

香菇菌糠高效降解菌株的筛选及其酶活特征

李双琳¹, 魏玉莲^{2*}, 袁海生²

1 沈阳化工大学环境与安全工程学院, 辽宁 沈阳 110142

2 中国科学院沈阳应用生态研究所 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 辽宁 沈阳 110016

摘要: 由于香菇菌糠纤维素含量过高, 作为菌肥难以被农作物直接利用, 为了更好地解决香菇菌糠降解缓慢的问题, 本研究以菌株酶活力和菌糠失重率为指标对 8 株真菌和 6 株细菌菌株进行香菇菌糠降解优选菌株的筛选, 确定了降解能力较高的 2 株真菌和 2 株细菌, 分别为桦褶孔菌 *Lenzites betulina* 和一色齿毛菌 *Cerrena unicolor*, 无丙二酸柠檬酸杆菌 *Citrobacter amalonaticus* 和变栖克雷伯氏菌 *Klebsiella variicola*; 在此基础上研究这 4 株菌在降解香菇菌糠过程中降解酶活、纤维素、半纤维素、木质素以及主要营养成分的动态变化和肥力测定。研究结果显示, 桦褶孔菌对木质素降解效果显著, 降解率达到 56.35%; 无丙二酸柠檬酸杆菌对半纤维素降解效果良好, 达到 61.51%。通过对全碳、全氮的测定, 发现 4 种菌株降解后的菌糠氮含量均高于对照组, 表明加入菌剂后在一定程度上缓解了氮元素的损失量, 增加了菌糠肥力。本研究通过比较研究不同类型的微生物对菌糠降解的理化特征, 明确真菌和细菌在菌糠降解过程中具有不同的功能特征, 为今后对香菇菌糠发酵堆肥、制备微生物复合菌剂研究方面提供重要的参考价值。

关键词: 香菇菌糠; 降解菌株筛选; 酶活力

[引用本文]

李双琳, 魏玉莲, 袁海生, 2023. 香菇菌糠高效降解菌株的筛选及其酶活特征. 菌物学报, 42(11): 2269-2284

Li SL, Wei YL, Yuan HS, 2023. Screening and enzyme activity characteristics of highly efficient microbial strains degrading spent *Lentinula edodes* substrate. Mycosystema, 42(11): 2269-2284

资助项目: 国家自然科学基金(32070018, 32270017)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32070018, 32270017).

*Corresponding author. E-mail: weiyulian@iae.ac.cn

Received: 2023-03-03; Accepted: 2023-03-27

Screening and enzyme activity characteristics of highly efficient microbial strains degrading spent *Lentinula edodes* substrate

LI Shuanglin¹, WEI Yulian^{2*}, YUAN Haisheng²

1 School of Environmental and Safety Engineering, Shenyang University of Chemical Technology, Shenyang 110142, Liaoning, China

2 Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, Liaoning, China

Abstract: The high content of cellulose in spent *Lentinula edodes* substrate is difficult to be directly utilized by crops as a fertilizer, and the problem of slow degradation of the waste awaits better solution. In this study, eight fungal and six bacterial strains were screened for degrading spent *L. edodes* substrate by using their enzyme activity and spent *L. edodes* substrate weight loss ratio as screening indexes, and two fungal and two bacterial strains with high degradation capacity were obtained. The two fungal strains are *Lenzites betulina* and *Cerrena unicolor*, and the two bacterial strains are *Citrobacter amalonaticus* and *Klebsiella variicola*. The dynamic changes of enzyme activity, cellulose, hemicellulose, lignin and main nutrients of these 4 strains during the degradation of spent *L. edodes* substrate were studied, and fertility determination of degraded spent substrate was carried out. The results showed that *L. betulina* had a significant effect on lignin degradation, and the degradation ratio reached 56.35%; *C. amalonaticus* had a good degradation effect on hemicellulose, reaching 61.51%. Through the determination of total C and total N, it was found that the nitrogen content after degradation by four strains was higher than that of the control, indicating that nitrogen loss was alleviated to a certain extent and the fertility of bran increased. By comparing the physicochemical characteristics of spent *L. edodes* substrate degradation caused by different types of microorganisms, it was clear that fungi and bacteria have different functional characteristics in the process of spent *L. edodes* substrate degradation, and this finding provides important reference for future research on fermented compost and preparation of microbial compound fertilizer.

Keywords: spent *Lentinula edodes* substrate; degrading strain screening; enzyme activity

中国是食用菌生产第一大国,近年来,我国食用菌产业获得了较快的发展,香菇为中国食用菌产量最多的品种。据中国食用菌协会统计,2019年中国香菇产量为1 115.94万t,较2018年的1 043.22万t同比增长6.97%,占全国食用菌产量的28.37%(邵丽梅等 2020)。食用菌生产需要大量栽培基质,主要有木屑、棉籽壳、玉米芯、秸秆、糖类及多种矿物质。食用菌子实体采收完成后,剩余的栽培基质成为废弃物,即为菌糠,

也称菇渣(朱晓琴等 2021)。

食用菌生产过程中,能被菌丝直接利用的培养基生物学效率只有10%–40%(吴学谦等 2002),每栽培1 kg食用菌会产生2.4–5 kg菌糠(陈亮等 2021)。然而如何对菌糠进行环保有效地处理,一直没有得到很好地解决。每年大量的菌糠或就地堆置,或直接施入田中,一方面,对农业有机资源造成了浪费;另一方面,由于菌糠里杂菌的过度繁殖,造成了周围环境恶化,疾病

传播,不但给周边居民生活环境造成了影响,也给食用菌产业带来了一定的危害(楼子墨等 2016)。

木质纤维生物质在自然界分布广泛,贮量丰富,成本低,可再生,但利用率极低(曹永佳等 2021)。菌糠中含有大量的纤维素,难以被植物直接利用,是制约菌糠资源化利用的重要因素之一(陶冶东等 2021)。农业废弃物中的纤维素处理方法有微波处理、超声波处理、碱处理、酸处理和生物处理(张玲秀和董社琴 2018)。研究发现,生物降解是利用纤维素最经济环保的手段,即通过微生物等产生的纤维素酶催化水解纤维素(马鸿飞等 2018),其能耗低,对环境友好,在纤维素的降解、菌体蛋白的富集以及有益代谢物的积累等方面有突出作用(王佳楠等 2015),近些年,国内外对纤维素降解菌的报道很多,但针对香菇菌糠的纤维素降解菌鲜有研究,因此,如何环保有效地处理好菌糠成为一个越来越严峻的问题。

真菌和细菌是降解木质纤维的主要参与者,其可分泌相关的水解酶,如纤维素酶、半纤维素酶和降解木质素的氧化酶(司静和崔宝凯 2012; 韩美玲等 2017)。一些学者在提高微生物降解菌糠效率方面做了很多研究,郭玲玲等(2022)发现解淀粉芽孢杆菌 *Bacillus amyloliquefaciens* 在 20 d 时对秸秆和菌糠木质素降解率分别为 46.7% 和 42.4%。泡盛曲霉 *Aspergillus awamori* 能够高效降解纤维素,其滤纸酶活达 420 U (邢力等 2019)。刘晓梅(2015)在杏鲍菇菌糠中筛选出 3 株高效降解纤维素的菌株,分别为枯草芽孢杆菌 *Bacillus subtilis*、丛毛单胞菌属的一种 *Comamonas* sp. 和白色链霉菌 *Streptomyces albus*。本研究以香菇菌糠为原料,以微生物在菌糠降解过程中其菌株酶活力和菌糠失重率为指标,开展香菇菌糠优良降解菌株的筛选研究,并在此基础上,探究这些菌株在降解香菇菌糠过程中对纤维素、半纤维素和木质素的降解能力,以及菌糠

中主要营养成分的动态变化及其肥力,为食用菌产业中菌糠的循环利用奠定理论基础和提供实践指导。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 菌糠样品

香菇菌糠取自辽宁省岫岩香菇养殖基地。

1.1.2 供试菌种

菌株为中国科学院沈阳应用生态研究所野外分离所得,结合形态和分子进行鉴定,菌株信息见表 1。

1.1.3 培养基

PDA 培养基:土豆 200 g,葡萄糖 20 g,琼脂 15 g,蒸馏水 1 000 mL。牛肉膏蛋白胨培养基:牛肉膏 3 g,蛋白胨 10 g,NaCl 5 g,琼脂 20 g,蒸馏水 1 000 mL。真菌液体培养基:土豆 200 g,葡萄糖 20 g,蒸馏水 1 000 mL。细菌液体培养基:牛肉膏 3 g,蛋白胨 10 g,NaCl 5 g,蒸馏水 1 000 mL。固体发酵培养基:菌糠 20 g,改良 Mandels 营养液 50 mL。其中,改良 Mandels 营养液成分:尿素 5 g/L,葡萄糖 4 g/L, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 2.5 g/L, KH_2PO_4 2 g/L, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.3 g/L, CaCl_2 0.3 g/L, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 5 mg/L, $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 1.6 mg/L, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 1.4 mg/L, CoCl_2 2.0 mg/L。

1.2 方法

1.2.1 菌种扩繁

无菌条件下挑取冰箱中保存的菌株,接种于 PDA、牛肉膏蛋白胨培养基中,28 °C 下恒温培养 7 d 备用。

1.2.2 菌液制备

用直径 1 cm 的打孔器将培养好的菌株沿菌落边缘打孔,将菌饼接入液体培养基中,摇床 120 r/min、28 °C 培养,真菌培养 14 d,细菌培养 24 h。

1.2.3 固体发酵培养

将培养好的菌液用匀浆机 5 000 r/min 匀浆

表 1 菌株信息

Table 1 Experimental information of strains

菌株 Strain	编号 No.	中文名称 Chinese name	学名 Scientific name	缩写 Abbreviation
真菌 Fungi	IFP000452	烟管菌	<i>Bjerkandera adusta</i>	BA
	IFP001054	一色齿毛菌	<i>Cerrena unicolor</i>	CU
	IFP001068	硬毛拟革盖菌	<i>Corioloopsis trogii</i>	CT
	Dai14527	白囊耙齿菌	<i>Irpex lacteus</i>	IL
	IFP001051	桦褶孔菌	<i>Lenzites betulina</i>	LB
	IFP000684	香栓孔菌	<i>Trametes suaveolens</i>	TS
	IFP00009	云芝栓孔菌	<i>Trametes versicolor</i>	TV
	IFP000253	楷米干酪菌	<i>Tyromyces fissilis</i>	TF
	B9	高山芽胞杆菌	<i>Bacillus altitudinis</i>	BA
细菌 Bacteria	DA1	贝莱斯芽孢杆菌	<i>Bacillus velezensis</i>	BV
	B3	无丙二酸柠檬酸杆菌	<i>Citrobacter amalonaticus</i>	CA
	D2	布氏柠檬酸杆菌	<i>Citrobacter braakii</i>	CB
	BD3	变栖克雷伯氏菌	<i>Klebsiella variicola</i>	KV
	CC2	苍白杆菌	<i>Ochrobactrum intermedium</i>	OI

20 s, 得到均匀的接种液, 吸取 5 mL 接种液接入固体发酵培养基中, 在 28 °C 培养箱中培养。

1.2.4 菌糠失重率测定

将发酵结束后的香菇菌糠降解残余物在 105 °C 烘干至恒重, 同时称取菌糠剩余物干重, 计算失重率。每份样品 3 个重复。香菇菌糠绝对失重率为: $\text{失重率} = \frac{(m_0 - m_1)}{m_0} \times 100\%$ 。m₀ 为对照组菌糠剩余物干重, m₁ 为处理组菌糠剩余物干重。

1.2.5 粗酶液的提取

称取 30 g 的样品于 150 mL 锥形瓶中, 加入 50 mmol/L 磷酸缓冲液(pH 7.0) 50 mL 并封口。26.5 °C、110 r/min 摇床处理 30 min。将样品转置于离心管中, 4 200 r/min 离心 10 min 后取上清液, 使用 Whatman #42 号滤纸过滤, 滤液即为粗酶液, 放入 4 °C 冰箱中备用。

1.2.6 纤维素降解菌酶活力测定

参考 A'Bear *et al.* (2014)和 Arnstadt *et al.* (2016)的研究, 本研究选取 6 种纤维素降解菌进行酶活测定。

乙酰氨基葡萄糖苷酶 (1,4-β-N-acetylglucosaminidase, EC 3.2.1.52, Ace)属于纤

维素酶系, 可水解 β-N-乙酰氨基葡萄糖苷, 也能水解 β-N-乙酰氨基半乳糖苷。其活力测定底物为 4-硝基苯基-N-乙酰-β-D-氨基葡萄糖苷 (PNP-β-D-GLcNAc, 4-nitrophenyl-N-acetyl-β-D-glucosaminide), 反应体系为: 336 μL 底物溶液+ 84 μL 粗酶液。40 °C 水浴 2 h 后, 加入 210 μL 0.5 mol/L 碳酸钠溶液终止反应。反应波长为 400 nm。

纤维二糖水解酶 (cellobiohydrolase, EC 3.2.1.91, Cel)属于纤维素酶系, 作用于结晶纤维素的链末端, 依次切开相隔的 β-1,4-糖苷键, 释放纤维二糖。其活力测定底物为 4-硝基苯基-β-D-纤维二糖苷(PNPC, *p*-nitrophenyl-β-D-cellobioside), 反应体系为: 336 μL 底物溶液+84 μL 粗酶液。40 °C 水浴 2 h 后, 加入 210 μL 0.5 mol/L 碳酸钠溶液终止反应。反应波长为 400 nm。

β-葡萄糖苷酶(β-1,4-glucosidase, EC 3.2.1.21, Glu)属于纤维素酶系, 能够水解结合于末端非还原性的 β-D-葡萄糖键, 同时释放出 β-D-葡萄糖和相应的配基。其活力测定底物为 4-硝基苯基-β-D-葡萄糖苷(PNPG, *p*-nitrophenyl-β-D-glucoside), 反应体系为: 336 μL 底物溶液+84 μL 粗酶液。

40 °C水浴 2 h 后, 加入 210 μ L 0.5 mol/L 碳酸钠溶液终止反应。反应波长为 400 nm。

β -木糖苷酶(β -1,4-xylosidase, EC 3.2.1.37, Xyl)属于木聚糖酶系, 主要催化水解木糖苷, 并以外切方式从非还原性末端水解木二糖及木二糖以上的低聚木糖, 水解产物为木糖。其活力测定底物为 4-硝基苯基- β -D-吡喃木糖苷(PNPX, *p*-nitrophenyl- β -D-xyloside), 反应体系为: 336 μ L 底物溶液+84 μ L 粗酶液。40 °C水浴 2 h 后, 加入 210 μ L 0.5 mol/L 碳酸钠溶液终止反应。反应波长为 400 nm。

内切葡聚糖酶(endo-1,4- β -glucanase, EC 3.2.1.4, 4 β Glu)属于纤维素酶系, 能将可溶性纤维素水解成还原性的寡糖。其活力测定底物为 CMC (羧甲基纤维素钠), 反应体系为: 160 μ L 底物溶液+40 μ L 粗酶液。45 °C水浴 2 h 后, 加入 600 μ L DNS 溶液, 煮沸 5 min, 自来水冲洗冷却后, 加蒸馏水定容至 2 mL。反应波长为 520 nm。

内切木聚糖酶(endo-1,4- β -xylanase EC 3.2.1.8, 4 β Xyl)属于木聚糖酶系, 通过水解木聚糖分子的 β -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。其活力测定底物为木聚糖, 反应体系为: 100 μ L 底物溶液+100 μ L 粗酶液。65 °C水浴 2 h 后, 加入 600 μ L DNS 溶液, 煮沸 5 min, 自来水冲洗冷却后, 加蒸馏水定容至 5 mL。反应波长为 540 nm。

酶活力定义为每单位干样品(g)在单位时间内(min)催化产生显色底物的浓度。由如下公式计算:

$$\text{酶活力}(\mu\text{mol/g} \cdot \text{min}) = \frac{[f_a(A_t) - f_a(A_c)] \times V \times Dr}{t \times m \times (1 - Wc)}$$

f_a 表示依据标准曲线构建的催化产物浓度换算函数; A_t 、 A_c 表示实验组、对照组的吸光值; V 表示提取液体积, 单位 mL; Dr 表示稀释倍数(反应体系的容量与粗酶液容量的比值); t 表示

反应时间, 单位 min; m 表示样品的质量, 单位 g; Wc 表示样品的含水率。

1.2.7 纤维素、半纤维素和木质素的测定

纤维素、半纤维素、木质素测定参考 van Soest *et al.* (1991)的方法, 并使用滤袋进行了相应的改良处理。每份样品 3 个重复, 单位 mg/g。

1.2.8 菌糠 pH 值测定

样品的 pH 值参考 GB/T6043—2009 (2009)方法。每份样品 3 个重复。测定前, 须使用市售 pH 缓冲剂校正 pH 计。测定时, 取适量样品置于通风、干燥和无酸碱气体环境下自然风干。称取风干后的样品 1 g, 置于 50 mL 圆底离心管中, 加入 10 mL 去除二氧化碳的蒸馏水, 搅拌 5 min, 放置 15 min 后再搅拌 5 min, 静置 20 min。使用 pH 计测定, 并做好记录。

1.2.9 菌糠全碳、全氮测定

C/N 被经常用作评价有机废弃物堆肥腐熟程度的指标, C/N 的下降可以反映有机物的腐殖化程度和分解过程。样品的全碳、全氮由元素分析仪测定, 单位 mg/g, 每份样品 3 个重复。测定前, 取适量样品于 65 °C烘干至恒重, 随后使用行星式球磨仪打碎磨细, 得到待测样品。取(30 $\pm$ 0.05) mg 待测样品, 用无灰锡纸包好, 暂存至料盒, 随后上样测样。上样前, 需设置 3–5 个空白、5 个植物标准品, 用于数据的校准。

1.2.10 菌糠降解残留物浸提液的种子发芽率测定

为验证发酵后香菇菌糠的肥效, 称取不同处理后的菌糠与去离子水按 1:80 (质量体积比)的比例, 振荡 30 min, 4 200 r/min 离心 10 min, 浸提液待用。挑选颗粒饱满、健康的小白菜种子待用。将一张大小合适的滤纸放入干净无菌的培养皿中, 每个培养皿中均匀、整齐放上 10 粒种子, 然后再盖上一张吸水纸, 吸取 5 mL 的浸提液于培养皿中, 以蒸馏水作对照, 每个处理 3 次重复, 在 25 °C的恒温培养箱中培养 3 d。发芽率计算公

式为: 发芽率 = $\frac{\text{发芽数}}{\text{总种子数}} \times 100\%$ 。

2 结果与分析

2.1 菌株筛选

2.1.1 菌糠失重率

真菌降解香菇菌糠周期较长,直至培养 42 d 后,各菌株间对香菇菌糠的降解表现出显著差异,其中一色齿毛菌(CU)对菌糠降解的失重率最高,达到 11.8%,其次为桦褶孔菌(LB),失重率达到 10.8%。细菌对香菇菌糠的降解速率相对较快,培养 18 d 后各菌株即表现出显著差异,无丙二酸柠檬酸杆菌(CA)和变栖克雷伯氏菌(KV)的失重率分别达到 8.1%和 7.45% (图 1)。

2.1.2 酶活测定

在降解香菇菌糠过程中 8 株真菌之间的酶活表现出很大差异,桦褶孔菌在降解前 21 d 其 β -葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶活力远高于其他菌株,21 d 时酶活力达到最高,分别为 6.78、6.6 个活力单位; β -木糖苷酶、内切木聚糖酶活力从降解周期开始即远高于其他菌株,且持续增长,在 42 d 时 β -木糖苷酶活力达到最高,为 7.57 个活力单位;内切木聚糖酶活力在第 21 天时达到最高,为 4.18 个活力单位。一色齿毛菌在降解至第 14 天时乙酰氨基葡萄糖苷酶活力达到最高,为 7.39 个活力单位,且后期保持高酶活水平;第 21 天内切葡聚糖酶活力高于其他菌株,并且持续增长趋势,在 28 d 时达到最高酶活,为 6.42 个活力单位,后期虽有所下降,但依然高于其他菌株(图 2)。

6 株细菌在降解香菇菌糠的过程中表现不一,变栖克雷伯氏菌在第 3 天时乙酰氨基葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、 β -葡萄糖苷酶的酶活均高于其他菌株,且持续增长;在第 9 天时乙酰氨基葡萄糖苷酶活力达到最高,为 1.91 个活力单位;纤维二糖水解酶、 β -葡萄糖苷酶活力在第 6 天时达到最高,分别为 1.72、1.81 个活力单位;3 种

酶活力虽在 12 d 时有所降低,但后期回升;无丙二酸柠檬酸杆菌分别在第 12 天和 15 天时乙酰氨基葡萄糖苷酶和 β -葡萄糖苷酶达到最高酶活,分别为 2.13、1.85 个活力单位;高山芽胞杆菌(BA)内切葡聚糖酶、内切木聚糖酶的酶活在整个降解周期中一直处高活力状态,分别在第 3、6 天达到最高酶活力为 10.16、8.21 个活力单位;其次是变栖克雷伯氏菌和无丙二酸柠檬酸杆菌(图 3)。

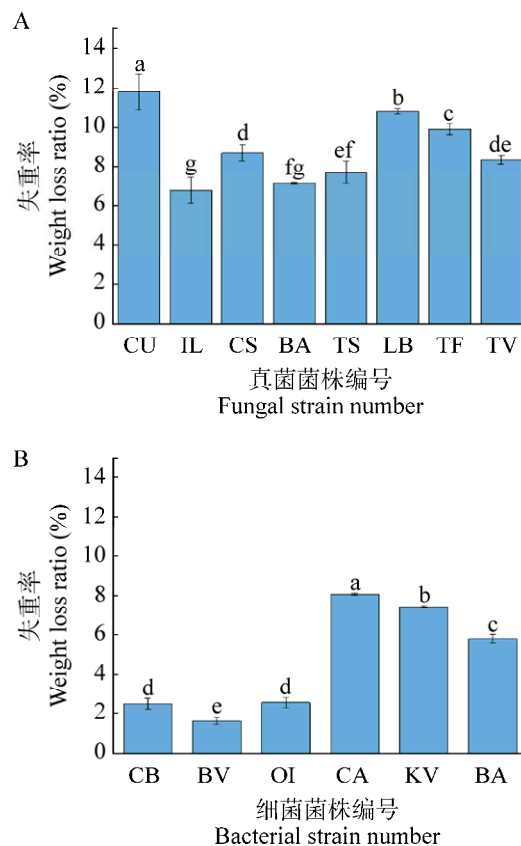


图 1 不同菌株香菇菌糠降解失重率 A: 8 株真菌降解香菇菌糠 42 d 的菌糠失重率. B: 6 株细菌降解香菇菌糠 18 d 的菌糠失重率. 不同小写字母表示差异显著, $P < 0.05$. 下同

Fig. 1 The weight loss ratio of spent *Lentinula edodes* substrate degraded by different strains. A: The weight loss ratio of spent *L. edodes* substrate degraded by 8 fungal strains in 42 days. B: The weight loss ratio of spent *L. edodes* substrate degraded by 6 bacterial strains in 18 days. Different lower case represents significant difference; $P < 0.05$. The same below.

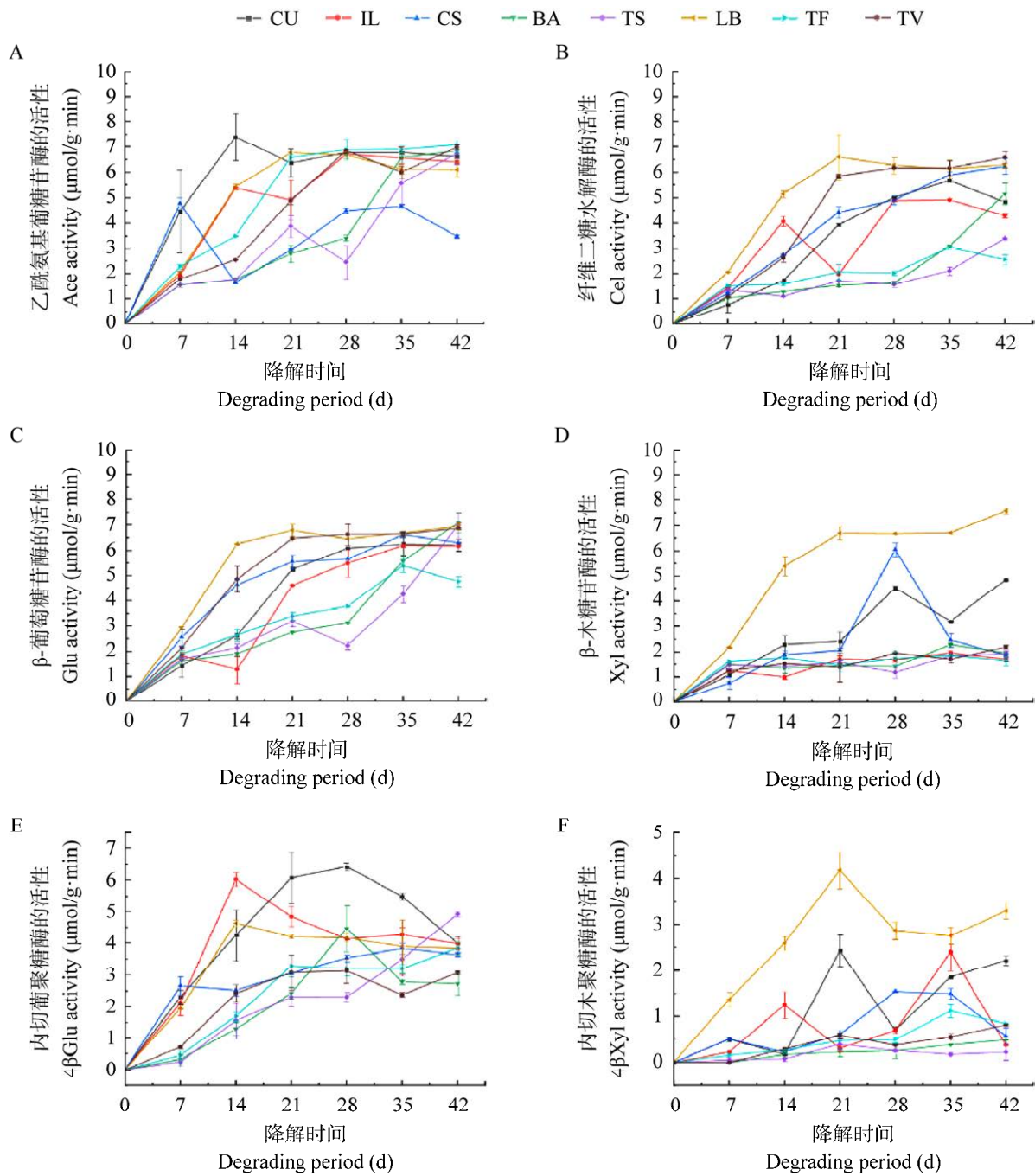


图2 八株真菌降解香菇菌糠过程中的酶活变化 A: 乙酰氨基葡萄糖苷酶. B: 纤维二糖水解酶. C: β-葡萄糖苷酶. D: β-木糖苷酶. E: 内切葡聚糖酶. F: 内切木聚糖酶
Fig. 2 Changes in enzyme activity during the degradation of spent *Lentinula edodes* substrate by 8 fungal strains. A: Ace. B: Cel. C: Glu. D: Xyl. E: 4βGlu. F: 4βXyl.

综合菌糠失重率及降解酶活的研究结果,筛选出4株降解效果较好的菌株,真菌为一色齿毛菌和桦褶孔菌,细菌为无丙二酸柠檬酸杆菌和变栖克雷伯氏菌。

2.2 优选菌株对香菇菌糠的降解
2.2.1 对纤维素、木质素和半纤维素的降解
香菇菌糠初始物料中纤维素含量为34.2%,半纤维素含量为7.6%,木质素含量为7.97%,

其他含量为 42.81%；一色齿毛菌、桦褶孔菌和无丙二酸柠檬酸杆菌对半纤维素的降解率均达到 50%以上，其中桦褶孔菌达到 73.64%。一色齿毛菌对纤维素降解率为 25.37%。木质素的降解中,桦褶孔菌和无丙二酸柠檬酸杆菌降解率分别达到 56.35%、42.94%；说明降解菌株的添加

可以对香菇菌糠中木质素和纤维素进行有效降解，细菌、真菌不同菌株之间的降解能力存在显著差异(图 4)。

2.2.2 菌糠 pH 值的变化

香菇菌糠呈酸性，其 pH 值在 4.3 左右，大多数白腐真菌适宜生长在 pH 值为 4-5 之间的微

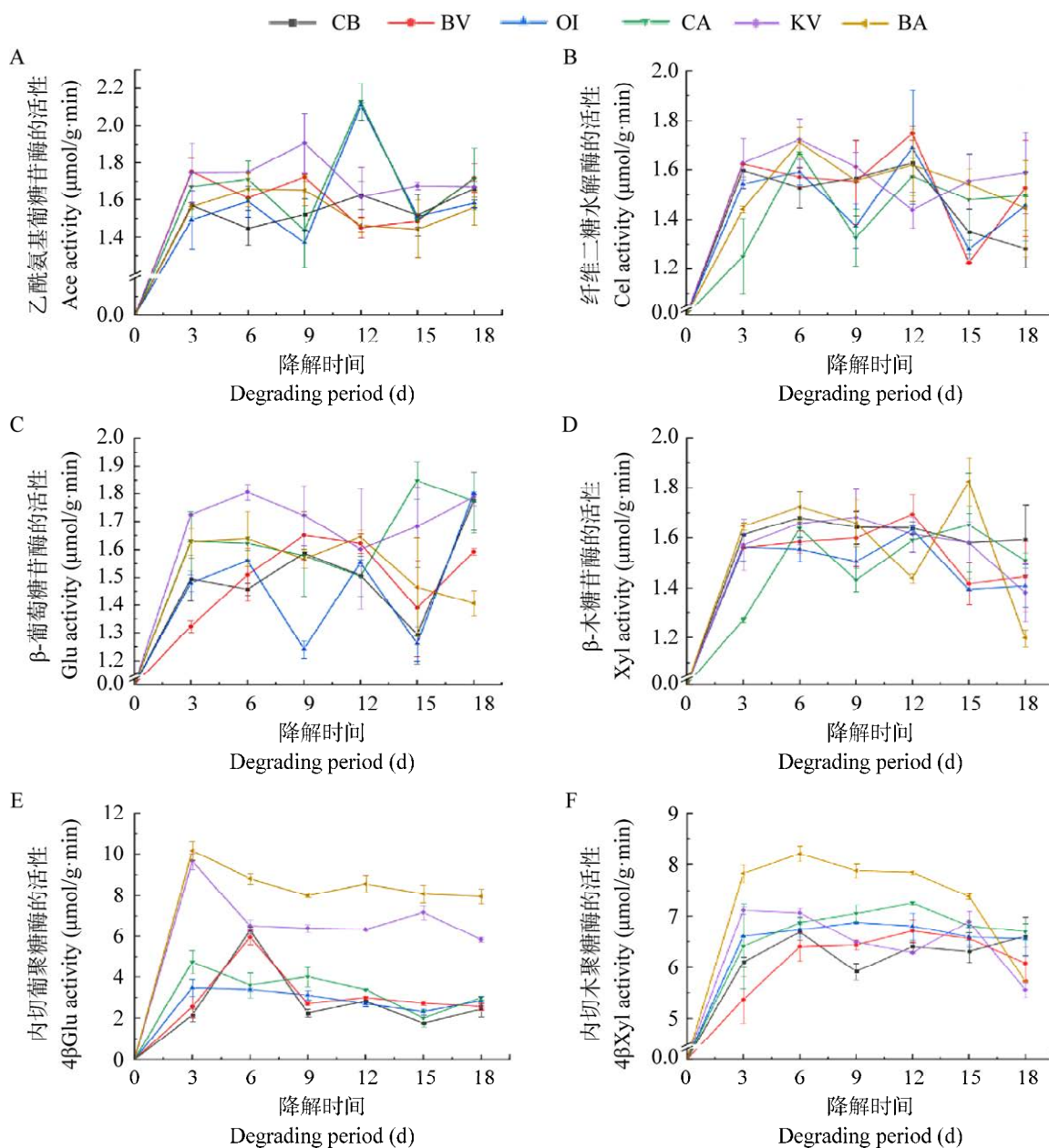


图 3 六株细菌降解香菇菌糠过程中的酶活变化 A: 乙酰氨基葡萄糖苷酶. B: 纤维二糖水解酶. C: β -葡萄糖苷酶. D: β -木糖苷酶. E: 内切葡聚糖酶. F: 内切木聚糖酶

Fig. 3 Changes in enzyme activity during the degradation of spent *Lentinula edodes* substrate by 6 bacterial strains. A: Ace. B: Cel. C: Glu. D: Xyl. E: 4 β Glu. F: 4 β Xyl.

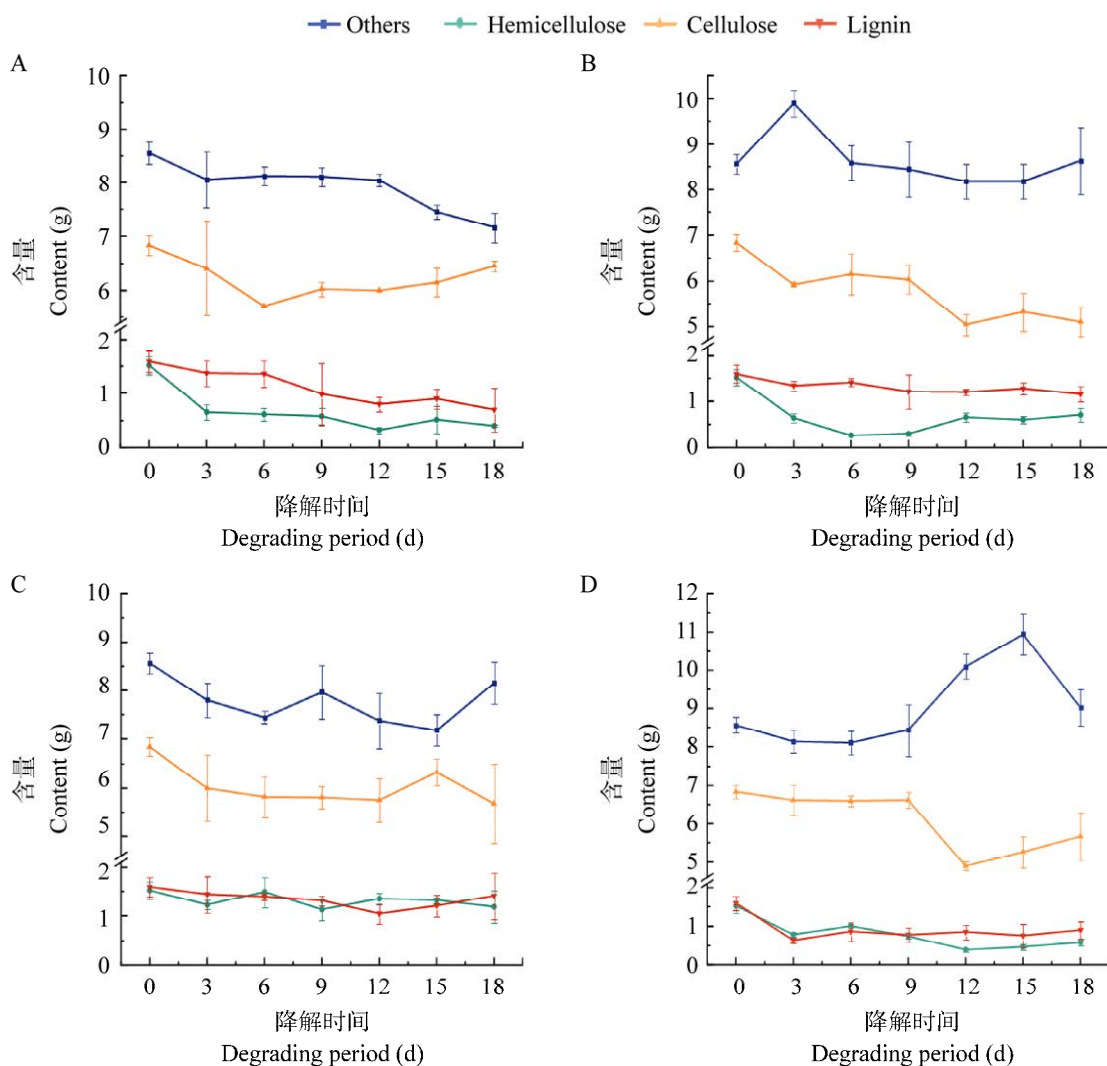


图4 香菇菌糠降解过程中纤维素、半纤维素、木质素及其他组分绝对含量变化 A: 桦褶孔菌降解香菇菌糠过程中其各组分含量变化. B: 一色齿毛菌降解香菇菌糠过程中其各组分含量变化. C: 变栖克雷伯氏菌降解香菇菌糠过程中其各组分含量变化. D: 无丙二酸柠檬酸杆菌降解香菇菌糠过程中其各组分含量变化

Fig. 4 Changes in absolute content of cellulose, hemicellulose, lignin and other components during the degradation of spent *Lentinula edodes* substrate. A: Changes in the content of each component during the degradation of spent *L. edodes* substrate by *Lenzites betulina*. B: Changes in the content of each component during the degradation of spent *L. edodes* substrate by *Cerrena unicolor*. C: Changes in the content of each component during the degradation of spent *L. edodes* substrate by *Klebsiella variicola*. D: Changes in the content of each component during the degradation of spent *L. edodes* substrate by *Citrobacter amalonaticus*.

酸性环境内,细菌在pH值为4–10之间可以生长。加入菌剂后,香菇菌糠pH值呈现出先大幅度升高,而后小幅度降低的变化过程。真菌在前14d、细菌在前6d上升最快,这是由于酸性化合物的分解以及蛋白质、氨基酸及缩氨酸的分解产生

氨,使得菌糠的pH值大幅度上升,随着时间的推移,易分解含氮物质会减少,氨的产生减少,而随着氨的挥发、有机酸的产生以及微生物的硝化作用,pH值又会有所下降,之后进入稳定期,表明小分子的代谢和腐殖化过程基本完成(图5)。

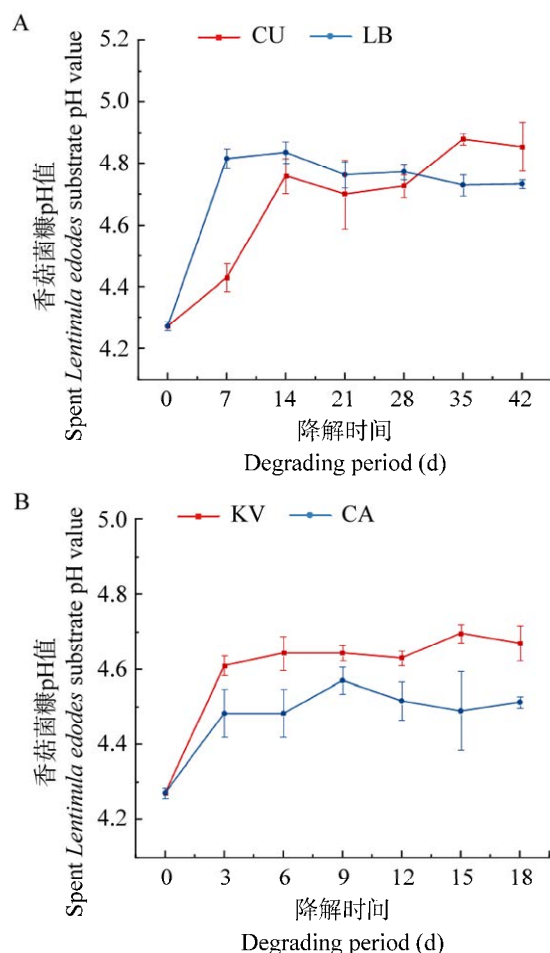


图5 香菇菌糠降解过程中 pH 值的变化

A: 一色齿毛菌和桦褶孔菌降解香菇菌糠过程中 pH 值的变化. B: 变栖克雷伯氏和无丙二酸柠檬酸杆菌降解香菇菌糠过程中 pH 值的变化

Fig. 5 Changes in pH value during degradation of spent *Lentinula edodes* substrate. A: Changes in pH value during degradation of spent *L. edodes* substrate by *Cerrena unicolor* and *Lenzites betulina*. B: Changes in pH value during degradation of spent *L. edodes* substrate by *Klebsiella variicola* and *Citrobacter amalonaticus*.

2.2.3 菌糠全碳、全氮的变化

降解结束后, 与未经菌剂处理的对照相比, 经不同菌剂处理的香菇菌糠 C/N 均有所降低, 且经真菌处理后的菌糠 C/N 均低于细菌处理后的菌糠, 其中, 桦褶孔菌下降了 10.74%, 一色齿毛菌下降了 12.03%; 而经无丙二酸柠檬酸杆菌和变栖克雷伯氏菌降解后的菌糠 C/N 较对照

组分别下降了 8.32%和 8.9%。不同菌剂降解后的菌糠中氮含量均高于对照组, 其中经变栖克雷伯氏菌降解后的菌糠氮含量最高, 为 1.58%, 较对照组增高了 0.2%; 碳含量测定中, 经桦褶孔菌降解后的菌糠碳含量较对照组降低了 2.22%, 经一色齿毛菌降解后的菌糠中碳含量较对照变化不明显, 而 2 株细菌降解后的菌糠中碳含量较对照组均相对有所升高(图 6)。

2.2.4 菌糠理化因子和酶活力的相关性分析

乙酰氨基葡萄糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、 β -木糖苷酶活力与菌糠失重率呈显著正相关, 酶活力越高菌糠失重率越大; 与半纤维素呈显著负相关, 与纤维素和木质素呈负相关但不显著, 这可能与三者的结构有关, 半纤维素是由几种不同类型的单糖构成的异质多聚体, 而纤维素是由葡萄糖组成的大分子多糖, 木质素是一类复杂的有机聚合物, 相较而言, 半纤维素更容易水解; 与 pH 值呈显著正相关, 随着酶活的升高降解能力增强, 有机物的分解使得 pH 值上升; 内切葡聚糖酶仅与 pH 值呈显著负相关, 可能是因为内切葡聚糖酶一般最适 pH 值为 4 呈酸性, 随着 pH 值的增加, 反而抑制了其酶活(图 7)。

全碳、C/N 与乙酰氨基葡萄糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶、 β -木糖苷酶呈显著负相关, 酶活力越高时, 碳元素的损失量越多; 与内切葡聚糖酶呈显著正相关性, 毛连山等(2002)也发现随着碳氮比的增大, 内切葡聚糖酶酶活力增加; 全氮含量与 β -木糖苷酶呈显著负相关(图 8)。

2.3 种子萌发实验

香菇菌糠降解残留物浸提液影响种子发芽率的研究结果显示, 对照组的发芽率为 53.33%, 4 组试验组的发芽率分别为 80%、76.67%、70%和 76.6%, 比对照组的发芽率提高了 26.67%、23.33%、16.67%和 23.3%。说明香菇菌糠分别经过不同菌株降解后, 其降解残留物浸提液对小白菜发芽率有显著促进作用(图 9)。

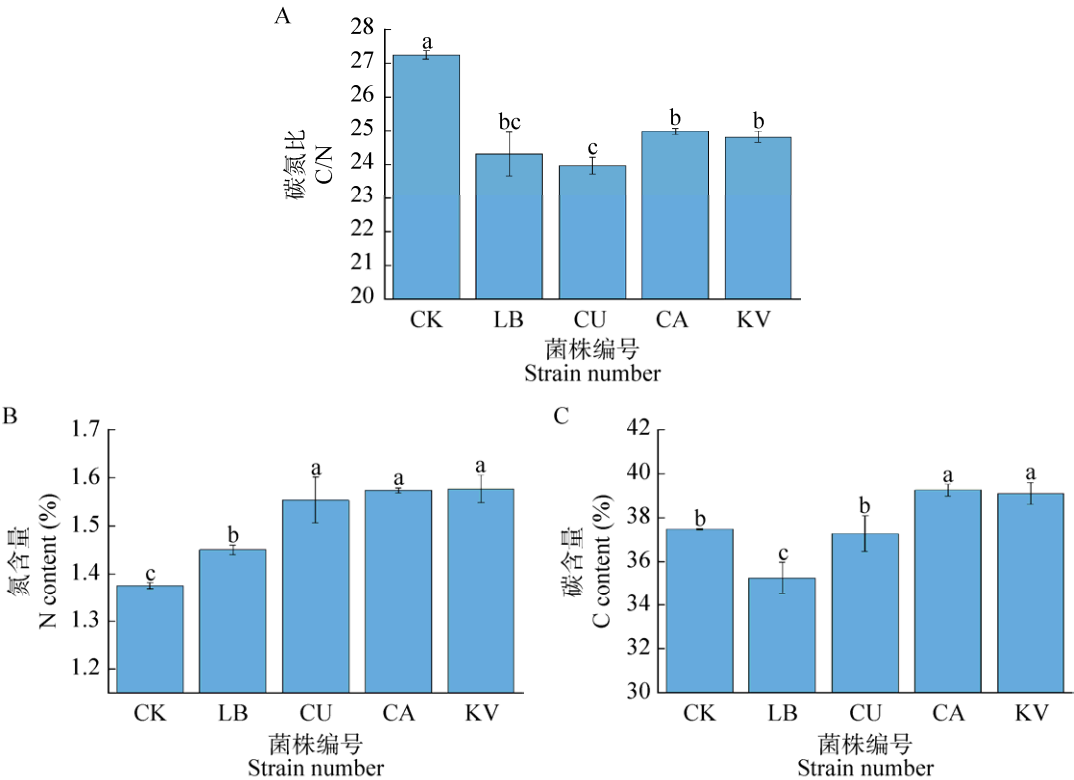


图 6 香菇菌糠全氮、全碳含量测定结果 A: 经优选菌株降解后的菌糠碳氮比. B: 经优选菌株降解后的菌糠氮含量. C: 经优选菌株降解后的菌糠碳含量

Fig. 6 Determination results of total C and total N content of spent *Lentinula edodes* substrate. A: The C/N of bran after degradation of the preferred strains. B: The N content of bran after degradation of the preferred strains. C: The C content of bran after degradation of the preferred strains.

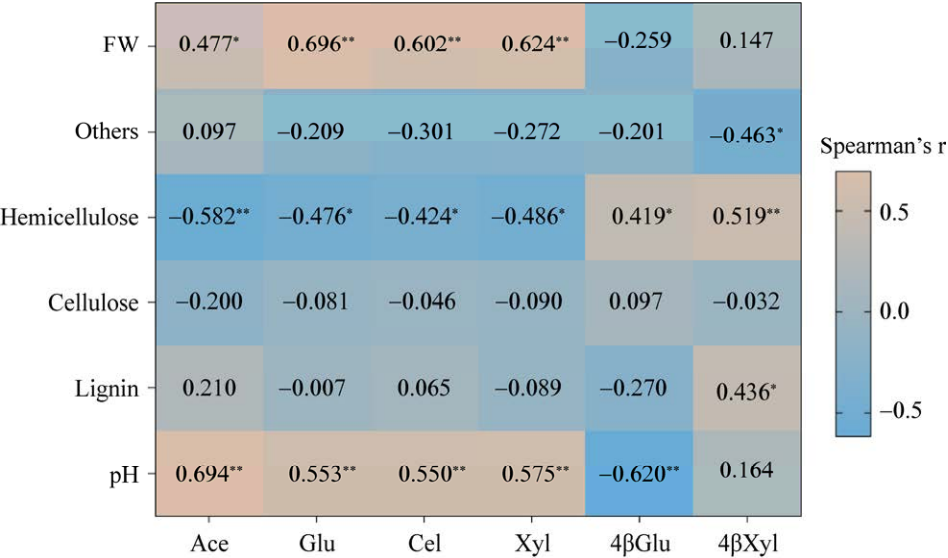


图 7 香菇菌糠理化因子与酶活力的相关性分析 * $P<0.05$; ** $P<0.01$. 下同

Fig. 7 Correlation analysis of physicochemical factors and enzyme activity of spent *Lentinula edodes* substrate. * $P<0.05$; ** $P<0.01$. The same below.

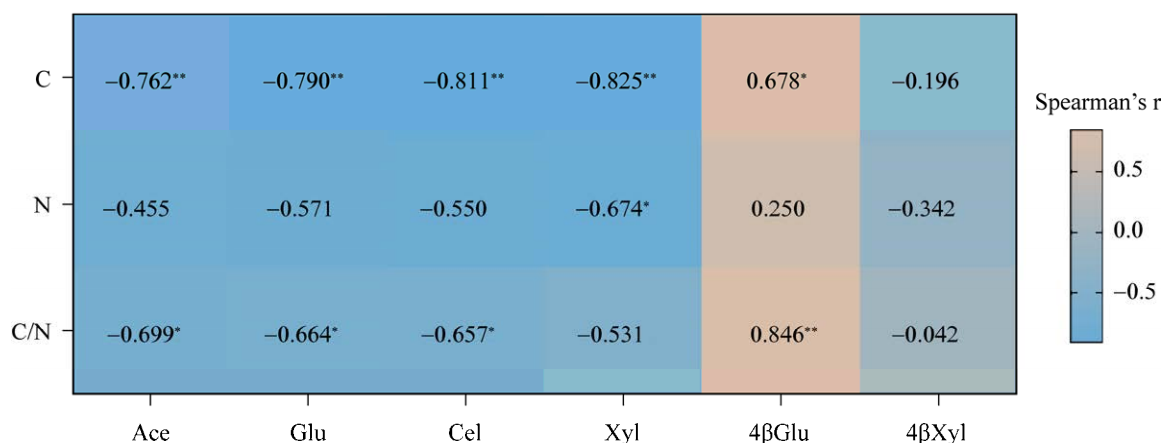


图 8 香菇菌糠全碳、全氮与酶活力的相关性分析

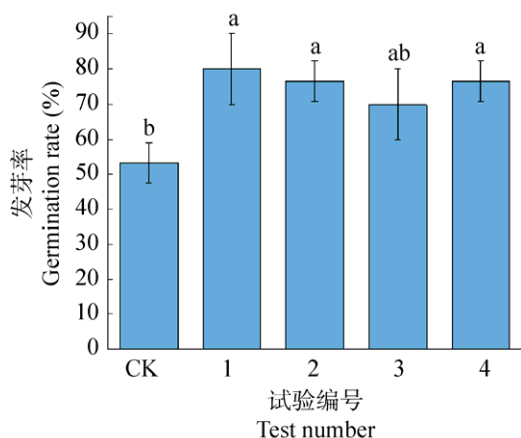
Fig. 8 Correlation analysis of total C, total N and enzyme activities of spent *Lentinula edodes* substrate.

图 9 不同香菇菌糠降解残留物浸提液对小白菜种子发芽率的影响 CK: 蒸馏水; 1: 经一色齿毛菌降解后的香菇菌糠残留物浸提液; 2: 经桦褶孔菌降解后的香菇菌糠残留物浸提液; 3: 经变栖克雷伯氏菌降解后的香菇菌糠残留物浸提液; 4: 经无丙二酸柠檬酸杆菌降解后的香菇菌糠残留物浸提液

Fig. 9 Effect of residue leachate from different spent *Lentinula edodes* substrate on seed germination rate of Chinese cabbage. CK: Distilled water; 1: Leachate of spent *L. edodes* substrate residue after degradation by *Cerrena unicolor*; 2: Leachate of spent *L. edodes* substrate residue after degradation by *Lenzites betulina*; 3: Leachate of spent *L. edodes* substrate residue after degradation by *Klebsiella variicola*; 4: Leachate of spent *L. edodes* substrate residue after degradation by *Citrobacter amalonaticus*.

3 讨论

香菇菌糠若不能及时进行无害化处理,会不断积累和腐烂,导致环境污染并且增加了食用菌栽培过程中微生物污染风险(Sun *et al.* 2021)。目前关于香菇菌糠降解与利用的研究较少,陶冶东等(2021)在香菇菌糠中筛选出一株高效纤维素降解菌为里氏木霉,优化产酶条件后对香菇菌糠的降解率为 31.14%。马冰清等(2021)采用高温高压-复合酶法,研究了不同单酶种类及不同复合酶配比对香菇菌糠降解效果的影响,提高了香菇菌糠总糖提取率,为香菇菌糠的高效利用及活性糖的制备提供新思路。大量研究表明,接种外源微生物,如细菌和真菌,可以分泌纤维素酶,加速堆肥过程中纤维素的生物降解。本研究通过对 8 株真菌和 6 株细菌菌株的筛选,确定了香菇菌糠降解能力较高的 2 株真菌分别为桦褶孔菌和一色齿毛菌,2 株细菌分别为无丙二酸柠檬酸杆菌和变栖克雷伯氏菌。

桦褶孔菌和一色齿毛菌是北方常见的 2 种木材腐朽真菌(武英达等 2021, 2022),具有多用途的高效降解菌。谷月和袁海生(2015)对百菌清降解菌筛选,发现一色齿毛菌、硬毛粗盖孔菌和褶孔菌等菌株具有较强的降解能力,在杀菌剂生物降解领域有潜在的应用前景;尚洁等(2021)发

现一色齿毛菌可以高产漆酶,漆酶可以通过生物转化将木质纤维素基质转化为可消化饲料,从而提高动物饲料的价值。司静等(2011a)筛选出一株漆酶高产菌株,为东方栓孔菌。白腐真菌是唯一能够利用自身氧化酶系统将木质纤维素转化为二氧化碳的一类真菌(司静等 2011b; 吴怡等 2019)。本研究结果显示这 2 种白腐真菌对菌糠也具有良好的降解效果,且其降解残留物对促进种子萌发效果显著,表现出更为广泛的应用价值。

氮素是植物生长必不可少的元素,本试验筛选得到的 2 株细菌无丙二酸柠檬酸杆菌和变栖克雷伯氏菌均为内生固氮菌(王玉虎等 2022);史国英等(2019)筛选到 1 株内生固氮菌株,其固氮促生效果明显,有望研发成为优良固氮微生物肥料生产菌种。内生固氮菌不仅能够在植物体内产生氮素以供植物利用,而且在自然界氮素循环过程中发挥积极作用,对农业可持续发展具有重要意义。

本研究中桦褶孔菌、一色齿毛菌和无丙二酸柠檬酸杆菌对香菇菌糠中半纤维素的降解率均达到 50%以上;桦褶孔菌对木质素的降解率达到 56.35%,表现出良好的降解能力。周淑霞(2013)发现娄彻氏链霉菌对麦秸的纤维素、半纤维素降解率分别为 36.09%和 28.46%;郭豪等(2013)筛选出一组高效降解油菜秸秆的复合菌剂,其纤维素、半纤维素降解率分别为 33.10%和 23.70%;张立霞等(2013)筛选出组合 PC+黑曲霉+青霉+木霉发酵玉米秸秆,其纤维素、半纤维素及木质素的降解率分别为 29.60%、12.02%及 29.10%。本研究筛选出的 4 株纤维素降解菌对半纤维素、木质素的降解率均高于以上研究。

C/N<20 是有机物堆肥腐熟的标志,但是 C/N 很大程度取决于堆肥原料的性质,如果原料中含有大量难降解的木质素,易降解物质比较少,最终的 C/N 就会很高,故简单地用最终的

C/N 比来评价腐熟程度不能适用于每一种有机物(李维 2016)。本试验中虽然最终样品 C/N>20,但是可以认为处理组能够达到可接受的成熟度,这也反映了接种菌株可以加快堆肥的成熟程度。不同菌剂降解后的菌糠氮含量均高于对照组,这表明,加入菌剂后在一定程度上缓解了氮元素的损失量,增加了菌糠肥力(诸葛诚祥 2017);而 2 株细菌降解后菌糠碳含量高于对照组,这可能由于 2 株细菌为固氮菌,其氮含量增加显著,而碳氮比的降低使得碳含量所占比重增加。

经过菌株降解的香菇菌糠基质对小白菜种子萌发有促进作用。彭涛(2017)探究菌糠降解后的肥效,以绿豆作为发芽试验对象,结果表明实验组比对照组的发芽率提高了 20%、18%和 19.33%,发现降解后的菌糠对绿豆发芽率有显著的促进作用;这与本试验研究结果一致。

木质纤维素的降解是需要多种微生物共同协作完成的(Das *et al.* 2010; Selvam *et al.* 2017)。孟建宇等(2021)通过对纤维素降解菌株筛选并对酶活较高的菌株进行产酶条件优化,提高了菌株的产酶能力;通过响应面法优化纤维素分解菌的混菌发酵条件,能够显著降低杏鲍菇菌糠纤维素含量(李佳腾等 2019);刘茂柯等(2018)在酒醅中分离得到 3 株纤维素降解能力较强的细菌,由其构建的复合菌系在液态发酵条件下对水稻秸秆和小麦秸秆均具有显著的降解作用。因此复合菌剂的制备也是提高纤维素降解速率的一种很好的途径,后续将通过对筛选出的 4 株降解菌进行复配研究,进一步提高菌糠的降解效率。

[REFERENCES]

- A'Bear AD, Jones TH, Kandler E, 2014. Interactive effects of temperature and soil moisture on fungal-mediated wood decomposition and extracellular enzyme activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 70: 151-158
- Arnstadt T, Hoppe B, Kahl T, 2016. Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*,

- 382: 129-142
- Cao YJ, Ma HF, Cui BK, Si J, Dai YC, 2021. Lignocellulolytic enzyme activities of three white rot fungi under different solid-state fermentation media. *Mycosystema*, 40(5): 1123-1139 (in Chinese)
- Chen L, Wu XF, Li Z, Qi H, Liu ZG, Deng M, Wang KQ, 2021. Effects of microbial agents on the composting with *Pleurotus ostreatus* substrate. *Hunan Agricultural Sciences*, 9: 42-44, 48 (in Chinese)
- Das A, Bhattacharya S, Murali L, 2010. Production of cellulase from a thermophilic *Bacillus* sp. isolated from cow dung. *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences*, 8(6): 685-691
- General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of China, 2009. Wood pH determination method GB/T 6043—2009. Standards Press of China, Beijing. (in Chinese)
- Gu Y, Yuan HS, 2015. Degradation of chlorothalonil by *Cerrena unicolor*. *Mycosystema*, 34(3): 473-481 (in Chinese)
- Guo H, Qi JC, Shi NN, Ji ZX, Qi GF, Chen SW, 2013. Screening of rape straw-degradation microorganisms and the degrading features. *Hubei Agricultural Sciences*, 52(10): 2264-2267 (in Chinese)
- Guo LL, Jiang ZY, Tao SY, Yu M, Zhu XL, Chen LY, 2022. Screening and degradation effect of high temperature resistant lignin degradable bacteria. *Journal of Microbiology*, 42(4): 64-69 (in Chinese)
- Han ML, An Q, Wu XJ, Zheng F, Si J, 2017. Effects of different lignocellulose as inducers on laccase activities of *Pleurotus ostreatus* in submerged fermentation. *Mycosystema*, 36(3): 349-357 (in Chinese)
- Li JT, Yang FT, Wang SK, Zhang EP, 2019. Screening of cellulose-degradation strains and condition optimization of mixed strains fermentation of *Pleurotus eryngii* spent mushroom substrate. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 31(10): 4802-4816 (in Chinese)
- Li W, 2016. The spent mushroom substrate decomposition and the application of compost to soil reformation. Master Thesis, Beijing Institute of Technology, Beijing. 1-60 (in Chinese)
- Liu MK, Tang YM, Xiong H, Liu Y, Jiang P, Ren DQ, Tian XH, Yao WC, 2018. Characterization of the diversity and activity of cellulose-degrading bacteria in Zaopei used for Chinese Baijiu production. *Food and Fermentation Industries*, 44(4): 35-41 (in Chinese)
- Liu XM, 2015. Screening of cellulose-degradation bacteria for *Pleurotus eryngii* spent substrate, construction and application of composite microbial system. Master Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. 1-50 (in Chinese)
- Lou ZM, Wang ZX, Zhou XX, Fu RQ, Liu Y, Xu XH, 2016. Compositional variation of spent mushroom substrate during cyclic utilization and its environmental impact. *Environmental Science*, 37(1): 397-402 (in Chinese)
- Ma BQ, Zhang Z, Wu D, Fan LQ, Zhang CY, Zhou F, Yang Y, Zhao LM, 2021. Extraction optimization of high temperature and pressure complex enzyme degradation of spent *Lentinula edodes* cultivation substrate and biological activities of the extract. *Acta Edulis Fungi*, 28(4): 27-38 (in Chinese)
- Ma HF, Cui BK, Yuan Y, Chen YY, Dai YC, Si J, 2018. Optimization of liquid medium composition for the production of cellulase from brown rot fungus *Antrodia bambusicola* by response surface methodology. *Biotechnology Bulletin*, 34(4): 91-101 (in Chinese)
- Mao LS, Song XY, Yong Q, Yao CC, Yu SY, 2002. Effects of the ratio of carbon to nitrogen on xylanase synthesis by *Trichoderma reesei* Ruc C-30. *Chemistry and Industry of Forest Products*, 3: 41-44 (in Chinese)
- Meng JY, Chen WLJM, Guo HQ, Feng FY, Chen YP, 2021. Isolation and degradation characteristics of cellulose degradation bacteria at room and low temperature. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 29(1): 73-84 (in Chinese)
- Peng T, 2017. Isolation and identification of bran rotting bacteria and dynamic study of its decay process. Master Thesis, Jiangxi University of Science and Technology, Ganzhou. 1-60 (in Chinese)
- Selvam K, Senbagam D, Selvankumar T, Sudhakar C, Kamala-Kannan S, Senthilkumar B, Govarthanan M, 2017. Cellulase enzyme: homology modeling, binding site identification and molecular docking. *Journal of Molecular Structure*, 1150: 61-67
- Shang J, Wang J, Fan M, 2021. Screening of white rot fungi producing laccase on wheat straw and optimization of conditions for enzyme production. *Feed Research*, 44(19): 75-79 (in Chinese)
- Shi GY, Zeng Q, Nong ZM, Ye XL, Cen ZL, Li YR, Hu CJ, 2019. Identification of an endophytic nitrogen-fixing bacterium NN08200 from sugarcane and its growth promotion of sugarcane. *Microbiology China*, 46(6): 1336-1345 (in Chinese)
- Si J, Cui BK, 2012. Studies on activities of extracellular enzymes in liquid culture of *Trametes pubescens*. *Genomics and Applied Biology*, 31(1): 70-77 (in Chinese)
- Si J, Cui BK, Dai YC, 2011a. Primary screening of effective *Trametes* strains with high laccase-productivity and optimization of conditions on laccase production.

- Microbiology China, 38(3): 405-416 (in Chinese)
- Si J, Li W, Cui BK, Dai YC, 2011b. Advances of research on characteristic, molecular biology and applications of laccase from fungi. *Biotechnology Bulletin*, 2: 48-55 (in Chinese)
- Sun CY, Wei YB, Kou JN, Han ZZ, Shi QH, Liu LY, Sun ZT, 2021. Improve spent mushroom substrate decomposition, bacterial community and mature compost quality by adding cellulase during composting. *Journal of Cleaner Production*, 299: 126928
- Tai LM, Dong J, Zhang L, Sun DF, 2020. Analysis on the development status of *Lentinus edodes* industry and standardization in China. *Edible Fungi of China*, 39(5): 8-16 (in Chinese)
- Tao ZD, He YH, Deng ZH, Sun LL, Wu ZS, 2021. Screening of high-efficiency cellulose-degrading microorganism from spent *Lentinula edodes* substrate and optimization of its enzyme production. *Biotechnology Bulletin*, 37(11): 158-165 (in Chinese)
- van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA, 1991. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science*, 74: 3583-3597
- Wang JN, Shi YY, Zheng LY, Wang Z, Cai Z, Liu J, 2015. Isolation and identification of petroleum degrading bacteria and interspecific interactions among four *Bacillus* strains. *Environmental Science*, 36(6): 2245-2251 (in Chinese)
- Wang YH, Zhao MM, Zheng HL, 2022. Research progress on plant endophytic nitrogen-fixing bacteria and their nitrogen fixation mechanism. *Current Biotechnology*, 12(1): 17-26 (in Chinese)
- Wu XQ, Wang KH, Zhu GQ, Wang WP, Su QL, 2002. Study on bio-degradation law of shiitake sawdust-saving culture substrate. *Edible Fungi of China*, 4: 13-16 (in Chinese)
- Wu Y, Ma HF, Cao YJ, Si J, Cui BK, 2019. Advances on properties, production, purification and immobilization of fungal laccase. *Biotechnology Bulletin*, 35(9): 1-10 (in Chinese)
- Wu YD, Man XW, Yuan Y, Dai YC, 2022. Species diversity, distribution and composition of polypores occurring in botanical gardens in China. *Biodiversity Science*, 30: 22213 (in Chinese)
- Wu YD, Mao WL, Yuan Y, 2021. Comparison of polypore florae and diversity from temperate to subtropical forest zones in China. *Biodiversity Science*, 29(10): 1369-1376 (in Chinese)
- Xing L, Wang JW, Sha JN, 2019. Screening and identification of a cellulose degrading fungus. *Feed Research*, 42(9): 83-86 (in Chinese)
- Zhang LX, Dong SQ, 2018. Study on the treatment method of corn stalk cellulose degradation. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 24: 14-15, 20 (in Chinese)
- Zhang LX, Li YL, Tu Y, Zhang NF, Liu C, Diao QY, 2013. Screening of cellulose degrading microbes and the effects of different combinations on straw degradation. *Siliao Gongye*, 34(22): 29-36 (in Chinese)
- Zhou SX, 2013. Preliminary application of a rotten fungus-containing agent in wheat straw field. Master Thesis, Nanjing Normal University, Nanjing. 1-86 (in Chinese)
- Zhu XQ, Sun T, Zhang QC, Pei DL, Zhang QF, Wang JC, 2021. Reutilization progress of spent mushroom substrates in agriculture. *Northern Horticulture*, 2021(16): 170-175 (in Chinese)
- Zhuge CX, 2017. Research on high efficiency degrading microbial inoculum of spent mushroom substrate and its application in composting. Master Thesis, Zhejiang University, Hangzhou. 1-104 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 曹永佳, 马鸿飞, 崔宝凯, 司静, 戴玉成, 2021. 不同固体发酵培养基下三种白腐真菌分泌的木质纤维素酶活性. *菌物学报*, 40(5): 1123-1139
- 陈亮, 武小芬, 李再, 齐慧, 刘志国, 邓明, 王克勤, 2021. 不同微生物菌剂对平菇菌糠堆肥效果的影响. *湖南农业科学*, 9: 42-44, 48
- 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会, 2009. 木材 pH 值测定方法 GB/T 6043—2009. 北京: 中国标准出版社
- 谷月, 袁海生, 2015. 一色齿毛菌对百菌清的生物降解研究. *菌物学报*, 34(3): 473-481
- 郭豪, 祁金城, 石娜娜, 冀志霞, 祁高富, 陈守文, 2013. 油菜秸秆纤维素降解菌的筛选及复合菌剂的降解特性. *湖北农业科学*, 52(10): 2264-2267
- 郭玲玲, 江志阳, 陶姝宇, 于森, 朱晓琳, 陈丽媛, 2022. 耐高温木质素降解菌筛选及降解效果研究. *微生物学杂志*, 42(4): 64-69
- 韩美玲, 安琪, 吴雪君, 郑飞, 司静, 2017. 不同木质纤维素诱导对糙皮侧耳液体发酵产漆酶活性的影响. *菌物学报*, 36(3): 349-357
- 李佳腾, 杨凡提, 王世康, 张恩平, 2019. 纤维素分解菌的筛选及杏鲍菇菌糠混菌发酵条件的优化. *动物营养学报*, 31(10): 4802-4816
- 李维, 2016. 食用菌菌糠的腐熟及腐熟物在土壤改良中的应用. 北京理工大学硕士论文, 北京. 1-60
- 刘茂柯, 唐玉明, 熊洪, 刘颖, 蒋鹏, 任道群, 田新惠, 姚万春, 2018. 白酒酒醅纤维素降解菌的多样性分析及其分离筛选. *食品与发酵工业*, 44(4): 35-41
- 刘晓梅, 2015. 杏鲍菇菌渣纤维素降解菌的筛选、复合菌

- 剂构建及应用. 中国农业科学院硕士论文, 北京. 1-50
- 楼子墨, 王卓行, 周晓馨, 傅瑞琪, 刘榆, 徐新华, 2016. 废弃菌糠资源化过程中的成分变化规律及其环境影响. 环境科学, 37(1): 397-402
- 马冰清, 张忠, 吴迪, 范立强, 张春月, 周峰, 杨焱, 赵黎明, 2021. 香菇菌糠高温高压-复合酶降解工艺优化及提取物的生物活性. 食用菌学报, 28(4): 27-38
- 马鸿飞, 崔宝凯, 员瑗, 陈圆圆, 戴玉成, 司静, 2018. 响应面法优化褐腐真菌竹生薄孔菌产纤维素酶的液体培养基. 生物技术通报, 34(4): 91-101
- 毛连山, 宋向阳, 勇强, 姚春才, 余世袁, 2002. 碳氮比对里氏木霉合成木聚糖酶的影响. 林产化学与工业, 3: 41-44
- 孟建宇, 陈勿力吉玛, 郭慧琴, 冯福应, 陈玉萍, 2021. 常温和低温纤维素降解菌的分离及其降解特性. 农业生物技术学报, 29(1): 73-84
- 彭涛, 2017. 菌糠腐熟菌分离鉴定及其腐熟过程的动态研究. 江西理工大学硕士论文, 赣州. 1-60
- 尚洁, 王静, 樊明, 2021. 白腐真菌利用小麦秸秆产漆酶的筛选及产酶条件的优化. 饲料研究, 44(19): 75-79
- 史国英, 曾泉, 农泽梅, 叶雪莲, 岑贞陆, 李杨瑞, 胡春锦, 2019. 一株高效甘蔗内生固氮菌 NN08200 的鉴定及其对甘蔗的促生长作用. 微生物学通报, 46(6): 1336-1345
- 司静, 崔宝凯, 2012. 绒毛栓孔菌液体培养过程中胞外酶活性的研究. 基因组学与应用生物学, 31(1): 70-77
- 司静, 崔宝凯, 戴玉成, 2011a. 栓孔菌属漆酶高产菌株的初步筛选及其产酶条件的优化. 微生物学通报, 38(3): 405-416
- 司静, 李伟, 崔宝凯, 戴玉成, 2011b. 真菌漆酶性质、分子生物学及其应用研究进展. 生物技术通报, 2: 48-55
- 邵丽梅, 董娇, 张琳, 孙达锋, 2020. 中国香菇产业与标准化发展现状分析. 中国食用菌, 39(5): 8-16
- 陶冶东, 何艳慧, 邓子禾, 孙琳琳, 武占省, 2021. 香菇菌渣高效纤维素降解菌的筛选及产酶优化. 生物技术通报, 37(11): 158-165
- 王佳楠, 石妍云, 郑力燕, 王喆, 蔡章, 刘杰, 2015. 石油降解菌的分离鉴定及 4 株芽胞杆菌种间效应. 环境科学, 36(6): 2245-2251
- 王玉虎, 赵明敏, 郑红丽, 2022. 植物内生固氮菌及其固氮机理研究进展. 生物技术进展, 12(1): 17-26
- 吴学谦, 汪奎宏, 朱光权, 王伟平, 苏庆亮, 2002. 香菇节木栽培基质生物降解规律的研究. 中国食用菌, 4: 13-16
- 吴怡, 马鸿飞, 曹永佳, 司静, 崔宝凯, 2019. 真菌漆酶的性质、生产、纯化及固定化研究进展. 生物技术通报, 35(9): 1-10
- 武英达, 满孝武, 员瑗, 戴玉成, 2022. 中国各省植物园中多孔菌种类、分布和组成. 生物多样性, 30: 22213
- 武英达, 茆卫琳, 员瑗, 2021. 我国寒温带至亚热带森林多孔菌区系和多样性比较. 生物多样性, 29(10): 1369-1376
- 邢力, 王经纬, 沙俊男, 2019. 一株纤维素降解真菌的筛选与鉴定. 饲料研究, 42(9): 83-86
- 张立霞, 李艳玲, 屠焰, 张乃锋, 刘策, 刁其玉, 2013. 纤维素分解菌的筛选及其不同组合对秸秆降解的效果. 饲料工业, 34(22): 29-36
- 张玲秀, 董社琴, 2018. 玉米秸秆纤维素降解处理方法研究. 安徽农学通报, 24: 14-15, 20
- 周淑霞, 2013. 一种含链霉菌的腐熟菌剂在麦秸还田中的初步应用研究. 南京师范大学硕士论文, 南京. 1-86
- 朱晓琴, 孙涛, 张庆琛, 裴冬丽, 张钦富, 王家才, 2021. 食用菌菌糠在农业种植中的再利用现状. 北方园艺, 2021(16): 170-175
- 诸葛诚祥, 2017. 菌糠高效降解菌剂的研发及其在堆肥中的应用. 浙江大学硕士论文, 杭州. 1-104