

## 低温秸秆降解菌研究进展

才金玲<sup>\*1</sup>, 胡秦博<sup>1</sup>, 郑薇琳<sup>1</sup>, 李杨偌轩<sup>1</sup>, 佟彤<sup>1</sup>, 时君友<sup>2</sup>

1 天津科技大学化工与材料学院, 天津 300457

2 北华大学材料科学与工程学院, 吉林 吉林 132013

才金玲, 胡秦博, 郑薇琳, 李杨偌轩, 佟彤, 时君友. 低温秸秆降解菌研究进展[J]. 微生物学通报, 2024, 51(7): 2312-2325.

CAI Jinling, HU Qinbo, ZHENG Weilin, LI Yangruoxuan, TONG Tong, SHI Junyou. Research progress in straw-degrading psychrotrophic microorganisms[J]. Microbiology China, 2024, 51(7): 2312-2325.

**摘要:** 我国北方地区是农业生产主产区, 每年产生大量秸秆废弃物。秸秆中富含的木质素、纤维素和半纤维素形成复杂的三维结构导致降解困难。采收季后的秋冬季时间长、气温低, 进一步增大秸秆降解难度。开发低温菌剂提高秸秆降解效率至关重要。常见的低温秸秆降解菌包括细菌和真菌。其中, 真菌木质素降解能力强; 尽管细菌木质素降解能力不强, 但对低温耐受性强。秸秆降解由多种酶系协同参与导致单一菌株很难降解完全, 复合菌在秸秆降解过程中发挥着重要的作用。通过自然筛选、人工复配和温度梯度适应等技术, 筛选获得耐低温的复合菌。本综述为进一步开发高效秸秆降解菌剂、促进低温条件下秸秆类农业废弃物资源化利用提供技术参考。

**关键词:** 秸秆; 降解; 低温; 耐冷菌; 菌剂

## Research progress in straw-degrading psychrotrophic microorganisms

CAI Jinling<sup>\*1</sup>, HU Qinbo<sup>1</sup>, ZHENG Weilin<sup>1</sup>, LI Yangruoxuan<sup>1</sup>, TONG Tong<sup>1</sup>, SHI Junyou<sup>2</sup>

1 College of Chemical Engineering and Materials Science, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China

2 College of Material Science and Engineering, Beihua University, Jilin 132013, Jilin, China

**Abstract:** A large quantity of straw waste is produced in northern China, the main area of agricultural production. The complex three-dimensional structure formed by lignin, cellulose, and hemicellulose makes straw difficult to be degraded. Furthermore, the low temperature environment after harvest enhances the difficulty of straw degradation. Psychrotrophic

资助项目: 国家重点研发计划(2023YFD1701600); 天津市大学生创新创业训练计划(202210057068, 202310057207)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2023YFD1701600), and the Tianjin College Student Innovation and Entrepreneurship Training Program (202210057068, 202310057207).

\*Corresponding author. E-mail: jinlingcai@tust.edu.cn

Received: 2023-10-08; Accepted: 2024-02-18; Published online: 2024-03-28

microorganisms could promote straw degradation at low temperatures. Straw-degrading microorganisms include bacteria and fungi. Among them, fungi are powerful in lignin degradation. Bacteria have low lignin-degrading activities but high tolerance to low temperatures. Because the degradation of straw is coordinated by many enzymes, straw is difficult to be completely degraded by single strains. Psychrotrophic strain combinations with powerful straw decomposition performance are widely used in straw degradation. These combinations can be obtained by screening of strains from the nature, mixing of strains, and acclimation to temperature gradients. This review provides technical reference for efficiently screening straw-degrading microorganisms and promoting straw utilization under low temperature conditions.

**Keywords:** straw; degradation; low temperature; psychrotrophs; microbial agent

我国是农业大国。尤其是东北地区粮食产量超过 1.5 亿 t, 粮食商品率高达 60%, 是我国重要的粮食主产区, 被誉为国家粮食安全的“压舱石”。伴随着农业生产产生大量农作物秸秆, 秸秆资源的有效利用成为关键问题<sup>[1]</sup>。秸秆富含木质素、纤维素、半纤维素等, 是重要的可再生资源。秸秆的高效利用是实现低碳农业的重要途径, 否则会造成严重的资源浪费<sup>[2]</sup>。秸秆结构复杂, 自然降解效率低<sup>[3]</sup>。此外, 北方地区漫长的冬季以及南方采收季的低温环境导致降解秸秆的微生物代谢缓慢、酶活降低, 使秸秆降解速率变低、代谢途径受到抑制, 从而使秸秆在低温条件下降解异常困难。因此, 低温秸秆降解的研究具有重要的应用价值。开发适应低温环境的秸秆降解微生物可以提高秸秆降解的效率, 减少对环境的负面影响, 促进农业可持续发展。本文主要从低温秸秆降解微生物种类和复合菌系构建两方面的研究进展进行综述。

## 1 低温秸秆降解微生物种类

秸秆主要由木质素、纤维素和半纤维素等组成, 这些成分互相缠绕形成复杂的三维结构, 导致秸秆很难降解。研究者已筛选获得大量的秸秆降解菌, 虽然大多数不能在低温环境下有效降解秸秆, 但研究人员通过筛选和培育得到了能在低温环境下降解秸秆的菌株, 包括细菌和真菌等(图 1)。

### 1.1 低温秸秆降解细菌

细菌是最常见的低温秸秆降解菌之一, 如芽孢杆菌属 (*Bacillus*)<sup>[4]</sup>、嗜冷杆菌属 (*Psychrobacter*)<sup>[5]</sup>、假单胞菌属 (*Pseudomonas*)<sup>[6]</sup> 等。细菌一般具有较高的生长速度, 在低温条件下能够产生丰富的生物酶降解秸秆。许多研究者在秸秆降解细菌领域做了大量工作。

#### 1.1.1 芽孢杆菌属 (*Bacillus*)

芽孢杆菌属是一类常见的低温秸秆降解细菌。本实验室分离获得一株蜡样芽孢杆菌 (*B. cereus*) 能在 4 °C 条件下 25 d 使水稻秸秆降解率达到 50.71%<sup>[4]</sup>。枯草芽孢杆菌 (*B. subtilis*) K1 可以在 10 °C 条件下高效表达纤维素酶活性, 促进堆肥快速腐熟<sup>[7]</sup>。从土壤中分离的一株芽孢杆菌 SDB-20, 纤维素酶活性在 16 °C 下培养 3 d 达到 728.3 U/mL, 在 6 °C 条件下酶活仍保留 60% 以上<sup>[8]</sup>。从青藏高原地区土壤中分离的短小芽孢杆菌 (*Bacillus pumilus*) GBSW19 在 4 °C 和 10 °C 下保持生长能力<sup>[9]</sup>。Menshawy 等<sup>[10]</sup>分离出的 *Paracoccus kondratievae* CX9 的羧甲基纤维素酶 (carboxymethyl cellulase, CMCase) 酶活最高可达到 71 U/mL。因为芽孢杆菌能够形成芽孢, 可以长时间在恶劣环境下存活, 所以芽孢杆菌环境适应能力较强, 能够在较宽的温度和 pH 范围下存活和繁殖。

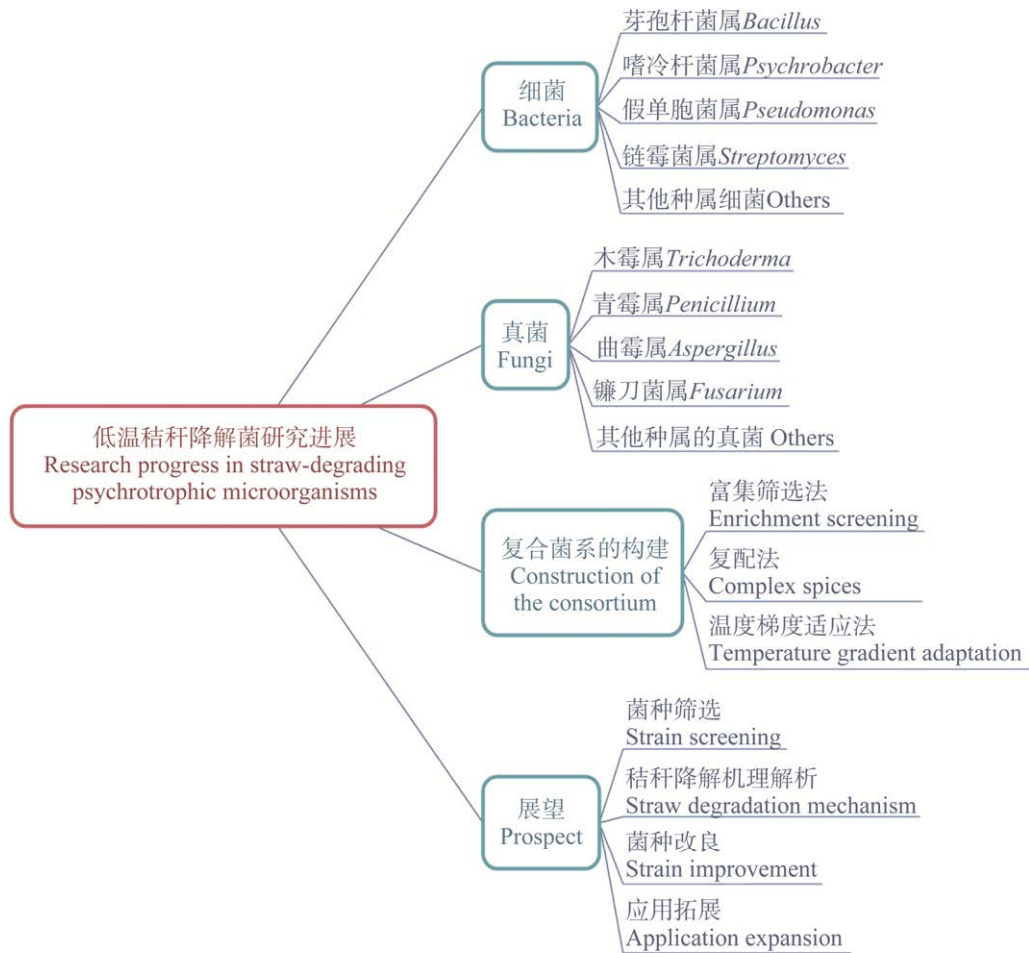


图 1 低温秸秆降解菌研究进展

Figure 1 Research progress in straw-degrading psychrotrophic microorganisms.

### 1.1.2 嗜冷杆菌属(*Psychrobacter*)

嗜冷杆菌属是一类常见的低温秸秆降解细菌，具有良好的低温生长适应性。例如，嗜冷杆菌菌群 CHL-A 在 10 °C 条件下表达较高纤维素酶活性，对玉米秸秆中纤维素的降解率达到 30.3%<sup>[11]</sup>。从南极地区分离出的嗜冷杆菌 (*Psychrobacter nivimaris*) 7E6 能将硝酸盐还原成亚硝酸盐和氮气，能在低温环境下产生脲酶、β-葡萄糖苷酶和蛋白酶<sup>[12]</sup>。由此可见，嗜冷杆菌在低温下能够表现出较好的酶活性和生物催化能力。

### 1.1.3 假单胞菌属(*Pseudomonas*)

假单胞菌属是一类广泛存在于自然环境中的细菌，具有较强的秸秆降解能力和适应性。例如假单胞菌 (*Pseudomonas* sp.) PS3-1 和假单胞菌 (*Pseudomonas* sp.) SC6-1 的最适生长温度是 20 °C，假单胞菌 (*Pseudomonas* sp.) PS3-1 的内切葡聚糖酶、外切葡聚糖酶、β-葡萄糖苷酶和滤纸酶活分别为 404.9、457.6、467.2 和 397.0 U/g；假单胞菌 (*Pseudomonas* sp.) SC6-1 的内切葡聚糖酶、外切葡聚糖酶、β-葡萄糖苷酶和滤纸酶活分别为 263.5、196.4、500.9 和 399.2 U/g<sup>[6]</sup>。在 5 °C

时, 分别保持 48.2%–63.8%和 45.0%–72.9%的酶活力<sup>[6]</sup>。某些假单胞菌属菌株在低温条件下表现出较好的纤维素和木质素降解能力, 这得益于其产生的一系列秸秆降解酶。这些酶在低温环境中依然能够保持较高的活性, 从而提高秸秆低温降解效率。

#### 1.1.4 链霉菌属(*Streptomyces*)

链霉菌属细菌广泛存在于土壤和废弃物中, 具有较强的秸秆降解能力。常洪艳<sup>[13]</sup>分离获得第 49 号菌为链霉菌属菌株, 在 15 °C 培养 12 d 时玉米秸秆降解率为 52%。Gong 等<sup>[14]</sup>分离获得 *Streptomyces* sp. G1、G2 和 G3 等单菌具有较高的纤维素酶、糖苷酶和内切葡聚糖酶活性, 能有效破坏玉米秸秆中木质纤维素的结构。Danso 等<sup>[15]</sup>从以木材为食的白蚁中分离到一株链霉菌 (*Streptomyces* sp.) MS-S, 在以小麦秸秆为唯一碳源和 20–40 °C 培养条件下都能高效分泌木聚糖酶和纤维素酶; 在最适培养条件下, 木聚糖酶和纤维素酶的活力分别为 6.560 U/mL 和 0.866 U/mL。许多链霉菌属菌株能够在低温条件下降解秸秆中的纤维素、半纤维素和木质素, 并产生多种降解酶。此外, 链霉菌属还具有产生抗生素和其他生物活性物质的能力<sup>[15]</sup>。

#### 1.1.5 其他细菌种属

除了上述细菌种属外, 其他细菌也具有较强的低温秸秆降解能力。例如, 从蘑菇渣中获得一株鸡粪苍白杆菌(*Ochrobactrum gallinifaecis*) mgz-5, 在 16–25 °C 时纤维素复合酶中的关键酶——内切葡聚糖酶的酶活为 39.52–36.48 U/mL<sup>[16]</sup>。从腐殖质较丰富的哈尔滨平房区农田土样中分离的 7 株秸秆降解细菌均可以于 15 °C 条件下在纤维素-刚果红平板上快速生长, 滤纸条崩解失重率最高可达 14%<sup>[17]</sup>。韩月颖<sup>[18]</sup>分离获得 5 株低温木质素降解细菌, 其中嗜麦芽窄食单胞菌(*Stenotrophomonas* sp.) LS-1 在 15 °C 培养 3 d 时木质素降解酶活力最高, 其中漆酶、木

质素过氧化物酶和锰过氧化物酶的活力分别为 24.49、9.78 和 50.86 U/mL, 菌株 LS-1 经过 20 d 低温液态发酵, 秸秆失重率为 18.85%, 木质素降解率达 36.14%。蔺豆豆等<sup>[19]</sup>分离获得的戊糖片球菌(*Pediococcus pentosaceus*) OL<sub>77</sub>、戊糖乳杆菌(*Lactobacillus pentosus*) OL<sub>54</sub> 和植物乳杆菌(*Lactobacillus plantarum*) OL<sub>122</sub> 均能耐受低温。于素素等<sup>[20]</sup>分离获得的 3 株低温秸秆降解菌株分别为嗜麦芽寡养单胞菌 (*Stenotrophomonas maltophilia*) X24、约氏黄杆菌(*Flavobacterium johnsoniae*) X26 和泛菌属(*Pantoea rodasii*) X37, 在 12 °C 固体发酵 45 d 后玉米秸秆失重率分别为 32.25%、27.61%和 36.84%; 这 3 株菌在 12 °C 液体发酵 45 d 后玉米秸秆的失重率分别为 44.95%、38.73%和 49.26%<sup>[20]</sup>。从高山森林的土壤中分离获得的分枝杆菌(*Bacillus mycoides*) AR20-61 在发酵温度 10 °C 条件下高效表达 CMC<sub>Case</sub> 酶活<sup>[21]</sup>。菌株 NF6 在 4 °C 条件下的菌落直径可达到最大直径的 28.6%, 表明其耐冷性较强, 使其能够在北方温差较大的环境中得到应用<sup>[22]</sup>。李婷等<sup>[23]</sup>筛选到一株远青链霉菌 (*Streptomyces azureus*) T23-B 可以在 15 °C 生长, 最适产酶条件下纤维素酶活高达 123.43 U/mL。

细菌具有生长速度快、培养容易、适应性强、基因操作简便等优点。但是某些细菌可能对低温敏感, 其降解效率和酶活性可能会受到温度的限制。此外, 细菌的降解能力受到抑制物质和竞争微生物的影响, 对底物的特异性不高。

## 1.2 低温秸秆降解真菌

真菌是另一类重要的低温秸秆降解菌。典型的低温秸秆降解真菌包括木霉属 (*Trichoderma*)<sup>[24]</sup>、青霉属(*Penicillium*)<sup>[25]</sup>、曲霉属(*Aspergillus*)<sup>[26]</sup>、镰刀菌属(*Fusarium*)<sup>[27]</sup>等。

### 1.2.1 木霉属(*Trichoderma*)

木霉属真菌是一类广泛存在于自然环境中

的低温秸秆降解真菌。例如,一株深绿木霉(*Trichoderma paratroviride*) C47-3 在 15 °C 条件下处理秸秆 15 d, 降解率为 22.28%<sup>[24]</sup>。黄亚丽等<sup>[28]</sup>在 16 °C 条件下筛选的一株长枝木霉(*Trichoderma longibrachiatum*) SDF-31, 对秸秆具有显著的降解效果。哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*) L8 在 30 °C 条件下产纤维素酶和滤纸酶活性最高, 在 5 °C 时纤维素酶和滤纸酶相对酶活分别为 65% 和 63%<sup>[29]</sup>。木霉具有强大的秸秆降解能力, 能够分解秸秆中的纤维素和半纤维素, 并产生多种降解酶。此外, 木霉还具有生物对抗作用, 可以抑制其他真菌的生长<sup>[30]</sup>。但是, 一些木霉菌株在低温条件下的生长速率较慢, 降解效率较低<sup>[29]</sup>。

### 1.2.2 青霉属(*Penicillium*)

青霉属真菌广泛存在于自然环境中, 具有较强的秸秆降解能力。草酸青霉(*P. oxalicum*) 在 10 °C 条件下能有效降解纤维素<sup>[25]</sup>。分离获得的青霉(*Penicillium* sp.) JiTF01 在 10 °C 条件下处理 25 d 水稻秸秆的降解率高达 44.3%<sup>[31]</sup>。从西藏分离获得一株青霉(*Penicillium* sp.) SW-3, 在最适培养温度 20 °C 时具有较高的纤维素酶活性, 能高效降解玉米秸秆中的纤维素<sup>[32]</sup>。草酸青霉(*P. oxalicum*) SDF-25 最佳产纤维素酶的培养温度为 10 °C, CMC 酶活为 993.3 U/mL; 将菌株 SDF-25 在 10 °C 和 16 °C 培养 15 d 后秸秆降解率分别为 39.5% 和 44.9%<sup>[33]</sup>。青霉菌(*Penicillium* sp.) C1 在 18 °C 培养 15 d 后玉米秸秆的降解率达 55.6%, 滤纸酶活和 CMC 酶活分别为 18.4 U/mL 和 54.3 U/mL<sup>[34]</sup>。青霉(*Penicillium* sp.) D5 在 15 °C 培养 7 d 木聚糖酶、CMCase 酶和滤纸酶活分别为 52.7、31.5 和 29.6 U/mL; 15 °C 条件下振荡培养 25 d, 玉米秸秆的失重率为 28.0%<sup>[35]</sup>。奥尔森青霉(*P. olsonii*) L11 在 35 °C 时产纤维素酶和滤纸酶最高, 5 °C 时纤维素酶和滤纸酶相对酶活分

别为 60% 和 58%<sup>[29]</sup>。可见, 青霉所产酶系通常具有较高的纤维素酶活性、滤纸酶活性和木聚糖酶活性, 可以在低温条件下降解木质纤维素。但是青霉还具有产生抗生素和其他生物活性物质的能力, 会抑制一些细菌的生长。

### 1.2.3 曲霉属(*Aspergillus*)

曲霉属真菌是一类常见的低温降解真菌。例如, 黑曲霉(*A. niger*) CKB 在 10 °C 能降解纤维素和木质素, 保持产糖能力可以超过 0.2 g/L, 表明该黑曲霉 CKB 在低温条件下仍具有较强的秸秆降解能力<sup>[26]</sup>。曲霉属的真菌一般具有较高的降解能力, 能够有效分解秸秆中的纤维素和半纤维素, 并产生多种降解酶<sup>[36]</sup>。另外, 曲霉还具有较高的生长速率和适应性<sup>[37]</sup>。然而, 一些曲霉属菌株例如黄曲霉有较大的毒性, 不利于推广应用<sup>[38]</sup>。

### 1.2.4 镰刀菌属(*Fusarium*)

镰刀菌属, 如假禾谷镰刀菌(*F. pseudograminearum*) 可以在 5–35 °C 降解谷物纤维素<sup>[27]</sup>。镰刀菌虽然对低温秸秆降解保持着高降解率, 但是有些镰刀菌具有致病性, 例如稻瘟病等, 限制了其在秸秆还田领域的应用<sup>[39]</sup>。

### 1.2.5 其他种属的真菌

从深海中分离的 *Cadophora* sp. TS2、*Emericellopsis* sp. TS11 和 *Pseudogymnoascus* sp. TS12 在最适温度 20 °C 时利用纤维素为唯一碳源生长<sup>[40]</sup>。枝孢霉菌(*Cladosporium* sp.) ZS-7、链格孢霉菌(*Alternaria* sp.) ZS-8 和哈茨木霉菌(*Trichoderma harzianum*) ZS-10 在 10 °C 条件下均有羧甲基纤维素酶活力、 $\beta$ -葡萄糖苷酶活力和滤纸酶活力<sup>[41]</sup>, 菌株 ZS-8 在 15 °C 条件下培养 30 d 时对玉米秸秆的降解率达到 47.96%<sup>[42]</sup>。徐丽萍等<sup>[43]</sup>分离获得纤维素降解能力较强的 3 株真菌, 包括假枝孢菌(*Cladosporium pseudocladosporioides*) FB1、FB7 和 FB8, 并比

较了 0、5、10、15 °C 条件下 3 株真菌在刚果红平板上透明圈与菌落直径的比值,菌株 FB1、FB7 和 FB8 的秸秆降解率分别是 27.66%、21.53% 和 23.01%。脉孢霉(*Neurospora tetrasperma*) L14 在 40 °C 时产羧甲基纤维素酶和滤纸酶活最高,在 5 °C 时两种酶的相对酶活均能维持 50% 以上<sup>[29]</sup>。

白腐菌是目前应用范围最广和最有效的秸秆降解菌,它能破坏细胞壁,切断木质素与纤维素、半纤维素之间的酯键,释放出纤维素和半纤维素,然后被反刍动物的瘤胃微生物降解利用,从而提高秸秆的利用率和营养价值,但该类真菌较少能在低温条件下保持较好的秸秆降解能力<sup>[44]</sup>。3 种白腐菌平菇(*Pleurotus ostreatus*)、虫拟蜡菌(*Ceriporiopsis subvermispora*)和草菇(*Volvariella volvacea*)在 21–23 °C 条件下降解小麦秸秆中的木质素,制作畜牧饲料<sup>[45]</sup>。

真菌具有较高的秸秆降解能力,能够有效降解秸秆的纤维素和木质素等成分。此外,真菌具有较强的生物降解力,在低温条件下能够稳定生长和降解秸秆。然而,真菌的培养和操作相对复杂,生长周期较长且生物量积累不高。此外,真菌对培养基成分和环境条件的要求较高,对温度和湿度敏感。真菌作为真核生物,相关酶结构较为复杂,不利于开展研究和工业化应用。现将有关秸秆降解的酶进行了总结,如表 1 所示。

一般细菌繁殖速度最快,真菌繁殖速度较慢;而一般细菌秸秆降解效率低于真菌,但是其适应能力很强,在低温等逆境依然具有较高酶活力。综上所述,低温秸秆降解微生物包括细菌和真菌。不同种类的微生物具有各自的优缺点。其中真菌秸秆降解能力最强,细菌最弱。细菌具有较快的生长速度,但细菌产酶量不高;真菌具有较强的降解能力和选择性,但生长缓慢,并且培养和操作复杂。在实际应用中,选择合适的菌株并优化培养条件(表 2),可以充分发挥低温秸秆降解菌的

降解潜力,促进秸秆资源的有效利用。

## 2 低温秸秆降解复合菌系的构建

单菌株分泌的纤维素、木质素、半纤维素降解酶种类和产酶量有限,秸秆的复杂结构导致很难利用单菌株彻底降解秸秆。复合菌系拥有更丰富的秸秆降解酶系,通过菌株间协同实现秸秆的有效降解。筛选单菌可以为秸秆资源化利用提供菌种资源,并进行菌株之间组合,构建能够高效降解秸秆的低温微生物菌系,从而有效地提高对秸秆的降解能力。微生物复合菌系的构建是一个复杂的过程,以下列举几种低温秸秆降解菌群的构建方式。

### 2.1 富集筛选法构建低温秸秆降解菌群

通过专用培养基富集具有特定功能的菌系,可以快速获得高效秸秆降解菌系。例如,取长春净月潭国家森林公园土样经富集获得秸秆降解菌群,该菌群主要由鞘氨醇杆菌、黄杆菌、地杆菌、节杆菌、鞘氨醇单胞菌和代夫特菌等组成,在 15 °C 条件下,废纸和秸秆的降解率分别为 21.8% 和 52.0%,其中半纤维素的降解率分别为 84.9% 和 82.8%,木质素降解率分别为 16.5% 和 20.2%<sup>[43]</sup>。在 10 °C 条件下采用赫奇逊富集培养基富集菌群,并经过 10 次传代培养,玉米秸秆降解率由最初的 18% 提高到 58%<sup>[12]</sup>。吴玉德等<sup>[46]</sup>从西藏取高山土样经系列富集筛选后,与市售芽孢杆菌、固氮菌和木霉等复配制成耐低温菌系,于冬季在东北地区堆肥,4 个月后水稻秸秆失重率接近 60%。微生物菌群 LTF-27 在 15 °C 条件下降解水稻秸秆纤维素、半纤维素和木质素的降解率分别为 71.7%、65.6% 和 2.5%<sup>[47]</sup>。富集法获得低温秸秆降解菌系的方法具有工作量小、操作简单的优点。但是通过富集获得的低温秸秆降解菌系在多次传代后会导致微生物结构不稳定,从而导致秸秆降解能力下降。

表 1 秸秆降解相关的酶

Table 1 Enzymes associated with straw degradation

秸秆降解相关的酶 Enzymes	降解秸秆中主要成分 Main components	降解机制 Degradation mechanism	参考文献 References
内切葡聚糖酶 Endo-1,4- $\beta$ -D-glucanohydrolase, EC 3.2.1.4	纤维素类 Cellulose	内切葡聚糖酶随机切割纤维素多糖链内部的无定型区, 产生不同长度的寡糖和新链的末端 Cleaving the amorphous region inside the cellulose polysaccharide chain, producing oligosaccharides of different lengths and the end of new chains	[48]
外切葡聚糖酶 Exo-1,4- $\beta$ -D-glucanase, EC.3.2.1.91	纤维素类 Cellulose	外切葡聚糖酶作用于这些还原性和非还原性的纤维素多糖链的末端, 释放葡萄糖或纤维二糖 Acting on the ends of these reducing and non reducing cellulose polysaccharide chains, releasing glucose or fiber disaccharides	[48]
$\beta$ -葡萄糖苷酶 $\beta$ -1,4-glucosidase, EC.3.2.1.21	纤维素类 Cellulose	$\beta$ -葡萄糖苷酶水解纤维二糖产生两分子的葡萄糖 Hydrolyzing cellulose disaccharides to produce two molecules of glucose	[48]
滤纸酶 Filter paper activity, FPA	纤维素类 Cellulose	滤纸酶活可反映纤维素酶 3 种水解酶, 即外切葡聚糖酶、内切葡聚糖酶和 $\beta$ -葡萄糖苷酶组成的诱导复合酶系协同作用后的总酶活 The total enzyme activity of an induced composite enzyme system consisting of exoglucanase, endoglucanase, and $\beta$ -glucosidase	[49]
木聚糖酶 Xylanase	半纤维素类 Hemicellulose	通过水解木聚糖分子的 $\beta$ -1,4-糖苷键, 将木聚糖水解为小寡糖和木二糖等低聚木糖, 以及少量的木糖和阿拉伯糖。 $\beta$ -木糖苷酶通过水解低聚木糖的末端来催化释放木糖残基 Hydrolyzing the $\beta$ -1,4-glycosidic bonds of xylan molecules, xylan is hydrolyzed into small oligosaccharides and xylobiose, and small amounts of xylose and arabinose. $\beta$ -xylosidase catalyzes the release of xylose residues by hydrolyzing the ends of oligo-xylulose.	[50]
甘露聚糖酶 Mannanase	半纤维素类 Hemicellulose	能够水解含有 $\beta$ -1,4-糖苷键的内切型半纤维素酶, 产物中以聚合度 2-10 的甘露寡糖和甘露糖为主 Endo-type hemicellulase capable of hydrolyzing $\beta$ -1,4-glycosidic bonds, producing mainly manno oligosaccharides with a degree of polymerization of 2-10 and mannose	[51]
漆酶 Laccase, Lac	木质素类 Lignin	含 4 个铜离子的多酚氧化酶, 以单体糖蛋白的形式存在, 反应中将其还原成水, 酶在结合氧气后, 氧分子的还原和酶的再生通过两种中间体完成 After the enzyme binds to oxygen, the reduction of the oxygen molecule and the regeneration of the enzyme are accomplished through two intermediates	[52]
木质素过氧化物酶 Lignin peroxidase, Lip	木质素类 Lignin	Lip 能氧化富含电子的酚型或非酚型芳香化合物。在通过电子传递体攻击底物时, 能从苯酚或非酚类的苯环上夺取一个电子, 将其氧化成自由基, 继而以链式反应产生许多不同的自由基。导致底物分子中主要键断裂, 然后发生一系列的裂解反应 Lip can oxidize phenolic or non-phenolic aromatic compounds rich in electrons. By attacking the substrate through an electron carrier, it can snatch an electron from the phenolic or non-phenolic benzene ring, oxidizing it into a free radical, which then generates many different free radicals in a chain reaction. This leads to the cleavage of the primary bonds in the substrate molecule, followed by a series of decomposition reactions	[52]
锰过氧化物酶 Manganese peroxidase, Mnp	木质素类 Lignin	在反应中, $Mn^{2+}$ 被氧化成 $Mn^{3+}$ , 然后扩散或渗透到植物细胞内部, 接着与草酸盐、乙酸盐等小分子发生螯合反应, 促进了木质素过氧化物酶对木质素的降解 In the reaction, $Mn^{2+}$ is oxidized to $Mn^{3+}$ , and then diffuses or permeates into plant cells. Subsequently, it undergoes chelation reactions with oxalates, acetates, and other small molecules, promoting lignin degradation by lignin peroxidase	[52]

表 2 部分低温降解秸秆微生物

Table 2 Partial microorganisms for low-temperature degradation of straw

菌株 Strain	采样地点 Sampling location	降解底物 Degradation substrate	降解温度 Degradation temperature (°C)	降解时间 Degradation time (d)	降解率 Degradation rate (%)	参考文献 References
<i>Bacillus cereus</i> W118	大兴安岭土壤 Soil in Daxingan Mountains	无前处理的水稻秸秆 Rice straw without pre-treatment	4	25	50.71	[4]
<i>Pseudomonas</i> sp. PS3-1	浙江农业科学研究院试验田的土壤样品 Soil of the experimental field at Zhejiang Academy of Agricultural Sciences	滤纸 Filter paper	5	10	7.00	[6]
<i>Bacillus subtilis</i> GBSW19	青藏高原地区土壤中分离 Soil in Tibetan Plateau region	无前处理的水稻秸秆 Rice straw without pre-treatment	14	10	30.17	[9]
<i>Psychrobacter nivimaris</i> CHL-A	东北农业大学试验田的土壤 Soil of the experimental field at Northeast Agricultural University	无前处理的玉米秸秆 Corn straw without pre-treatment	10-15	50	59.30	[11]
<i>Streptomyces</i> sp. 49	吉林农业大学试验田土壤 Soil of the experimental field at Jilin Agricultural University	无前处理的玉米秸秆 Corn straw without pre-treatment	15	12	52.00	[13]
<i>Stenotrophomonas</i> sp. LS-1	长白山阔叶林长期自然腐烂树叶下的冻土 Permafrost under long-term naturally decaying leaves of broad-leaved forests in the Changbai Mountains	无前处理的玉米秸秆 Corn straw without pre-treatment	15	20	18.85	[18]
<i>Trichoderma paratroviride</i> C47-3	大兴安岭土壤 Soil in Daxingan Mountains	无前处理的玉米秸秆 Corn straw without pre-treatment	15	15	22.28	[24]
<i>Aspergillus niger</i> CKB	安徽省宣城市水稻种植土壤 Rice cultivation soil in Xuancheng City, Anhui Province, China	干燥好的水稻秸秆粉 Well-dried rice straw powder	10	35	49.00	[26]
<i>Penicillium oxalicu</i> SDF-25	内蒙古气候冷凉地区的土壤 Soils in cool climate areas of Inner Mongolia	无前处理的玉米秸秆 Corn straw without pre-treatment	10	15	39.50	[32]
<i>Alternaria</i> sp. ZS-8	—	无前处理的玉米秸秆 Corn straw without pre-treatment	15	30	47.96	[40]
<i>Cladosporium pseudocladosporioides</i> FB1	黑龙江省绥化地区的土壤 Soil in Suihua District, Heilongjiang Province	无前处理的玉米秸秆 Corn straw without pre-treatment	15	15	27.66	[41]



## 2.2 复配法构建低温秸秆降解菌群

将分离的单菌株进行复配,获得耐低温秸秆降解菌系。例如,王一然等<sup>[53]</sup>将前期获得的20株单菌株复配构成菌群JZ5,在此基础上进一步复配菌群CJZ1和CJZ2,在15℃培养12d后玉米秸秆降解率均高于30%。邢慧珍<sup>[8]</sup>分离8株单菌分别为从毛单胞菌(*Comamonas*) SDB-12、暹罗芽孢杆菌(*Bacillus siamensis*) SDB-17、芽孢杆菌(*Bacillus*) SDB-20、苏云金杆菌(*Bacillus thuringiensis*) SDB-22、黑曲霉属 SDF-4、黑曲霉属 SDF-15、青霉属 SDF-22和草酸青霉 SDF-25;经过组配获得31个菌群,经15d田间沙袋试验玉米秸秆最高降解率达30.4%。于素素<sup>[20]</sup>分离获得3株低温秸秆降解菌株,分别为嗜麦芽寡养单胞菌(*Stenotrophomonas maltophilia*) X24、约氏黄杆菌(*Flavobacterium johnsoniae*) X26和泛菌属(*Pantoea rodasii*) X37;将3株秸秆复配成秸秆降解菌系C在12℃固体发酵和液体发酵45d后,玉米秸秆降解率分别为44.69%和58.49%。白腐真菌与嗜热性侧孢霉复配成菌系在冬季低温和降雪等情况下用于大田棉花秸秆降解试验,50d棉花秸秆降解率达到29.93%<sup>[54]</sup>。从长白山污泥分离获得链霉菌(*Streptomyces*) AX1、棘孢木霉(*T. asperellum*) AX3、钩状木霉(*T. asperellum*) AM3和曲霉(*Aspergillus* sp.) AM4,将4株菌复配成复合菌系,在15℃条件下滤纸和玉米秸秆失重率分别为69.96%和60.12%<sup>[55]</sup>。路垚等<sup>[56]</sup>在10℃初筛,再在刚果红平板复筛获得8株高秸秆降解活性单菌,其中纤维素酶活性最高达到47.0 U/mL,将获得的单菌与实验室原有单菌复配成菌系2,在10℃振荡培养15d秸秆降解率为31.8%,在室外温度为6–10℃的土壤中60d秸秆降解率为45.1%<sup>[56]</sup>。张必周等<sup>[57]</sup>将*Achromobacter deleyi* strain LMG 3458、*Pseudomonas plecoglossicida* strain NBRC、

*Aspergillus terreus*和*Phanerochaete chrysosporium*复配成混合菌系,在15℃培养30d的玉米秸秆降解率达38.79%,然而各个单菌在15℃培养30d的玉米秸秆降解率分别为15.12%、14.21%、13.97%和14.09%,可见复配混合菌系的降解率显著高于单个菌株。通过将单菌复配获得的菌系具有前期工作复杂、耗时长缺点。但是可以长期稳定生产,能够保证菌系的长期有效。

## 2.3 温度梯度适应法构建低温秸秆降解菌群

由于微生物的适应性有限,如果直接将常温菌种直接接种到低温环境,温差过大会导致培养失败。在初代富集培养菌系时保持温和的筛选条件,以后转接依次缓慢降低培养温度,直到温度降低到合适低温。这种富集菌系的方法能够尽量保证单菌的存活,在温和的筛选条件下保留尽可能多的菌种,经过逐步低温驯化获得耐低温秸秆降解菌系。例如,初代富集的菌株,经过44代降温培养获得菌系M44在15℃培养21d,玉米秸秆降解率从最初的30.25%提高到34.89%<sup>[58]</sup>。这种筛选方法需要多次传代,耗时较长。同时也考验菌株的环境耐受性,适应性差的菌种会在多次传代过程中丢失。

## 3 展望

获得在低温条件下高效降解纤维素、半纤维素和木质素的菌剂是低温秸秆降解的关键问题。低温菌可以有效地分解秸秆,释放有机物质和养分,促进土壤肥力的提高,减少秸秆的堆积和污染。关于今后的研究方向,我们提出4个建议。

### 3.1 菌种筛选

低温秸秆降解菌的种类和功能非常多样。目前已经鉴定和研究的低温秸秆降解菌种类有限,未来可以通过广泛的菌类筛选和鉴定工作,寻找具有高效降解性能和适应性的菌株,进一步拓展优良性状的细菌和真菌等。例如筛选适应寒

冷地区或冬季条件的菌株,通过菌株改良、优化酶的表达、培养条件的优化等手段,提高秸秆降解关键菌剂和关键酶的环境适应性和活性。

### 3.2 秸秆降解机理解析

对于秸秆低温降解菌的代谢途径和降解机制的研究仍未清楚。秸秆降解需要多种酶协同作用,当前对于酶与介质间互作机制的研究不多。充分利用分子生物学技术研究参与秸秆转化、降解的关键酶系统、分泌机制和多酶体系互作机制是未来研究的重要方向,进一步阐明秸秆降解机制。通过微生物降解秸秆代谢途径的解析,揭示其降解秸秆的分子机制,深化研究菌株降解秸秆机理,为低温条件下微生物降解秸秆提供理论依据。

### 3.3 菌种改良

利用系统生物学、代谢工程、核糖体工程、基因工程和表观遗传修饰等技术手段调节低温菌种降解秸秆的代谢通路、过表达关键酶、增强菌种代谢产物的耐受性等,改良菌株的环境适应性和秸秆降解效率,实现提高秸秆降解效率和环境适应性。

### 3.4 应用拓展

秸秆低温降解菌在秸秆降解领域做了一定的研究和应用。但是不同地区的秸秆、不同秸秆种类的物质组成和结构差异较大,而且不同季节、不同地区的环境条件不同,开发秸秆降解菌实现多场景下,针对不同秸秆底物开展降解,进而拓展秸秆降解的工程化应用领域。

总之,秸秆低温降解菌是一类具有重要应用潜力的微生物资源,同时研究多种微生物协同作用的降解机理,提高秸秆木质纤维素分解速度,需进一步加强低温秸秆降解菌剂的筛选和培养,同时加强对低温条件下木质纤维素酶的生化机理研究。未来的研究和应用工作可以通过扩展新菌种、复配复合菌剂、深入解析秸秆降解机理、

菌剂功能改造等推动其在环境和农业领域的应用,为可持续发展提供支持,为低温环境下秸秆的微生物降解提供理论依据和技术支持。

## REFERENCES

- [1] MA YQ, SHEN YQ, LIU Y. State of the art of straw treatment technology: challenges and solutions forward[J]. *Bioresource Technology*, 2020, 313: 123656.
- [2] ZHOU WY, TONG S, AMIN FR, CHEN WX, CAI JL, LI DM. Heterologous expression and biochemical characterization of a thermostable endoglucanase (MtEG5-1) from *Myceliophthora thermophila*[J]. *Fermentation*, 2023, 9(5): 462.
- [3] CAI JL, WANG Y, LIU J, ZHANG XZ, LI FM. Pretreatment enhanced structural disruption, enzymatic hydrolysis, fermentative hydrogen production from rice straw[J]. *International Journal of Hydrogen Energy*, 2022, 47(23): 11778-11786.
- [4] WANG Y, CAI JL, LI DM. Efficient degradation of rice straw through a novel psychrotolerant *Bacillus cereus* at low temperature[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2023, 103(3): 1394-1403.
- [5] 胡有贞, 关波, 王丽军, 李梦, 顾燕玲, 倪永清. 天山一号冰川产低温  $\beta$ -半乳糖苷酶菌株的筛选及其酶学特性[J]. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(6): 1443-1450.  
HU YZ, GUAN B, WANG LJ, LI M, GU YL, NI YQ. Screening of a strain producing cold-active  $\beta$ -galactosidase from China No.1 Glacier and its enzymatic properties[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2020, 26(6): 1443-1450 (in Chinese).
- [6] 杨艳华. 农作物秸秆高效降解菌的筛选与菌剂制备研究[D]. 杭州: 浙江农林大学硕士学位论文, 2020.  
YANG YH. Study on screening of efficiency straw-degrading strains and preparation of decomposed inoculants for crop straw[D]. Hangzhou: Master's Thesis of Zhejiang A&F University, 2020 (in Chinese).
- [7] HE ZG, DING BP, ALI Q, LIU HY, ZHAO Y, WANG XJ, HAN YZ, DONG H, DIVVELA PK, JUAN YH. Screening and isolation of cold-adapted cellulose degrading bacterium: a candidate for straw degradation and *De novo* genome sequencing analysis[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 13: 1098723.
- [8] 邢慧珍. 玉米秸秆低温降解菌的筛选及复合菌系构

- 建[D]. 天津: 河北工业大学硕士学位论文, 2020.
- XING HZ. Screening of corn straw low-temperature degrading bacteria and construction of complex consortium[D]. Tianjin: Master's Thesis of Hebei University of Technology, 2020 (in Chinese).
- [9] 吴靖涛. 耐低温和抗逆性强的青藏高原芽胞杆菌微生物菌剂的研发[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2020.
- WU JT. Development of *Bacillus* microbial inoculum with low temperature tolerance and strong stress resistance in Qinghai-Xizang Plateau[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2020 (in Chinese).
- [10] MENSRAWY MN, ABDEL-HAMID AM, MOHAMED SK, EL-KATATNY MH. Isolation and molecular identification of cellulose/hemicellulose degrading bacteria from agricultural compost and determination of their hydrolytic potential[J]. South African Journal of Botany, 2022, 149: 617-621.
- [11] CHENG Y, HUANG MY, SHEN XH, JIANG C. Enhanced cornstalk decomposition by a psychrotrophic bacterial consortium comprising cellulose, hemicellulose, and lignin degraders with biochar as a carrier for carbon neutrality[J]. Bioresource Technology, 2022, 344(Pt B): 126259.
- [12] 张丽珉, 赵琳, 丛柏林. 南极罗斯海区域可培养微生物分离鉴定及产低温酶能力初步筛选[J]. 海洋学报, 2018, 40(8): 152-164.
- ZHANG LM, ZHAO L, CONG BL. Diversity of culturable bacteria and fungi isolated from Ross Sea region of Antarctica separation, identification and initial screening for the ability to produce low-temperature enzymes[J]. Haiyang Xuebao, 2018, 40(8): 152-164 (in Chinese).
- [13] 常洪艳. 低温秸秆降解菌对玉米秸秆的降解效果及机理研究[D]. 长春: 吉林农业大学硕士学位论文, 2021.
- CHANG HY. Research on degradation effect and mechanism of low temperature straw degradation bacteria to corn straw[D]. Changchun: Master's Thesis of Jilin Agricultural University, 2021 (in Chinese).
- [14] GONG XJ, YU Y, HAO YB, WANG QJ, MA JT, JIANG YB, LV GY, LI L, QIAN CR. Characterizing corn-straw-degrading actinomycetes and evaluating application efficiency in straw-returning experiments[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 19.
- [15] DANSO B, ALI SS, XIE RR, SUN JZ. Valorisation of wheat straw and bioethanol production by a novel xylanase- and cellulase-producing *Streptomyces* strain isolated from the wood-feeding termite, *Microceroterme* species[J]. Fuel, 2022, 310: 122333.
- [16] 王靖然, 董珊珊, 侯雨昕, 韩梅. 一株秸秆降解耐冷细菌的分离及其主要生物活性[J]. 安徽农业科学, 2022, 50(8): 85-89.
- WANG JR, DONG SS, HOU YX, HAN M. Isolation and identification of 1 strain of low temperature and high efficiency cellulose degradation bacteria and biological activity of the strain[J]. Anhui Agricultural Science, 2022, 50(8): 85-89 (in Chinese).
- [17] 张国盛, 颜婉茹, 陈春亮, 李掌印, 李亚男, 何新超. 低温环境下秸秆降解菌的筛选与性能检测[J]. 化学工程师, 2020, 34(1): 6-9.
- ZHANG GS, YAN WR, CHEN CL, LI ZY, LI YN, HE XC. Screening and performance test of straw degradation bacteria in low temperature environment[J]. Chemical Engineer, 2020, 34(1): 6-9 (in Chinese).
- [18] 韩月颖. 低温木质素降解菌的筛选、代谢产物分析及秸秆降解效果评价[D]. 长春: 吉林农业大学硕士学位论文, 2021.
- HAN YY. Screening, metabolite analysis and evaluation of straw degradation effect of low-temperature lignin degrading bacteria[D]. Changchun: Master's Thesis of Jilin Agricultural University, 2021 (in Chinese).
- [19] 蔺豆豆, 琚泽亮, 柴继宽, 赵桂琴. 青藏高原燕麦附着耐低温乳酸菌的筛选与鉴定[J]. 草业学报, 2022, 31(5): 103-114.
- LIN DD, JU ZL, CHAI JK, ZHAO GQ. Screening and identification of low temperature tolerant lactic acid bacterial epiphytes from oats on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2022, 31(5): 103-114 (in Chinese).
- [20] 于素素. 低温玉米秸秆降解菌的筛选及其复合菌系产酶条件优化[D]. 沈阳: 沈阳农业大学硕士学位论文, 2019.
- YU SS. Screening of low-temperature corn straw degradation strains and optimization of enzyme production conditions of complex strains[D]. Shenyang: Master's Thesis of Shenyang Agricultural University, 2019 (in Chinese).
- [21] STEINER E, MARGESIN R. Production and partial characterization of a crude cold-active cellulase (CMCase) from *Bacillus mycoides* AR20-61 isolated from an alpine forest site[J]. Annals of Microbiology,

- 2020, 70(1): 67.
- [22] 马欣雨. 秸秆降解菌的筛选及其降解效果研究[D]. 沈阳: 沈阳大学硕士学位论文, 2019.  
MA XY. Screening of straw degrading microbial strains and study on their degradation effects[D]. Shenyang: Master's Thesis of Shenyang University, 2019 (in Chinese).
- [23] 李婷, 王玥, 刘中珊, 刘奇, 徐赫男, 李冲伟. 一株降解纤维素的低温放线菌 *Streptomyces azureus* 及产酶条件优化[J]. 中国农学通报, 2021, 37(32): 25-33.  
LI T, WANG Y, LIU ZS, LIU Q, XU HN, LI CW. A novel low temperature cellulose-degrading strain *Streptomyces azureus* and its enzymatic production condition optimization[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(32): 25-33 (in Chinese).
- [24] 台少华, 扈进冬, 位绍文, 洪波, 王希信, 孙友敏. 低温降解秸秆木霉菌的筛选、鉴定及功能评价[J]. 山东科学, 2023, 36(2): 50-58.  
TAI SH, HU JD, WEI SW, HONG B, WANG XX, SUN YM. Screening, identification, and functional evaluation of low temperature degradation of straw *Trichoderma*[J]. Shandong Science, 2023, 36(2): 50-58 (in Chinese).
- [25] JIANG GF, CHEN PJ, BAO YZ, WANG XF, YANG TJ, MEI XL, BANERJEE S, WEI Z, XU YC, SHEN QR. Isolation of a novel psychrotrophic fungus for efficient low-temperature composting[J]. Bioresource Technology, 2021, 331: 125049.
- [26] 付丹妮, 李晓桐, 徐粲然, 黄魏魏, 董祥洲, 朱启法, 刘永民, 卢滇楠. 秸秆降解菌株 CKB 的降解特性与机理[J]. 辽宁石油化工大学学报, 2019, 39(5): 13-20.  
FU DN, LI XT, XU CR, HUANG WW, DONG XZ, ZHU QF, LIU YM, LU DN. Degradation characteristics and mechanism of *Aspergillus niger* CKB[J]. Journal of Liaoning Shihua University, 2019, 39(5): 13-20 (in Chinese).
- [27] GUPTA K, CHUNDAWAT TS. Zinc oxide nanoparticles synthesized using *Fusarium oxysporum* to enhance bioethanol production from rice-straw[J]. Biomass and Bioenergy, 2020, 143: 105840.
- [28] 黄亚丽, 黄媛媛, 马慧媛, 徐炳雪, 贾振华, 宋水山, 李再兴, 贾素巧. 低温秸秆降解真菌的筛选及在秸秆还田中的应用[J]. 中国农学通报, 2020, 36(21): 53-60.  
HUANG YL, HUANG YY, MA HY, XU BX, JIA ZH, SONG SS, LI ZX, JIA SQ. Fungi with corn straw decomposing characterization at low-temperature: screening and application in straw returning field[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(21):53-60 (in Chinese).
- [29] 李健. 三株耐低温纤维素降解菌的筛选及性能研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学硕士学位论文, 2018.  
LI J. Research on screening and characteristics of three frigidostabile cellulose degrading strains[D]. Harbin: Master's Thesis of Northeast Agricultural University, 2018 (in Chinese).
- [30] 王荣群. 木霉菌内生病毒鉴定及生物学功能研究[D]. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文, 2021.  
WANG RQ. Identification and Biological Function Study of Mycovirus in *Trichoderma*[D]. Beijing: Master's Thesis of the Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2021 (in Chinese).
- [31] DONG XL, JI J, ZHANG SH, PENG DL, WANG YR, ZHANG LS, LI JL, WANG G. Study on a low-temperature cellulose-degrading strain: fermentation optimization, straw degradation, and the effect of fermentation broth on seed growth[J]. Biotechnology and Bioprocess Engineering, 2022, 27(4): 652-667.
- [32] 魏素珍, 金晓丽, 张延蕾. 一株能产高温纤维素分解酶的低温菌对玉米秸秆的降解[J]. 饲料工业, 2021, 42(18): 42-49.  
WEI SZ, JIN XL, ZHANG YL. Degradation of maize straw using a novel psychrotrophic fungus producing thermophilic cellulolytic enzyme[J]. Feed Industry, 2021, 42(18): 42-49 (in Chinese).
- [33] 邢慧珍, 宋水山, 黄媛媛, 黄亚丽. 一株低温玉米秸秆降解真菌的筛选、鉴定及降解特性[J]. 微生物学通报, 2020, 47(9): 2923-2933.  
XING HZ, SONG SS, HUANG YY, HUANG YL. Screening, identification and characterization of a low-temperature maize straw degradation fungus[J]. Microbiology China, 2020, 47(9): 2923-2933 (in Chinese).
- [34] 李娜, 韩永武, 金勋, 王丽娜, 潘红丽, 芮海英, 于吉东, 杨柳, 韩冰, 齐国超. 一株低温秸秆纤维素降解菌的分离、鉴定及降解特性[J]. 玉米科学, 2019, 27(1): 159-163.  
LI N, HAN YW, JIN X, WANG LN, PAN HL, RUI HY, YU JD, YANG L, HAN B, QI GC. Isolation, identification and characteristics analysis of a straw-cellulose degradation strain adaptable for low-temperature[J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(1): 159-163 (in Chinese).
- [35] 张必周, 高聚林, 于晓芳, 青格尔, 胡树平, 韩升才, 闹干朝鲁, 王振. 玉米秸秆低温降解菌的分离与鉴定

- 及复配菌降解效果研究[J]. 玉米科学, 2020, 28(6): 168-175.
- ZHANG BZ, GAO JL, YU XF, QING GE, HU SP, HAN SC, NAO G, WANG Z. Isolation and identification of corn stover decomposing microbe under low temperature and the decomposing effect of microbial consortium[J]. Journal of Maize Sciences, 2020, 28(6): 168-175 (in Chinese).
- [36] 江北, 吕梦霞, 蒋冬花. 曲霉属真菌活性代谢产物及在农业生产中的应用研究进展[J]. 微生物学杂志, 2019, 39(2): 103-110.
- JIANG B, LYU MX, JIANG DH. Advances in *Aspergillus* active metabolites and application in agricultural production[J]. Journal of Microbiology, 2019, 39(2): 103-110 (in Chinese).
- [37] 熊怡心, 方旋, 李嘉欣. 绿木霉 NY45 对木材腐朽菌的抑制作用及机理研究[J]. 木材科学与技术, 2024, 38(1): 51-57, 72.
- XIONG YX, FANG X, LI JX. The Inhibitory Effect and Mechanism of *Trichoderma viride* NY45 on Wood-Decaying fungi[J]. Chinese Journal of Wood Science and Technology, 2024, 38(1): 51-57, 72 (in Chinese).
- [38] NAVALE V, VAMKUDOTH K R, AJMERA S, DHURI V. *Aspergillus* derived mycotoxins in food and the environment: Prevalence, detection, and toxicity[J]. Toxicology Reports, 2021, 8: 1008-1030.
- [39] ARIE T. Fusarium diseases of cultivated plants, control, diagnosis, and molecular and genetic studies[J]. Journal of pesticide science, 2019, 44(4): 275-281.
- [40] BATISTA-GARCÍA RA, SUTTON T, JACKSON SA, TOVAR-HERRERA OE, BALCÁZAR-LÓPEZ E, SÁNCHEZ-CARBENTE MD, SÁNCHEZ-REYES A, DOBSON ADW, FOLCH-MALLOL JL. Characterization of lignocellulolytic activities from fungi isolated from the deep-sea sponge *Stelletta normani*[J]. PLoS One, 2017, 12(3): e0173750.
- [41] 张爽. 低温纤维素降解菌的筛选及其玉米秸秆降解效果研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学硕士学位论文, 2018.
- ZHANG S. The screening of cellulose degrading strains and application to corn straw in low temperature[D]. Harbin: Master's Thesis of Northeast Agricultural University, 2018 (in Chinese).
- [42] ZHANG S, SHAN DX, LIU X, SUN MR. Cellulose-degrading strains: their screening and application to corn straw in low-temperature environments[J]. Polish Journal of Environmental Studies, 2018, 27(5): 2349-2355.
- [43] 徐丽萍, 姜喆, 葛英亮, 王鑫, 倪燕. 利用 Illumina 高通量测序技术筛选低温降解玉米秸秆真菌[J]. 食品工业科技, 2020, 41(20): 99-103.
- XU LP, JIANG Z, GE YL, WANG X, NI Y. Screening of low-temperature degrading corn stalk fungi by illumina high-throughput sequencing technology[J]. Science and Technology of Food Industry, 2020, 41(20): 99-103 (in Chinese).
- [44] MARTENS SD, WILDNER V, ZEYNER A, STEINHÖFEL O. *In vitro* ruminal degradability of wheat straw cultivated with white-rot fungi adapted to mushroom farming conditions[J]. Scientific Reports, 2023, 13: 7794.
- [45] 康志超. 耐低温木质纤维素降解菌群的构建及其应用研究[D]. 哈尔滨: 中国科学院大学(中国科学院东北地理与农业生态研究所)硕士学位论文, 2019.
- KANG ZC. Construction and functional evaluation of novel lignocellulose degradation microbial consortia at low temperature[D]. Harbin: Master's Thesis of Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, 2019 (in Chinese).
- [46] 吴玉德, 刘会芳, 侯立刚, 关法春, 刘亮, 王将旭, 李平. 西藏耐低温菌群发酵堆肥质量的指标选择: 以水稻秸秆堆肥为例[J]. 西南民族大学学报(自然科学版), 2020, 46(2): 136-140.
- WU YD, LIU HF, HOU LG, GUAN FC, LIU L, WANG JX, LI P. Selection of indexes for evaluation of compost quality of low temperature resistant bacteria in Xizang: a case study of rice straw compost[J]. Journal of Southwest Minzu University (Natural Science Edition), 2020, 46(2): 136-140 (in Chinese).
- [47] ZHENG GX, YIN T, LU ZX, BOBOUA SYB, LI JC, ZHOU WL. Degradation of rice straw at low temperature using a novel microbial consortium LTF-27 with efficient ability[J]. Bioresource Technology, 2020, 304: 123064.
- [48] 董雪丽. 一株耐低温纤维素降解菌的产酶发酵和秸秆降解研究[D]. 天津: 天津大学硕士学位论文, 2021.
- DONG XL. Study on enzyme production fermentation and straw degradation by a cold-tolerant cellulose-degrading bacterium[D]. Tianjin: Master's Thesis of Tianjin University, 2021 (in Chinese).
- [49] 尹守亮, 杨镒婴, 李秋园. 一株高产纤维素酶真菌的分离与鉴定[J]. 纤维素科学与技术, 2022, 30(2): 9-18.
- YIN SL, YANG YY, LI QY. Isolation and identification of a high-cellulase-producing fungus strain[J]. Journal of Cellulose Science and Technology, 2022, 30(2): 9-18 (in Chinese).

- [50] Li YY, SONG WY. Recent progress in key lignocellulosic enzymes: Enzyme discovery, molecular modifications, production, and enzymatic biomass saccharification[J]. *Bioresource Technology*, 2022, 363: 127986.
- [51] 张玲. 基于  $\text{Ca}^{2+}$  结合位点突变提升嗜热厌氧杆菌  $\beta$ -甘露聚糖酶热稳定性研究[D]. 广州: 华南理工大学硕士学位论文, 2022.
- ZHANG L. Research on improving the thermostability of  $\beta$ -mannanase from thermophilic anaerobic bacterium via  $\text{Ca}^{2+}$  binding site mutations[D]. Guangzhou: Master's Thesis of South China University of Technology, 2022 (in Chinese).
- [52] 张亚莉. *Pseudomonas guguanensis* A1 的分离及木质素降解途径解析[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学硕士学位论文, 2024.
- ZHANG YL. Isolation of *Pseudomonas guguanensis* A1 and analysis of the lignin degradation pathway[D]. Daqing: Master's Thesis of Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2024 (in Chinese).
- [53] 王一然, 康志超, 朱国鹏, 王洋, 其格其, 于洪文. 耐低温玉米秸秆降解菌群的优化及其效果[J]. *浙江农业学报*, 2022, 34(12): 2720-2727.
- WANG YR, KANG ZC, ZHU GP, WANG Y, QI GQ, YU HW. Optimization of low temperature resistant corn stalk degrading bacterial community and its effect[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2022, 34(12): 2720-2727 (in Chinese).
- [54] 王益, 李春越, 韩雅娇, 杨宝和, 马多, 贾宏涛. 白腐真菌与嗜热性侧孢霉复配对棉花秸秆降解的影响[J]. *地球环境学报*, 2018, 9(3): 273-281.
- WANG Y, LI CY, HAN YJ, YANG BH, MA D, JIA HT. Influence of compound white rot fungi and *Sporotrichum thermophile* on cotton straw degradation[J]. *Journal of Earth Environment*, 2018, 9(3): 273-281 (in Chinese).
- [55] 陈世珩, 吕兆丰, 王道武, 王楠, 肖丹. 耐低温降解玉米秸秆复合菌剂的构建及其降解效果评价[J]. *安徽农业科学*, 2022, 50(4): 64-68.
- CHEN SH, LÜ ZF, WANG DW, WANG N, XIAO D. Construction of complex microbial agent resistant to low temperature degradation of corn stalk and evaluation of its degradation effect[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2022, 50(4): 64-68 (in Chinese).
- [56] 路垚, 刘雅辉, 孙建平, 何宗均, 赵琳娜, 戴相林, 赵子婧. 耐低温降解纤维素菌株的筛选及复合菌系构建[J]. *安徽农业科学*, 2022, 50(10): 6-10, 27.
- LU Y, LIU YH, SUN JP, HE ZJ, ZHAO LN, DAI XL, ZHAO ZJ. Screening of low temperature cellulose degradation strains and construction of complex microbial system[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2022, 50(10): 6-10, 27 (in Chinese).
- [57] 张必周, 洪博, 张涛, 赵婉彤, 于晓芳, 高聚林, 张鑫, 青格尔. 低温条件下玉米秸秆降解菌复配效果及降解特性研究[J]. *北方农业学报*, 2021, 49(6): 71-78.
- ZHANG BZ, HONG B, ZHANG T, ZHAO WT, YU XF, GAO JL, ZHANG X, QING GE. Compound effect of corn straw degradation microbes and their degradation characteristics at low temperature[J]. *Journal of Northern Agriculture*, 2021, 49(6): 71-78 (in Chinese).
- [58] 张鑫. 寒旱区玉米秸秆低温降解复合菌系筛选及M44降解机理与应用效果[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学博士学位论文, 2022.
- ZHANG X. Screening on microbial consortium with straw degradation at low temperature in frigid region and decomposition mechanism and application effect of M44[D]. Hohhot: Doctoral Dissertation of Inner Mongolia Agricultural University, 2022 (in Chinese).