

真菌降解木质纤维素生物质作用机制及研究展望

史民墜^{1,2}, 吴炎玲^{1,2}, 石 峰^{1,2}, 吴若彤^{1,2}, 宋福强^{1,2}

¹黑龙江大学生命科学学院, 农业微生物技术教育部工程研究中心, 黑龙江 哈尔滨

²黑龙江省寒地生态修复与资源利用重点实验室, 黑龙江省普通高校微生物重点实验室, 黑龙江 哈尔滨

收稿日期: 2025年2月19日; 录用日期: 2025年3月24日; 发布日期: 2025年5月26日

摘 要

木质纤维素生物质是自然界中含量最丰富的可再生资源, 但是由于其结构的复杂性与紧密性, 导致难以利用。然而利用微生物对木质纤维素生物质进行降解是提高其利用率并且促进安全、高效、绿色的产业发展的理想模式。结合国内外研究进展, 本文重点解析了真菌降解木质纤维素生物质的降解机制, 以期研究微生物降解木质纤维素生物质提供参考依据, 并为相关研究提供理论基础, 进而有助于开发出更高效、环保生物质转化技术, 推动生物质能源可持续发展。

关键词

木质纤维素生物质, 真菌降解机制, 协同降解, 可持续能源发展

Mechanisms of Fungal Degradation of Lignocellulosic Biomass and Future Research Perspectives

Minyong Shi^{1,2}, Yanling Wu^{1,2}, Feng Shi^{1,2}, Ruotong Wu^{1,2}, Fuqiang Song^{1,2}

¹Engineering Research Center of Agricultural Microbial Technology of Ministry of Education, College of Life Sciences, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

²Key Laboratory of Cold Land Ecological Restoration and Resource Utilization of Heilongjiang Province, Key Laboratory of Microbiology in General Universities of Heilongjiang Province, Harbin Heilongjiang

Received: Feb. 19th, 2025; accepted: Mar. 24th, 2025; published: May 26th, 2025

Abstract

Lignocellulosic biomass is one of the most abundant renewable resources in nature, but the

文章引用: 史民墜, 吴炎玲, 石峰, 吴若彤, 宋福强. 真菌降解木质纤维素生物质作用机制及研究展望[J]. 世界生态学, 2025, 14(2): 113-120. DOI: 10.12677/ije.2025.142014

complexity and compactness of its structure makes it difficult to utilize. However, the degradation of lignocellulosic biomass by microorganisms is an ideal model to improve its utilization and promote the development of safe, efficient and green industries. Combined with domestic and international research progress, this paper focuses on the analysis of the degradation mechanism of lignocellulosic biomass degradation by fungi, with a view to providing a reference basis for the study of microbial degradation of lignocellulosic biomass and providing a theoretical basis for the related research, which will help to develop a more efficient and environmentally friendly biomass conversion technology, and promote the sustainable development of biomass energy.

Keywords

Lignocellulosic Biomass, Fungal Degradation Mechanisms, Synergistic Degradation, Sustainable Energy Development

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

在亚洲，每年产生的农业废弃物总量超过 79 亿吨，占有有机固体废弃物的 30%~40%，其中中国每年产生的农业废弃物约为 50 亿吨[1]。农业废弃物的不当处理会造成严重的环境问题，甚至可能会破坏自然生态平衡，影响生物多样性[2]，因此妥善处理农业废弃物显得尤为重要。农业废弃物的主要成分是木质纤维素生物质，这一成分约占全球生物质总量 50% [3]。木质纤维素生物质是一种主要由纤维素(Cellulose)、半纤维素(Hemicellulose)和木质素(Lignin)以不同比例组成的复杂聚合物[4] (如图 1)。正是由于木质纤维素结构的复杂性，其极难降解，从而限制了工业应用被限制。因此，找到一种高效降解木质纤维素的方法极为重要。

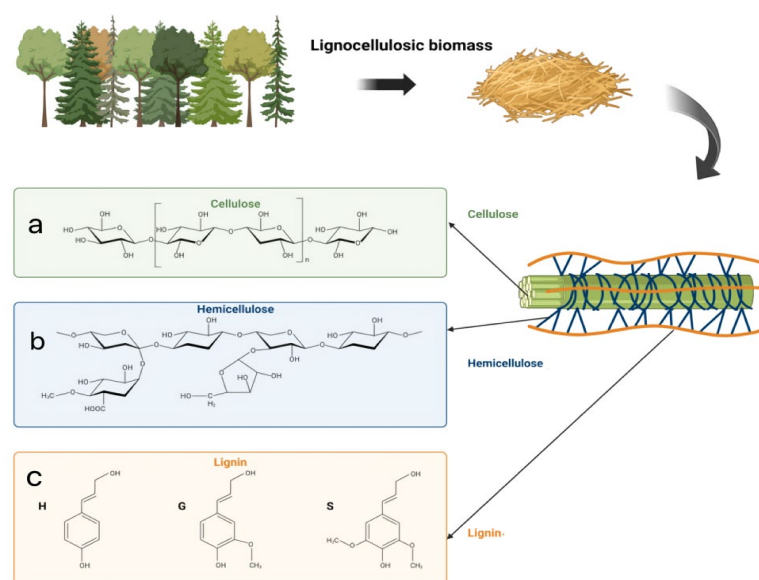


Figure 1. Schematic structure of lignocellulosic biomass

图 1. 木质纤维素生物质结构示意图

生物法降解木质纤维素具有无污染、成本低廉和无需过多专业设备等优点,得到了国内外学者的广泛关注。生物法降解是一种利用微生物或其代谢产物来降解木质纤维素结构的方法[5],可以分为:(1)利用丝状真菌和某些细菌等微生物直接作用于原料的预处理;(2)利用木质纤维素降解微生物排出的酶的酶促预处理方式。与细菌相比,真菌在木质纤维素降解方面更具优势。因此,本研究从生物处理法的角度出发,重点探讨了真菌对木质纤维素生物质的降解机制,为后续木质纤维素开发利用提供一定的参考意义。同时也指出了当前研究的局限性,并对未来研究提出了展望,以期能引起人们对木质纤维素的关注。

2. 真菌降解木质纤维素生物质的机制研究

真菌群落是土壤微生物群落结构的重要组成部分,被广泛认为是木质纤维素生物质的主要降解者[6]。真菌能够将营养物质从营养稀缺的木质纤维素基质中有效提取,并且能够大量产生孢子,这些孢子能够迅速地侵入并定殖于基质底物[7]。在这一过程中,孢子借助一系列具有互补功能的酶,协同作用以更有效地降解木质纤维素生物质[8]。已报道的木质纤维素降解真菌包括子囊菌、担子菌以及少数厌氧菌,大多数这些真菌能够产生纤维素酶、半纤维素酶和木质素酶[9],因此在木质纤维素生物质的分解方面具有优势。

总之,真菌能够有效地产生分解纤维素、半纤维素和木质素所需的酶。然而土壤中的大多数真菌往往针对于特定基质,仅能降解某一种物质。因此,为了提高真菌群落对木质纤维素生物质的降解效率,深入揭示其降解机制显得尤为必要。

2.1. 真菌降解纤维素的机制

相比于细菌,真菌的菌丝能够产生纤维素降解酶,将纤维素分解为葡萄糖等产物,因此在降解纤维素过程中,真菌发挥着重要作用。Tang 等研究人员[10]筛选出了一株青霉菌(*Penicillium griseofulvum*)菌株,该菌株能够有效降解纤维素。他们证实,该菌株产生的纤维素酶在水解纤维素过程中展现出高度的活性,从而实现了纤维素的优良降解效果。另外,Deborah 等人[11]讨论了哈茨木霉(*T. harzianum* IOC-3844)中水解基因的协同作用,强调了该菌株在纤维素降解以及其共表达网络方面的高效性。然而,真菌降解纤维素是一个复杂的生物过程。

在纤维素降解过程中,真菌主要通过两种机制发挥作用[12]:酶促水解和氧化作用。酶促水解机制涉及三类关键酶:内切葡聚糖酶(Endoglucanases, EG)、外切葡聚糖酶(Exoglucanases, Cellobiohydrolases, CBH)和 β -葡萄糖苷酶(Beta-glucosidases, BG)[13]。EG 主要作用于纤维素分子内部的无定形区域,随机切割 β -1,4-糖苷键,产生新的链端。EG 属于糖苷水解酶 GH5 和 GH9 家族,其催化机制依赖于活性位点中的关键氨基酸残基,如谷氨酸和天冬氨酸,这些残基通过酸碱催化机制参与水解糖苷键[14]。研究表明, GH9 家族中的碳水化合物结合模块(CBM)对于酶的纤维素降解能力至关重要,而 GH5 家族中的 CBM 作用则更为复杂,在某些情况下并非必需[15]。此外,EG 的基因表达受到碳源可用性和环境条件的调控,但其具体的调控机制和信号通路尚未完全阐明。

CBH 包括 CBH I 和 CBH II,分别作用于纤维素的还原端和非还原端,逐一裂解纤维素链末端的纤维二糖[16]。CBH I 和 CBH II 分别属于糖苷水解酶 GH7 和 GH6 家族,其催化机制包括一个活性隧道位点,能够准确识别并裂解纤维素链的末端。CBH 基因的表达通常受碳源(如纤维素或纤维生物糖)的影响,但其调控网络的具体细节仍有待进一步研究。通过基因工程,如引入额外的 CBM 模块或优化催化域结构,CBH 的催化效率可得到显著提高[17]。BG 负责将纤维二糖和低聚糖进一步水解为葡萄糖,其催化机理取决于活性位点上的关键氨基酸残基,如谷氨酸和组氨酸。BG 基因的表达也受碳源和环境条件的调控,但其具体的调控机制尚未完全清楚。

在氧化作用机制中,裂解多糖单加氧酶(Lytic polysaccharide monooxygenases, LPMO)通过在纤维素的还原端或非还原端引发氧化断裂,生成醛基(-CHO)或酮基(-CO-)等氧化基团,从而促进纤维素降解。LPMO的催化机理基于活性 Cu^{2+} 中心,通过单电子转移反应产生 ROS,进而氧化纤维素链[18]。Bastien 研究小组[19]发现,可见光可促进纤维素的氧化和解聚,通过使用光敏色素和光催化剂可直接驱动 LPMO 催化产生 ROS,而无需添加额外的还原剂。不过,LPMOs 的底物识别机制及其与纤维素链在分子水平上的相互作用细节还有待进一步探索。

虽然真菌能够根据纤维素生物质的组成和结构调控酶系统的分泌,从而高效降解纤维素生物质,但环境温度不足会导致真菌在实际降解过程中生长缓慢、产酶率降低,从而影响降解效率。因此,未来的研究需要更多地关注真菌降解木质纤维素的分子机制和基因调控网络,例如通过微生物基因工程或优化发酵条件来提高真菌在低温下的降解效率。对酶的结构特征、催化机理及其基因调控的深入研究,将为开发更高效的纤维素降解技术提供重要的理论支持。

2.2. 真菌降解半纤维素的机制

在降解半纤维素的过程中,某些好氧真菌如木霉(*Trichoderma*)和曲霉(*Aspergillus*),能够有效地分泌多种半纤维素降解酶。这些酶相互作用,有效地将半纤维素分解成单糖或多糖,为微生物群落提供营养和能量[20]。其中 *Trich.* 是一类丝状真菌,广泛分布于自然界中,以其强大的纤维素分解和半纤维素分解能力而著称,并在生物防治和工业应用中具有重要的作用[21]。尤其是 *Trichoderma reesei*, 因其能够产生大量纤维素酶和半纤维素酶而备受关注。

木霉降解半纤维素的机制涉及多种酶的协同作用,包括内切 β -木聚糖酶(Endo- β -xylanase)、木聚糖外切酶(Exo-xylanase)、阿拉伯糖苷酶和乙酰酯酶等[22]。内切 β -木聚糖酶属于糖苷水解酶 GH10 和 GH11 家族,其催化机制取决于活性位点上的关键氨基酸残基,如谷氨酸和天冬氨酸,通过酸碱催化作用裂解半纤维素骨架上的 β -1,4-糖苷键,生成更小的低聚糖和新的链端[23]。GH10 家族的木聚糖酶具有广泛的底物特异性,能够作用于带有侧链的木聚糖,而 GH11 家族对线性木聚糖更具专一性。内切 β -木聚糖酶的基因表达已被证明会受到半纤维素底物的诱导,但确切的调控机制尚不完全清楚。

木聚糖外切酶属于糖苷水解酶 GH3 和 GH43 家族,其催化机理包括逐步裂解半纤维素链非还原端的木糖单元。GH3 家族的木聚糖外切酶具有一个催化结构域和一个底物结合结构域的双结构域,而 GH43 家族的酶则通过单催化结构域实现高效水解。这些酶的基因表达通常由木聚糖或木糖诱导,但其调控网络的细节仍有待进一步研究[24]。此外,半纤维素的侧链含有阿拉伯糖和乙酰基等取代基,阿拉伯糖苷酶和乙酰酯酶等侧链酶能够去除这些侧链,使主链更容易被内切酶和外切酶降解。阿拉伯糖苷酶属于糖苷水解酶 GH51 家族,其催化机制依赖于活性位点中的谷氨酸等关键氨基酸残基,通过保留机制水解阿拉伯糖侧链。乙酰酯酶则通过水解乙酰基并释放乙酸来提高骨架的可及性[25]。在降解的最后阶段,内切 β -木聚糖酶进一步将木聚糖低聚糖水解为单个木糖分子。

这些酶的高效协同作用不仅使得木霉能够有效地降解半纤维素,还使得释放出的单糖能够被其他微生物利用,或者进一步转化为生物燃料和生物化学品。然而,目前有关木霉降解半纤维素的机理仍不明确,需要进一步深入探讨。

2.3. 真菌降解木质素的机制

木质素是一种具有高分子量、复杂结构、保守组成单元的化合物,其随机的连键类型和显著的抗性使其难以被真菌分泌的胞外酶所降解[26]。木质素的大分子特性决定了其降解过程为胞外反应,主要以自由基为基础的链式氧化反应,该过程缺乏专一性,且不立体选择性[27]。能够降解木质素的真菌包括白腐真菌、褐腐真菌和软腐真菌等。Miia 等人[28]指出,褐腐菌通过氧化还原反应改变木质素的结构,形成能

与木质素结构相互作用的自由基。然而,在木质素的降解过程中,褐腐菌和软腐菌都不能将木质素彻底分解[29],只有白腐菌是唯一能够彻底降解木质素的担子真菌,并通过分泌胞外氧化酶来催化这一降解过程[30]。

在白腐菌降解木质素的过程中,主要涉及三个关键步骤。首先, H_2O_2 生成酶如葡萄糖氧化酶、乙二醛氧化酶和藜芦醇氧化酶将 O_2 转化为 H_2O_2 ,为后续酶促反应提供氧化剂[31]。这些酶的催化机制依赖于 FAD 或铜离子等辅因子,通过电子转移反应生成 H_2O_2 。研究表明,木质素底物会诱导 H_2O_2 生成酶的基因表达[32]。其次,白腐菌分泌的漆酶(Laccase, Lac)、锰过氧化物酶(Manganese Peroxidase, MnP)和木质素过氧化物酶(Lignin Peroxidase, LiP)在木质素降解中发挥着核心作用。Lac 属于多铜氧化酶家族,其活性位点含有四个铜离子,分为 T1 Cu(I)、T2 Cu(II)和 T3 Cu(II)三种类型。T1Cu(I)负责从底物中提取电子,并通过 T2Cu(II)和 T3Cu(II)将电子传递给 O_2 ,生成 H_2O 并释放自由基[33]。Lac 主要作用于木质素分子的 C-C 键和 C-O 键,促进侧链的去甲基化,但其底物特异性较强,催化效率受底物结构和环境 pH 值的影响[34]。MnP 和 LiP 都属于过氧化物酶家族,依赖 H_2O_2 激活其催化活性。MnP 通过 Mn^{2+} 介导的氧化反应生成 Mn^{3+} ,进而氧化木质素分子中的酚类和非酚类结构。另一方面, LiP 直接与芳香环作用,生成阳离子芳基自由基,促进木质素的解聚[35]。这些酶的基因表达通常由木质素底物和 H_2O_2 诱导,但其调控网络的细节仍有待深入探讨[36]。最后,一些辅酶如还原酶、超氧化物歧化酶、纤维二糖脱氢酶和葡萄糖苷酶也参与了木质素降解。这些酶通过清除反应过程中产生的 ROS 或进一步降解木质素片段来提高降解效率。例如,纤维二糖脱氢酶通过氧化纤维二糖并在此过程中产生 H_2O_2 ,为 MnP 和 LiP 提供氧化剂。

不同白腐菌在木质素降解中的酶组合和作用机制存在显著差异。有研究表明,黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)在生长速度和木质素降解方面优于其他白腐真菌,而真菌-细菌联合体,如 *Phanerochaete sordida* YK-624 与天然细菌群落结合,通过其选择性的协同效应增强木质素降解[37]。未来的研究应更多地关注这些酶的结构特征、催化机制和基因调控网络,以优化木质素降解的效率和应用潜力。

2.4. 真菌降解木质纤维素生物质的协同机制

研究表明[38],在降解香菇菌糠时,桦褶孔菌(*Lenzites betulina*)和一色齿毛菌(*Cerrena unicolor*)对半纤维素的降解率均超过 50%,其中 *Lenzites betulina* 的降解率达到 73.64%。在木质素降解方面, *Lenzites betulina* 的降解率达到 56.35%,而无丙二酸柠檬酸杆菌(*Citrobacter amalonaticus*)的降解率为 42.94%。相比之下,罗氏链霉菌(*Streptomyces rochei*)对小麦秸秆纤维素和半纤维素降解率分别为 36.09%和 28.46% [39]。这些差异说明,不同真菌菌株在降解木质纤维素时具有不同的优势。复合菌系能够整合这些优势,从而实现更高效的降解。因此,真菌在降解木质纤维素中的协同作用机制主要包括以下几个方面:

(1) 微生物复合菌群之间的协同作用:在自然环境中,真菌之间以及真菌与其他微生物之间均存在广泛的协同关系。这些微生物通过各自的代谢途径和酶系共同促进木质纤维素生物质的降解。例如,王子苑等人[40]研究结果表明,5 株木质纤维素复合菌在降解玉米秸秆中的木质纤维素时,纤维素、半纤维素和木质素降解率分别为达到 28.02%、36.31%和 25.16%。此外,赵昕等[41]构建的小麦秸秆分解复合菌群 FWD1。在 10 d 内对小麦秸秆的分解率达到了 76.92%。

(2) 不同酶系之间的协同作用:真菌通过分泌多种酶类共同作用于木质纤维素生物质的降解。这些酶不仅能够降解过程中相互补充,且其协同作用显著提高了降解效率。Suryadi 等[42]研究发现,白腐真菌如黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)与变色栓菌(*Trametes versicolor*)能产生漆酶、锰过氧化物酶和木质素过氧化物酶三种酶。这三种酶能够通过协同作用降解木质素。Cai 等人[43]发现,裂褶菌(*Schizophyllum commune* Fr.)能够产生多种降解酶系,尤其是木聚糖酶、p-木糖苷酶、乙酰木聚糖酯酶与 α -

L-阿拉伯呋喃糖苷酶, 这些酶之间的协同作用是裂褶菌酶系具备高效降解能力的主要因素。

(3) 酶与非酶系统之间的协同作用: 除了酶的作用, 真菌还具有非酶系统。这些非酶系统可以通过分泌有机酸来降低环境的 pH 值, 从而促进木质纤维素的分解, 此外, 真菌的菌丝可以通过物理方式穿透木质纤维素的结构, 进一步破坏其完整性[44], 这些非酶系统与酶系统协同作用显著提高了降解效率。

因此, 组合多种木质纤维素降解菌株不仅能够实现降解酶系的多样化, 还能够有效利用不同菌株之间的协同作用, 从而优化降解发酵过程。

3. 结论与展望

总之, 本文系统地总结了真菌降解木质纤维素生物质的机制。真菌能够通过分泌多种酶有效降解木质纤维素生物质的三种主要成分(纤维素、半纤维素和木质素)。然而, 单一真菌菌株很难实现对木质纤维素的完全降解, 因此, 利用复合真菌菌株进行协同降解已成为当前研究的重要趋势。在此基础上, 未来的研究可以从以下几个方面推进木质纤维素生物质的降解和资源化利用:

(1) 利用 CRISPR/Cas9 等基因编程技术改造真菌, 结合系统生物学解析其代谢网络, 提升木质纤维素生物质的降解能力。

(2) 构建真菌与细菌、酵母菌的共培养体系, 揭示微生物间的信号传递与协同作用机制, 优化降解与转化效率。

(3) 通过多维组学技术全面解析真菌群落的降解功能与代谢途径, 深入理解其协同降解机制。

(4) 将降解产物通过化学修饰、包膜等技术转化为缓释肥料, 提升肥料利用率, 减少环境污染, 推动农业与循环经济的可持续发展。

参考文献

- [1] Sarsaiya, S., Jain, A., Kumar Awasthi, S., Duan, Y., Kumar Awasthi, M. and Shi, J. (2019) RETRACTED: Microbial Dynamics for Lignocellulosic Waste Bioconversion and Its Importance with Modern Circular Economy, Challenges and Future Perspectives. *Bioresource Technology*, **291**, Article 121905. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.121905>
- [2] Patel, A. and Shah, A.R. (2021) Integrated Lignocellulosic Biorefinery: Gateway for Production of Second Generation Ethanol and Value Added Products. *Journal of Bioresources and Bioproducts*, **6**, 108-128. <https://doi.org/10.1016/j.jobab.2021.02.001>
- [3] Shinde, R., Shahi, D.K., Mahapatra, P., Naik, S.K., Thombare, N. and Singh, A.K. (2022) Potential of Lignocellulose Degrading Microorganisms for Agricultural Residue Decomposition in Soil: A Review. *Journal of Environmental Management*, **320**, Article 115843. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115843>
- [4] Okolie, J.A., Nanda, S., Dalai, A.K. and Kozinski, J.A. (2020) Chemistry and Specialty Industrial Applications of Lignocellulosic Biomass. *Waste and Biomass Valorization*, **12**, 2145-2169. <https://doi.org/10.1007/s12649-020-01123-0>
- [5] Harindintwali, J.D., Zhou, J. and Yu, X. (2020) Lignocellulosic Crop Residue Composting by Cellulolytic Nitrogen-Fixing Bacteria: A Novel Tool for Environmental Sustainability. *Science of the Total Environment*, **715**, Article 136912. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136912>
- [6] 张斯童, 兰雪, 李哲, 等. 微生物降解玉米秸秆的研究进展[J]. 吉林农业大学学报, 2016, 38(5): 517-522.
- [7] Chen, Z., Chen, L., Khoo, K.S., Gupta, V.K., Sharma, M., Show, P.L., et al. (2023) Exploitation of Lignocellulosic-Based Biomass Biorefinery: A Critical Review of Renewable Bioresource, Sustainability and Economic Views. *Biotechnology Advances*, **69**, Article 108265. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2023.108265>
- [8] Syed, K., Doddapaneni, H., Subramanian, V., Lam, Y.W. and Yadav, J.S. (2010) Genome-to-Function Characterization of Novel Fungal P450 Monooxygenases Oxidizing Polycyclic Aromatic Hydrocarbons (PAHs). *Biochemical and Biophysical Research Communications*, **399**, 492-497. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2010.07.094>
- [9] Kubicek, C.P. and Kubicek, E.M. (2016) Enzymatic Deconstruction of Plant Biomass by Fungal Enzymes. *Current Opinion in Chemical Biology*, **35**, 51-57. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.08.028>
- [10] Gupta, V.K., Kubicek, C.P., Berrin, J., Wilson, D.W., Couturier, M., Berlin, A., et al. (2016) Fungal Enzymes for Bio-Products from Sustainable and Waste Biomass. *Trends in Biochemical Sciences*, **41**, 633-645. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2016.04.006>

- [11] Almeida, D.A., Horta, M.A.C., Ferreira Filho, J.A., Murad, N.F. and de Souza, A.P. (2021) The Synergistic Actions of Hydrolytic Genes Reveal the Mechanism of *Trichoderma Harzianum* for Cellulose Degradation. *Journal of Biotechnology*, **334**, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2021.05.001>
- [12] Zhang, L., Fu, J., Gao, W., Li, Y. and Fan, X. (2024) Revealing the Structural Variation and Degradation Mechanism of Cellulose during Ozone Oxidation Treatment. *Industrial Crops and Products*, **219**, Article 119101. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2024.119101>
- [13] Contreras, F., Pramanik, S., Rozhkova, M., *et al.* (2020) Engineering Robust Cellulases for Tailored Lignocellulosic Degradation Cocktails. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article 1589. <https://doi.org/10.3390/ijms21051589>
- [14] Swathy, R., Rambabu, K., Banat, F., Ho, S., Chu, D. and Show, P.L. (2020) Production and Optimization of High Grade Cellulase from Waste Date Seeds by *Cellulomonas Uda NCIM 2353* for Biohydrogen Production. *International Journal of Hydrogen Energy*, **45**, 22260-22270. <https://doi.org/10.1016/j.ijhydene.2019.06.171>
- [15] Monclaro, A.V., Gorgulho Silva, C.D.O., Gomes, H.A.R., Moreira, L.R.D.S. and Filho, E.X.F. (2022) The Enzyme Interoctome Concept in Filamentous Fungi Linked to Biomass Valorization. *Bioresource Technology*, **344**, Article 126200. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.126200>
- [16] Floudas, D., Gentile, L., Andersson, E., Kanellopoulos, S.G., Tunlid, A., Persson, P., *et al.* (2022) X-Ray Scattering Reveals Two Mechanisms of Cellulose Microfibril Degradation by Filamentous Fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, **88**, 17.
- [17] Zhu, H., Wang, H., Wang, L. and Zheng, Z. (2024) CRISPR/Cas9-Based Genome Engineering in the Filamentous Fungus *Rhizopus Oryzae* and Its Application to L-Lactic Acid Production. *Biotechnology Journal*, **19**, Article 2400309. <https://doi.org/10.1002/biot.202400309>
- [18] Srivastava, S., Jhariya, U., Purohit, H.J. and Dafale, N.A. (2021) Synergistic Action of Lytic Polysaccharide Monooxygenase with Glycoside Hydrolase for Lignocellulosic Waste Valorization: A Review. *Biomass Conversion and Biorefinery*, **13**, 8727-8745. <https://doi.org/10.1007/s13399-021-01736-y>
- [19] Bissaro, B., Kommedal, E., Røhr, Å.K. and Eijsink, V.G.H. (2020) Controlled Depolymerization of Cellulose by Light-Driven Lytic Polysaccharide Oxygenases. *Nature Communications*, **11**, Article No. 890. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14744-9>
- [20] 陈洪洋, 蔡俊, 林建国, 等. 木聚糖酶的研究进展[J]. 中国酿造, 2016, 35(11): 1-6.
- [21] Andberg, M., Penttilä, M. and Saloheimo, M. (2015) Swollenin from *Trichoderma Reesei* Exhibits Hydrolytic Activity against Cellulosic Substrates with Features of Both Endoglucanases and Cellobiohydrolases. *Bioresource Technology*, **181**, 105-113. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.01.024>
- [22] Zerva, A., Pentari, C., Grisel, S., Berrin, J. and Topakas, E. (2020) A New Synergistic Relationship between Xylan-Active LPMO and Xylobiohydrolase to Tackle Recalcitrant Xylan. *Biotechnology for Biofuels*, **13**, Article No. 142.
- [23] Palme, P.R., Goddard, R., Leutzsch, M., Richter, A., Imming, P. and Seidel, R.W. (2023) Structural Elucidation of the Triethylammonium Betaine of Squaric Acid. *Molbank*, **2023**, M1737. <https://doi.org/10.3390/m1737>
- [24] Zhang, Y., Chen, S., Yang, L. and Zhang, Q. (2023) Application Progress of Crispr/cas9 Genome-Editing Technology in Edible Fungi. *Frontiers in Microbiology*, **14**, Article 1169884. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1169884>
- [25] Bischof, R.H., Ramoni, J. and Seiboth, B. (2016) Cellulases and Beyond: The First 70 Years of the Enzyme Producer *Trichoderma Reesei*. *Microbial Cell Factories*, **15**, Article No. 106. <https://doi.org/10.1186/s12934-016-0507-6>
- [26] Valášková, V., Šnajdr, J., Bittner, B., Cajthaml, T., Merhautová, V., Hofrichter, M., *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. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.05.023>
- [27] Hori, C., Gaskell, J., Igarashi, K., Samejima, M., Hibbett, D., Henrissat, B., *et al.* (2013) Genomewide Analysis of Polysaccharides Degrading Enzymes in 11 White- And Brown-Rot Polyporales Provides Insight into Mechanisms of Wood Decay. *Mycologia*, **105**, 1412-1427. <https://doi.org/10.3852/13-072>
- [28] Peña, A., Babiker, R., Chaduli, D., Lipzen, A., Wang, M., Chovatia, M., *et al.* (2021) A Multiomic Approach to Understand How *Pleurotus Eryngii* Transforms Non-Woody Lignocellulosic Material. *Journal of Fungi*, **7**, Article 426. <https://doi.org/10.3390/jof7060426>
- [29] Arantes, V., Milagres, A.M.F., Filley, T.R. and Goodell, B. (2010) Lignocellulosic Polysaccharides and Lignin Degradation by Wood Decay Fungi: The Relevance of Nonenzymatic Fenton-Based Reactions. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, **38**, 541-555. <https://doi.org/10.1007/s10295-010-0798-2>
- [30] 许从峰, 艾士奇, 申贵男, 等. 木质纤维素的微生物降解[J]. 生物工程学报, 2019, 35(11): 2081-2091.
- [31] Cui, T., Yuan, B., Guo, H., Tian, H., Wang, W., Ma, Y., *et al.* (2021) Enhanced Lignin Biodegradation by Consortium of White Rot Fungi: Microbial Synergistic Effects and Product Mapping. *Biotechnology for Biofuels*, **14**, Article No.

162. <https://doi.org/10.1186/s13068-021-02011-y>
- [32] Wang, W. and Lee, D. (2021) Lignocellulosic Biomass Pretreatment by Deep Eutectic Solvents on Lignin Extraction and Saccharification Enhancement: A Review. *Bioresource Technology*, **339**, Article 125587. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.125587>
- [33] Yoav, S., Salame, T.M., Feldman, D., Levinson, D., Ioelovich, M., Morag, E., *et al.* (2018) Effects of Cre1 Modification in the White-Rot Fungus *Pleurotus Ostreatus* PC9: Altering Substrate Preference during Biological Pretreatment. *Bio-technology for Biofuels*, **11**, Article No. 212. <https://doi.org/10.1186/s13068-018-1209-6>
- [34] Zhao, L., Zhang, J., Zhao, D., Jia, L., Qin, B., Cao, X., *et al.* (2022) Biological Degradation of Lignin: A Critical Review on Progress and Perspectives. *Industrial Crops and Products*, **188**, Article 115715. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.115715>
- [35] Monica, P., Ranjan, R. and Kapoor, M. (2024) Lignocellulose-Degrading Chimeras: Emerging Perspectives for Catalytic Aspects, Stability, and Industrial Applications. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, **199**, Article 114425. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2024.114425>
- [36] Wang, D., Jin, S., Lu, Q. and Chen, Y. (2023) Advances and Challenges in CRISPR/Cas-Based Fungal Genome Engineering for Secondary Metabolite Production: A Review. *Journal of Fungi*, **9**, Article 362. <https://doi.org/10.3390/jof9030362>
- [37] Zhang, Y.H. (2017) Biological Pre-Treatment of Soft-Wood *Larix Kaempferi* Using Three White-Rot Fungi-*Corticium Caeruleum*, *Heterobasidion insulare* and *Pseudotrametes gibbosa*. *Fresenius Environmental Bulletin*, **26**, 4462-4469.
- [38] Liu, Q., Xie, Z., Tang, S., Xie, Q., He, X. and Li, D. (2025) Synthetic Microbial Community Enhances Lignocellulose Degradation during Composting by Assembling Fungal Communities. *Bioresource Technology*, **419**, Article 132068. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2025.132068>
- [39] Zhang, W., Guo, Y., Chen, Q., Wang, Y., Wang, Q., Yang, Y., *et al.* (2025) Metagenomic Insights into the Lignocellulose Degradation Mechanism during Short-Term Composting of Peach Sawdust: Core Microbial Community and Carbohydrate-Active Enzyme Profile Analysis. *Environmental Technology & Innovation*, **37**, Article 103959. <https://doi.org/10.1016/j.eti.2024.103959>
- [40] 王子苑, 吉玉玉, 舒健虹, 等. 高效木质纤维素分解菌的筛选及复合菌系降解秸秆效果研究[J]. 中国饲料, 2024(15): 19-26.
- [41] 赵听, 张凯煜, 谷洁, 等. 复合菌群 FWD1 的木质纤维素降解特性及其微生物多样性研究[J]. 农业环境科学学报, 2015, 34(8): 1582-1588.
- [42] Suryadi, H., Judono, J.J., Putri, M.R., Eclessia, A.D., Ulhaq, J.M., Agustina, D.N., *et al.* (2022) Biodelignification of Lignocellulose Using Ligninolytic Enzymes from White-Rot Fungi. *Heliyon*, **8**, e08865. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e08865>
- [43] Cai, S., Li, J., Hu, F.Z., Zhang, K., Luo, Y., Janto, B., *et al.* (2010) *Cellulosilyticum ruminicola*, a Newly Described Rumen Bacterium That Possesses Redundant Fibrolytic-Protein-Encoding Genes and Degrades Lignocellulose with Multiple Carbohydrate-Borne Fibrolytic Enzymes. *Applied and Environmental Microbiology*, **76**, 3818-3824. <https://doi.org/10.1128/aem.03124-09>
- [44] Sun, Y., Xiong, X., He, M., Xu, Z., Hou, D., Zhang, W., *et al.* (2021) Roles of Biochar-Derived Dissolved Organic Matter in Soil Amendment and Environmental Remediation: A Critical Review. *Chemical Engineering Journal*, **424**, Article 130387. <https://doi.org/10.1016/j.cej.2021.130387>