

## BIODEGRADAÇÃO DE CELULOSE E LIGNINA POR FUNGOS: UMA BREVE REVISÃO

MARÍLIA LORDÊLO CARDOSO<sup>1</sup>, HILANA SALETE SILVA OLIVEIRA<sup>2</sup>, ANA PAULA TROVATTI UETANABARO<sup>3</sup>  
& HÉLIO MITOSHI KAMIDA<sup>4,\*</sup>

<sup>1</sup>Mestranda do Programa de Pós-graduação em Recursos Genéticos Vegetais/UEFS (lilaengal@yahoo.com.br)

<sup>2</sup>Mestranda do Programa de Pós-graduação em Biotecnologia/UEFS (hilanaoliveira@gmail.com)

<sup>3</sup>Professora Assistente, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Km 16 Rodovia Ilhéus-Itabuna, 45662-000, Ilhéus, Bahia (uetanabaro@yahoo.com)

<sup>4</sup>Pesquisador PRODOC/FAPESB/UEFS, Departamento de Ciências Biológicas, UEFS, Km 03, BR 116, 44031-460, Feira de Santana, Bahia (hmkamida@terra.com.br)

\*Autor para correspondência

**(Biodegradação de celulose e lignina por fungos: uma breve revisão)** – A bioconversão de compostos ligninocelulósicos é catalisada por um grupo de enzimas ligninocelulolíticas, dentre as quais estão endo e exo-glicanases,  $\beta$ -glicosidases, lignina peroxidases, manganês peroxidases e lacases. Essas enzimas são produzidas por uma grande variedade de fungos, como *Phanerochaete chrysosporium*, *Phlebia radiata*, *Trametes versicolor*, *Trichoderma viride*, *Trichoderma reesei*, *Penicillium pinophilum*. A produção enzimática é influenciada pelo tipo de substrato e pelas condições de cultivo. Essa revisão considera alguns aspectos envolvidos na biodegradação de lignina e celulose por fungos.

**Palavras-chaves:** Ligninocelulose, fungos, enzimas.

**(Biodegradation of cellulose and lignin by fungi: a brief review)** – The bioconversion of lignocellulosics compounds is catalyzed by a group of lignocellulolytic enzymes such as endo and exo-glucanase,  $\beta$ -glucosidase, lignin peroxidase, manganese peroxidase, and laccase. These enzymes are produced by a large variety of fungi, like *Phanerochaete chrysosporium*, *Phlebia radiata*, *Trametes versicolor*, *Trichoderma viride*, *Trichoderma reesei*, *Penicillium pinophilum*. The enzymatic production is influenced by the substrate and culture conditions. This review considers some aspects of the lignin and cellulose biodegradation by fungi.

**Key words:** Lignocellulose, fungi, enzymes.

### INTRODUÇÃO

Biodegradação é o processo de redução de compostos químicos complexos catalisados biologicamente. No caso de compostos orgânicos, a biodegradação, freqüentemente, porém, não necessariamente proporciona a conversão de C, N, P, S e outros elementos do composto original a produtos inorgânicos (ALEXANDER, 1999). A conversão de moléculas orgânicas, na forma de compostos tóxicos, em biomassa celular e produtos de catabolismo, como dióxido de carbono e água, por microorganismos é denominada mineralização (ESPOSITO & AZEVEDO, 2004).

A biodegradação de materiais ligninocelulósicos constitui um dos mais importantes ciclos de carbono na natureza e o entendimento desse processo representa contribuição significativa às ciências naturais (KIRK & CULLEN, 1998).

É fundamental que os processos de biodegradação sejam avaliados previamente, considerando-se que algumas biotransformações podem produzir compostos mais tóxicos e recalcitrantes do que os próprios substratos iniciais (ESPOSITO & AZEVEDO, 2004).

### FUNGOS

Os fungos podem ocupar diversos nichos

ecológicos, parasitando tecidos vivos ou de forma sapróbia (alimentando-se de uma grande diversidade de substâncias orgânicas não-vivas). O crescimento e as atividades metabólicas dos organismos são respostas às condições físico-químicas do ambiente que os rodeiam. Em caso de um meio impróprio para o crescimento, os fungos, como todos os organismos vivos, podem modificar seu ambiente tornando-o habitável e propício para o seu crescimento normal sendo necessária, para tanto, a disposição dos elementos essenciais como alguns açúcares, aminoácidos, vitaminas, etc.

As atividades metabólicas celulares são mediadas por enzimas, sendo a capacidade enzimática uma característica intrínseca a cada espécime. A ausência de enzimas específicas pode fazer fracassar o crescimento de um fungo em um determinado substrato, talvez por ser incapaz de digeri-lo. As enzimas necessárias para o crescimento do fungo (enzimas constitutivas) já estão presentes, mas a presença do substrato é necessária para induzir a síntese ou a atividade da enzima para a degradação do substrato, sendo conhecidas como enzimas induzíveis. Além disso, os fungos podem também produzir enzimas adaptativas na presença de algum substrato que, normalmente, não utiliza (LOGUERCIO & ESPOSITO, 2004).

Fisiologicamente, os fungos adaptam-se a sobrecargas mais severas do que a maioria dos microrganismos, como, por exemplo: (1) crescimento em

substratos com concentrações de açúcares intoleráveis para as bactérias, uma vez que não são tão sensíveis às altas pressões osmóticas e variações no valor do pH (algumas espécies suportam variações de pH de 2 a 9) (ESPOSITO & AZEVEDO, 2004); (2) manutenção de seu metabolismo até mesmo em ambientes desidratados, produzindo esporos ou entrando em estado de vida latente. Os fungos, em sua maioria, são aeróbicos, necessitam da presença de oxigênio para seu crescimento e desenvolvem-se em uma ampla faixa de temperatura; algumas espécies são capazes de crescer até mesmo a temperaturas extremas, 0°C e 62°C (PELCZAR *et al.*, 2004).

Para o crescimento e desenvolvimento metabólico dos fungos, a principal fonte de carbono é a glicose, porém, outros açúcares também são utilizados, como a sacarose e a maltose, assim como outras macromoléculas, como amido e celulose, são importantes fontes de energia para os fungos. O nitrogênio orgânico e inorgânico, sob a forma de sais de amônio ou de nitratos, pode ser utilizado por algumas espécies. Diversos oligo-elementos, como ferro, fósforo, potássio, zinco, cobre, manganês, molibdênio, e vitaminas são necessários para o crescimento dos fungos (LOGUERCIO & ESPOSITO, 2004; PELCZAR *et al.*, 2004).

### BIODEGRADAÇÃO DA CELULOSE

#### Celulose

A celulose, dentre os materiais naturais, é o biopolímero renovável mais abundante do mundo. Trata-se de uma estrutura extremamente estável, condensada, linear (parte amorfa e parte cristalina) formada exclusivamente de moléculas de anidro-glicose unidas por ligações  $\beta$ -1,4-glicosídicas. Estritamente falando, a celulose é composta por unidades diméricas denominadas celobiose que se repetem sempre apresentando o oxigênio que liga os anéis glicosídicos na posição equatorial (Fig. 1) (ESPOSITO & AZEVEDO, 2004). O acoplamento de cadeias de celulose adjacentes por pontes de hidrogênio e forças de van der Waals resulta em um alinhamento paralelo e uma estrutura cristalina com fibras estáveis, retas, de grande força tensoativa e baixa acessibilidade (KRASSIG, 1993; DEMAÏN *et al.*, 2005).

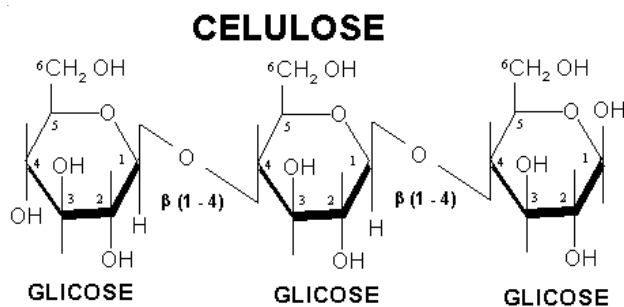


Fig. 1. Fórmula estrutural da celulose.

Fonte: <http://www.geocities.com/CapeCanaveral/Launchpad/9071/celulose.gif>

A celulose tem sido utilizada pelo homem há séculos, mas seu enorme potencial como uma fonte renovável de energia foi reconhecido somente após a identificação das enzimas degradadoras de celulose.

#### Enzimas celulolíticas e fungos produtores

As enzimas que catalisam a bioconversão de celulose a açúcares solúveis e glicose são denominadas celulasas (BHAT, 1997). Uma grande variedade de microorganismos, incluindo bactérias e fungos, aeróbios e anaeróbios, mesofílicos e termofílicos (COUGHLAN & LJUNGDAHL, 1988) produzem principalmente três tipos de celulasas: EC 3.2.1.4. (endo-1,4- $\beta$ -D-glicanase), EC 3.2.1.91. (exo-1,4- $\beta$ -D-glicanase) e EC 3.2.1.21. ( $\beta$ -glicosidase) – cada uma separadamente ou na forma de um complexo (BHAT, 1997). Apesar disso, apenas alguns microorganismos são conhecidos como verdadeiros celulolíticos, isto é, são capazes de degradar celulose natural (AHAMED & VERMETTE, 2007). Em geral, os fungos que decompõem substâncias celulósicas ocorrem no solo, colonizando vegetais, suas raízes e resíduos, com importante função de reciclagem de nutrientes (RUEGGER & TAUKE-TORNISIELO, 2003).

Os estudos, em sua maioria, têm sido baseados no sistema de celulase de fungos aeróbios, destacando-se *Trichoderma viride*, *Trichoderma reesei*, *Penicillium pinophilum*, *Sporotrichum pulverulentum*, *Fusarium solani*, *Talaromyces emersoni* e *Trichoderma koningu*. Só recentemente outros microorganismos têm sido reconhecidos como produtores de celulasas, tais como fungos aeróbios termofílicos, fungos anaeróbios mesofílicos, bactérias aeróbias mesofílicas e termofílicas, bactérias anaeróbias mesofílicas e termofílicas (BHAT, 1997). Entre os microorganismos citados acima, os termofílicos celulolíticos são de interesse particular devido à habilidade de produzir celulasas termostáveis, geralmente estáveis sob uma variedade de condições severas incluindo valores de pH fortemente ácidos ou alcalinos, bem como temperaturas acima de 90°C (LAMED & BAYER, 1988). Dentre os microorganismos celulolíticos termofílicos encontram-se *Clostridium thermocellum*, *Thermomonospora fusca*, *Thermoascus aurantiacus*, *Sporotrichum thermophile*, *Hemicola insolens* e *Chaetomium thermophile* (BHAT & MAHESHWARI, 1987; LAMED & BAYER, 1988; BHAT *et al.*, 1993).

Os sistemas de celulase mais bem caracterizados são aqueles dos fungos aeróbios, *Phanerochaete chrysosporium*, *F. solani*, *P. funiculosum/pinophilum*, *Talaromyces emersoni*, *Trichoderma Koningu* e *T. reesei* (BHAT, 1997). Os sistemas de celulasas destes fungos consistem de endo-1,4- $\beta$ -D-glicanase [1,4- $\beta$ -D-glicanohidrolase], exo-1,4- $\beta$ -D-glicanase [1,4- $\beta$ -D-glicanohidrolase (CBH)] e  $\beta$ -glicosidase [celobiase ou  $\beta$ -D-glicosidase glicohidrolase] (WOOD, 1985, 1992).

A biodegradação de celulose ocorre pela ação de três grupos de celulasas que atuam sinergicamente. As endo-glicanases rompem a molécula de celulose ao acaso, através da hidrólise das ligações  $\beta$ -1,4-glicosídicas, e liberam

oligosacarídeos que servem de substrato para as exo-glicanases. As exo-glicanases hidrolisam, a partir da extremidade, os fragmentos de menor massa molecular para liberar celobiose ou glicose. As  $\alpha$ -glicosídeos hidrolisam a celobiose até glicose (ESPOSITO & AZEVEDO, 2004).

Celulase é um sistema enzimático induzível (KUBICEK, 1992, 1993). Diversos substratos são conhecidos por facilitar a produção do sistema celulase, completo ou incompleto, tais como lactose, celobiose e palmitatos (WOOD, 1985). Entretanto, a celulose é considerada a melhor fonte de carbono para a produção de altos níveis de celulases por microorganismos (STEWART & LEATHERWOOD, 1976; RYU & MANDELS, 1980). Todos os microorganismos estudados até o momento produziram mais altos níveis de celulase quando crescidos em celulose (STEWART & LEATHERWOOD, 1976; RYU & MANDELS, 1980; WOOD, 1985).

Celulase produzida pelo fungo filamentosso *Trichoderma reesei* é o mais eficiente sistema enzimático para a completa hidrólise de substratos celulósicos em seu componente monomérico glicose (AHAMED & VERMETTE, 2007).

#### BIODEGRADAÇÃO DA LIGNINA

Na natureza, lignina e celulose formam a parede celular dos vegetais e junto com hemicelulose constituem uma estrutura conhecida como ligninocelulose. Os polímeros de carboidratos são fortemente ligados à lignina principalmente por ligações de hidrogênio, mas também por algumas ligações covalentes. A ligninocelulose compõe cerca de 60% da biomassa da Terra (TENGERDY & SZAKACS, 2003; LEE, 2007).

A biodegradação da lignina é o passo chave para a reciclagem de carbono nos ecossistemas terrestres, pois a degradação desse polímero recalcitrante possibilita a utilização da celulose pelas populações microbianas (MARTÍNEZ, 2002; VARGAS-GARCÍA *et al.*, 2007).

#### Lignina

A lignina (Fig. 2) é um polímero aromático, tridimensional e hidrofóbico altamente resistente à degradação química e biológica, formado por unidades de hidroxifenilpropanóides conectadas por ligações C – C e C – O – C (MARTÍNEZ *et al.*, 2005; LEE, 2007; VALÁSKOVÁ *et al.*, 2007). A lignina é formada por três álcoois precursores: álcool *p*-hidroxicinamil (coumaril), que dá origem às unidades *p*-hidroxifenil no polímero; álcool 4-hidroxi-3-metoxicinamil (coniferil), que compõe as unidades guaiacil; e álcool 3-5-dimetoxi-4-hidroxicinamil (sinaptil), que forma as unidades siringil. As características estruturais da lignina tornam difícil o estudo de sua biodegradação (LEE, 2007). Compostos modelo de lignina são difíceis de serem obtidos e há poucos estudos disponíveis sobre biodegradação (BUSWELL & ODIER, 1987).

#### Enzimas ligninolíticas e fungos produtores

Os fungos de podridão branca, que pertencem em sua maioria à classe Basidiomycota, são os organismos mais efetivos na degradação de materiais ligninocelulósicos porque possuem grande habilidade em degradar ou modificar a lignina (TENGERDY *et al.*, 2003; ESPOSITO & AZEVEDO, 2004; CHRISTIAN *et al.*, 2005; MARTÍNEZ *et al.*, 2005; PALMIERE *et al.*, 2005).

Os fungos de podridão branca parecem ser únicos na sua habilidade de degradar lignina e são bem conhecidos por produzir as enzimas oxidativas extracelulares envolvidas na degradação de substratos ligninocelulósicos naturais (CHRISTIAN *et al.*, 2005; PALMIERE *et al.*, 2005). A degradação de lignina por esses fungos é mais rápida do que a de qualquer outro organismo e eles são os responsáveis pela maioria da decomposição de lignina na natureza (BUSWELL & ODIER, 1987; KIRK & FARELL, 1987; BLANCHETTE, 1995).

A delignificação por fungos de podridão branca pode ocorrer de uma maneira seletiva ou não seletiva. Na delignificação seletiva, lignina é removida sem nenhuma perda marcante de celulose e na delignificação não seletiva todos os componentes da parede celular são degradados. Os fungos de podridão branca normalmente atacam de uma das duas formas, porém, alguns deles são capazes de realizar degradação seletiva e não seletiva, como acontece com *Heterobasidium annosum* (ERIKSON *et al.*, 1990; BLANCHETTE, 1995).

Entre os principais fungos de podridão branca, os mais estudados são *Phanerochaete chrysosporium*, *Phlebia radiata*, que degradam lignina seletivamente, e *Trametes versicolor*, que age não seletivamente (HATAKKA, 1994).

As principais enzimas associadas com a habilidade dos fungos basidiomicetos de podridão branca para degradar lignina são: lignina peroxidase (EC 1.11.1.14 - LiP), manganês peroxidase (EC 1.11.1.13 - MnP) e lacases (EC 1.10.3.2). Alguns fungos produzem todas elas enquanto outros produzem apenas uma ou duas delas (ELISASHVILI *et al.*, 2007). *Phanerochaete chrysosporium* foi o primeiro fungo identificado como produtor de LiP (KAPICH *et al.*, 2004). O tipo e a composição dos substratos ligninocelulósicos parecem determinar a quantidade de enzimas produzidas por basidiomicetos (SONGULASHVILI *et al.*, 2007).

Diferentes fungos de podridão branca produzem diferentes combinações de enzimas: há fungos produzindo LiP e MnP, fungos produzindo MnP e lacase, fungos produzindo LiP e lacase e fungos que não produzem nem LiP nem MnP, mas lacase e aril álcool oxidase (AAO). Muitos fungos pertencentes ao grupo LiP – MnP são efetivos degradadores da lignina, enquanto a capacidade de degradação de fungos pertencentes ao grupo LiP – lacase é muito mais baixa (HATAKKA, 1994).

As lacases e peroxidases ligninolíticas oxidam o

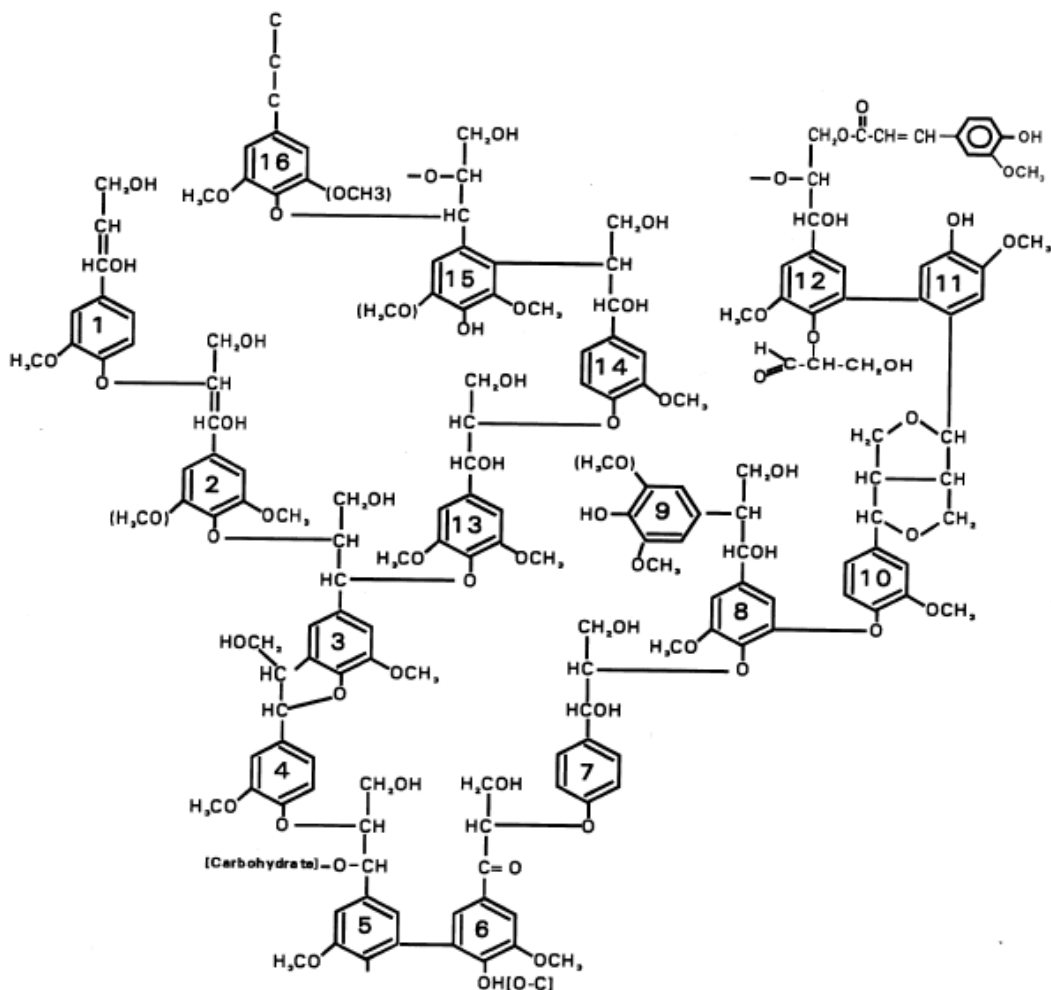


Fig. 2. Fórmula estrutural esquemática para a lignina. A estrutura ilustra as principais ligações entre as unidades.

polímero de lignina, gerando radicais aromáticos. LiP degrada apenas unidades não fenólicas, enquanto MnP degrada tanto unidades fenólicas quanto não fenólicas

da lignina. Estas foram descritas como ligninases verdadeiras por seu alto potencial redox (MARTÍNEZ *et al.*, 2005; LEE, 2007).

A LiP é uma glicoproteína que contém ferroprotoporfirina IX (heme) como grupo prostético e requer peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) para sua atividade catalítica. Na presença de  $H_2O_2$ , a LiP é capaz de degradar compostos fenólicos e não fenólicos bem como anéis aromáticos alcoxilados do tipo da lignina (DEZZOTI *et al.*, 1995). A LiP promove quebra oxidativa da ligação C – C, oxidação e hidroxilação dos grupos metilenos benzílicos, oxidação de fenóis e álcoois benzil, entre outros (LEE, 2007). Normalmente, a mineralização de lignina (conversão a gás carbônico e água) se relaciona com elevado teor de LiP (ESPOSITO & AZEVEDO, 2004).

A MnP é muito semelhante à LiP: é extracelular, glicosilada e possui um grupo prostético heme. No entanto, além de depender do peróxido de hidrogênio, é dependente de íons  $Mn^{2+}$ , oxidando-os a  $Mn^{3+}$ . Na presença de  $H_2O_2$ , MnP catalisa reações Ca - Cb, oxidações Ca e quebras de

ligações arilalquílicas de fenóis siringílicos diméricos b 1 e b-O-4 (ESPOSITO & AZEVEDO, 2004).

Lacases são fenoloxidas de baixo potencial redox que permitem oxidação direta apenas de unidades fenólicas da lignina, que frequentemente compõem menos de 10% do polímero total (MARTÍNEZ, 2005). Pertencem ao grupo das oxidases que complexam cobres. A ação de lacases promove polimerização, quebras alquil-arílicas, oxidações nos Ca e desmetilações (ESPOSITO & AZEVEDO, 2004).

Estudos anteriores indicaram que tanto a natureza quanto a concentração das fontes de nitrogênio no meio de cultivo são fatores que influenciam fortemente para a produção das enzimas ligninolíticas por basidiomicetos de podridão branca (SONGULASHVILI *et al.*, 2007).

Microorganismos requerem fonte de carbono, macronutrientes e alguns elementos traços para o seu crescimento. Carbono serve primariamente como fonte de energia e uma pequena fração é incorporada dentro da célula. Nitrogênio é um elemento crítico para os microorganismos, pois compõe as proteínas, ácidos nucléicos, aminoácidos, enzimas e coenzimas necessárias para crescimento e funcionamento da célula (GOLUEKE, 1991). O crescimento do fungo diminui em condições deficientes de nitrogênio e carbono e a atividade ligninolítica surge

como uma forma de metabolismo secundário (KIRK & FARRELL, 1987; BROWN, 1995). Como a síntese de ligninas em vários microrganismos ocorre via metabolismo secundário, elas são produzidas em pequenas quantidades e essa é a principal limitação da utilização das enzimas ligninolíticas (LEE, 2007).

#### CONSIDERAÇÕES FINAIS

O aumento da demanda por enzimas ligninocelulolíticas tem intensificado a pesquisa para obter

microorganismos que tenham altos níveis de atividade dessas enzimas e melhorar os processos de fermentação de sua produção (LOPEZ *et al.*, 2007). Contudo, ainda existe uma necessidade de explorar mais microrganismos e substratos ligninocelulósicos com diferentes composições para avaliar o verdadeiro potencial da produção de enzimas ligninocelulolíticas e selecionar os melhores fungos produtores, bem como a aplicação biotecnológica das enzimas produzidas (MARTÍNEZ, 2005; ELISASHIVILI *et al.*, 2007; SONGULASHVILI *et al.*, 2007).

#### REFERÊNCIAS

- AHAMED A & P VERMETTE. 2008. Culture-based strategies to enhance cellulose enzyme production from *Trichoderma reesei* RUT-C30 in bioreactor culture conditions. **Biochem. Eng. J.** doi:10.1016/j.bej.2007.11.030.
- ALEXANDER M. 1999. **Biodegradation and bioremediation**. San Diego: Academic Press.
- BHAT MK & S BHAT. 1997. Cellulose degrading enzymes and their potential industrial applications. **Biotechnology Advances** 15: 583-620.
- BHAT KM & R MAHESHWARI. 1987. *Sporotrichum thermophile*: Growth, cellulose degradation and cellulose activity. **Appl. Environ. Microbiol.** 53: 2175-2182.
- BHAT KM, JS GAIKWAD & R MAHESHWARI. 1993. Purification and Characterization of an extracellular  $\alpha$ -glucosidase from the thermophilic fungus *Sporotrichum thermophile* and its influence on cellulose activity. **J. Gen. Microbiol.** 139: 2825-2832.
- BLANCHETTE RA. 1995. Degradation of lignocellulose complex in wood. **Can. J. Bot.** 73: S999-S1010.
- BÖRJESSON J, R PETERSON & F TJERNELD. 2007. Enhanced enzymatic conversion of softwood lignocellulose by poly (ethylene glycol) addition. **Enzyme and Microbial Technology** 40: 754-762.
- BROWN A. 1985. Review of lignin in biomass. **J. Appl. Biochem.** 7: 371-387.
- BUSWELL JA & E ODIER. 1987. Lignin biodegradation. **CRC Crit. Rev. Biotechnol.** 6: 1-60.
- CHRISTIAN V *et al.* 2005. Mediator role of veratryl alcohol in the lignin peroxidase-catalyzed oxidative decolorization of Remazol brilliant blue R. **Enzyme and Microbial Technology** 36: 426-431.
- COUGHLAN MP & LG LJUNDAHL. 1988. Biochemistry and genetics of cellulose degradation, FEMS Symp. 43, p. 11-30. *In*: J-P AUBERT, P BEGUIN & J MILLET (eds). **Comparative biochemistry of fungal and bacterial cellulolytic enzyme systems**. Londres: ACADEMIC Press.
- DEMAIN AL, M NEWCOMB & JHD WU. 2005. Cellulase, clostridia, and ethanol. **Microbiol Mol Biol Rev.** 69: 124-54.
- DEZOTTI M, LH INNOCENTINI-MEI & N DURAN. 1995. Silica-immobilized enzyme catalyzed removal of chlorolignins from Eucalyptus-Kraft effluent. **Journal of Biotechnology** 43: 161-167.
- ELISASHIVILI V *et al.* 2007. *Lentinus edodes* and *Pleurotus* species lignocellulolytic enzymes activity in submerged and solid-state fermentation of lignocellulosic wastes of different composition. **Bioresource Technology** 99(3): 457-462.
- ERIKSSON KEL, RA BLANCHETE & P ANDER. 1990. **Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components**. Berlin: Springer.
- ESPOSITO E & JL AZEVEDO. 2004. **Fungos: uma introdução à biologia, bioquímica e biotecnologia**. Caxias do Sul: Editora EDUCS.
- GOLUEKE CG. 1991. **Principles of composting**, p. 14-27. Pennsylvania: The JG Press Inc.
- GRITZALI M & JRD BROWN. 1979. The cellulose system of *Trichoderma*. The relationship between purified extracellular enzymes from induced or cellulose grown cells. **Adv. Chem. Ser.** 181: 237-269.
- HATAKA A. 1994. Lignin-modifying enzymes from selected white-rot fungi: production and role in lignin degradation. **FEMS microbial. Rev.** 13: 125-135.
- KAPICH AN *et al.* 2004. Effect of lignocellulose-containing substrates on production of ligninolytic peroxidases in submerged cultures of *Phanerochaete chrysosporium* ME-446. **Enzyme and Microbial Technology** 34: 187-195.
- KIRK TK & RL FARRELL. 1987. Enzymatic combustion: the microbial degradation of lignin. **Ann. Rev. Microbiol.**
- KIRK TK & D CULLEN. 1998. Enzymology and molecular genetics of wood degradation by white-rot fungi, p. 273-308. *In*: **Environmentally friendly technologies for the pulp and paper industry**. New York: John Wiley & Sons.
- KRASSIG HA. 1993. **Cellulose: structure, accessibility, and reactivity**. Yverdon, Switzerland: Gordon and Breach Sci. Publishers.
- KUBICEK CP. 1992. The cellulose proteins of *T. reesei*: structure, multiplicity, mode of action and regulation of formation. **Adv. Biochem. Eng.** 45: 1-27.
- KUNICEK CP, R MESSNER, F GRUBER, RL MACH & EM KUBICEK-PRANZ. 1993. The *Trichoderma reesei* cellulose regulatory puzzle from the interior life of a secretory fungus. **Enzyme Microb. Technol.** 15: 90-99.
- LAMED R & EA BAYER. 1988. The cellulosome of *Clostridium thermocellum*. **Adv. Appl. Microbiol.** 33: 1-46.
- LEE J. 2007. Biological conversion of lignocellulosic biomass to ethanol. **Journal of Biotechnology** 56: 1-24.
- LOPEZ MJ *et al.* 2007. Lignocellulose-degrading enzymes produced by the ascomycete *Coniochaeta ligniaria* and related species: application for a lignocellulosic substrate treatment. **Enzyme and Microbial Technology** 40: 794-800.
- LOGUERCIO CL & E ESPOSITO. 2004. Fungos: estrutura e ultra-estrutura. *In*: E ESPOSITO & JL AZEVEDO (eds.). **Fungos: uma introdução à biologia, bioquímica e biotecnologia**. Caxias do Sul: EDUCS.
- MARTÍNEZ AT *et al.* 2005. Biodegradation of lignocellulosics: microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin. **International Microbiology** 8: 195-204.
- PALMIERE G, G GENNAMO & G SANNIA. 2005. Remazol Brilliant Blue R decolourisation by the fungus *Pleurotus ostreatus* and its oxidative enzymatic system. **Enzyme and Microbial Technology** 36: 17-24.
- PELCZAR MJJ, ECS CHAN & NR KRIEG. 2004. **Microbiologia: conceitos e aplicações**. 2ª ed. São Paulo: Makron Books.

- RUEGGER MJS & SM TAUK-TORNISIELO. 2004. Atividade da celulase de fungos isolados do solo da Estação Ecológica de Juréia-Itatins, São Paulo, Brasil. **Rev Bras. Bot.** 27(2): 205-211.
- RYU DDY & M MANDELS. 1980. Cellulases: biosynthesis and applications. **Enzyme Microb. Technol.** 2: 91-102.
- SONGULASHVILI G *et al.* 2007. Basidiomycetes laccase and manganese peroxidase activity in submerged fermentation of food industry wastes. **Enzyme and Microbial Technology** 41: 57-61.
- STEWART BJ & JM LEATHERWOOD. 1976. Depressed synthesis of cellulose by *Cellulomonas*. **J. Bacteriol.** 128: 609-615.
- TENGERDY RP & G SZAKACS. 2003. Bioconversion of lignocellulose in solid substrate fermentation. **Biochemical Engineering Journal** 13: 169-179.
- VALÁSKOVÁ V *et al.* 2007. Production of lignocellulose-degrading enzymes and degradation of leaf litter by saprotrophic basidiomycetes isolated from a *Quercus petraea* forest. **Soil Biology and Biochemistry** 39: 2651-2660.
- VARGAS-GARCÍA MC *et al.* 2007. In vitro studies on lignocellulose degradation by microbial strains isolated from composting processes. Intern. **Biodeterioration & Biodegradation** 59: 322-328.
- WOOD TM. 1985. Properties of cellulolytic enzyme systems. **Biochem. Soc. Trans.** 13: 407-410.
- WOOD TM. 1992. Fungal cellulases. **Biochem. Soc. Trans.** 20: 45-53.