium alkalicellum* sp. nov., an Obligately Alkaliphilic Cellulolytic Bacterium from a Soda Lake in the Baikal Region / T. N.Zhilina, V. Kevbrin , T. P. Tourova *et al.* // *Microbiology.* – 2005. – V.74, No. 5. – P. 642-653.

128. Highly thermostable endo-1,3-beta-glucanase (laminarinase) LamA from *Thermotoga neapolitana*: nucleotide sequence of the gene and characterization of the recombinant gene product/ V.V. Zverlov, I.Y. Volkov, T.V.Velikodvorskaya, W.H. Schwarz // *Microbiol.* – (UK). – 1997a. – V. 143. – P. 1701-1708.

**ЦЕЛЛЮЛОЛИТИЧЕСКИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ ДОМЕНОВ
БАКТЕРИИ И АРХАЕИ**

Л. С. ЯСТРЕМСКАЯ

Национальный авиационный университет, г. Киев

Обзор посвящен целлюлолитическим микроорганизмам, которые обеспечивают биodeградацию целлюлозы. Рассматриваются вопросы их таксономии, общих свойств. Уделено внимание сравнению аэробных, анаэробных и факультативно анаэробных целлюлолитических микроорганизмов, их морфо-функциональным особенностям.

Ключевые слова: *целлюлолитические бактерии, деструкция целлюлозы, экстремофильные микроорганизмы, гипертермофильные бактерии, археи.*

**CELLULOLYTIC MICROORGANISMS DOMAINS
BACTERIA AND ARCHAEA**

L. S. YASTREMSKAYA

National Aviation University, Kyiv

The review is devoted cellulolytic microorganisms that provide biodegradation of cellulose. The questions of taxonomy, general properties. Attention is paid to comparison of aerobic, anaerobic and facultative anaerobic cellulolytic organisms, their morphology-functional features.

Keywords: *cellulolytic bacteria, degradation of cellulose, extremophilic microorganisms hyperthermophilic bacteria, archaea.*