

doi:10.3969/j.issn.1673-5854.2021.03.010

综述评论——生物质材料

微生物降解木质素的研究进展

杨静^{1,2,3}, 蒋剑春^{1,2*}, 张宁^{1,2}, 徐浩^{1,2}, 解静聪^{1,2,3}, 赵剑^{1,2}

(1. 中国林业科学研究院 林产化学工业研究所; 生物质化学利用国家工程实验室; 国家林业和草原局林产化学工程重点实验室; 江苏省生物质能源与材料重点实验室, 江苏南京 210042; 2. 南京林业大学 江苏省林业资源高效加工利用协同创新中心, 江苏南京 210037; 3. 淮阴工学院 江苏省生物质转化与过程集成工程实验室, 江苏淮安 223003)

摘要: 木质纤维是地球上最丰富的可再生生物质资源, 其三大成分之一的纤维素是生产生物基材料、生物燃料及生物基化学品的重要原料, 但是木质素复杂的化学结构阻碍了木质纤维的应用。常规木质素的物理、化学及物理-化学等降解方法常需要高温、高压条件, 并且易产生抑制物、造成高能耗和环境污染等问题。微生物介导的生物催化过程通常在温和条件下进行, 可以降低能源投入, 为木质素的利用提供了更具体、更有效的选择。传统生物降解以白腐菌等真菌为代表, 存在预处理周期长、对环境适应性差等问题, 而细菌繁殖迅速、环境适应能力强、易于基因操作, 成为未来木质素降解菌株的潜在候选者。本文在介绍木质素化学结构的基础上, 综述了近年来微生物降解木质素的研究进展, 着重分析了降解木质素的微生物(真菌和细菌)、木质素降解酶(过氧化物酶和漆酶)和降解机制, 以及微生物降解木质素在脂类、生物塑料、香兰素、废水处理中的应用, 并对微生物降解木质素的未来发展进行了展望。

关键词: 木质素; 降解; 微生物; 木质素降解酶

中图分类号: TQ35

文献标志码: A

文章编号: 1673-5854(2021)03-0062-09

引文格式: 杨静, 蒋剑春, 张宁, 等. 微生物降解木质素的研究进展[J]. 生物质化学工程, 2021, 55(3): 62-70.

Research Progress on Lignin Degradation by Microorganism

YANG Jing^{1,2,3}, JIANG Jianchun^{1,2}, ZHANG Ning^{1,2}, XU Hao^{1,2}, XIE Jingcong^{1,2,3}, ZHAO Jian^{1,2}

(1. Institute of Chemical Industry of Forest Products, CAF; National Engineering Lab. for Biomass Chemical Utilization; Key Lab. of Chemical Engineering of Forest Products, National Forestry and Grassland Administration; Key Lab. of Biomass Energy and Material, Jiangsu Province; Nanjing 210042, China; 2. Jiangsu Co-Innovation Center of Efficient Processing and Utilization of Forest Resources, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 3. Jiangsu Provincial Engineering Laboratory for Biomass Conversion and Process Integration, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an 223003, China)

Abstract: Lignocellulose is the most abundant renewable biomass resource on the earth and cellulose is one of the three components of lignocellulose and is important raw material for the production of bio-based materials, fuels and chemicals. However, the complex chemical structure of lignin limits the application of lignocellulose. Conventional physical, chemical and physical-chemical lignin degradation methods often require high temperature and high pressure conditions, resulting in high energy consumption, inhibitors and environmental pollution. The biocatalysis process mediated by microorganisms is usually carried out under mild conditions, which can reduce energy input and provide a more specific and effective choice for the utilization of lignin. The degradation of lignin by fungi, represented by white-rot fungi, presents the problems of long pretreatment cycle and poor adaptability to the environment. Bacterium becomes the future potential of lignin degradation, owing to its rapid proliferation, profound environmental adaptability and easy genetic manipulation. This review introduced the progress of microbial degradation of lignin on the base of chemical structure, and mainly analyzed the microorganisms (fungi and bacteria),

收稿日期: 2020-05-19

基金项目: 江苏省生物质能源与材料重点实验室基本科研业务费项目(JSBEM-S-202011); 江苏省生物质转化与过程集成工程实验室开放课题(JPELBCPI2019001)

作者简介: 杨静(1985—), 女, 河北保定人, 博士生, 主要从事生物质能源生物转化方面的研究; E-mail: yj3219@163.com

* 通讯作者: 蒋剑春, 中国工程院院士, 研究员, 博士生导师, 研究领域: 林产化学加工和生物质能源; E-mail: bio-energy@163.com。

degrading enzymes (peroxidase and laccase) as well as the degradation mechanism. Besides, the applications of microbial degraded lignin in lipids, bioplastics, vanillin and wastewater treatment were summarized and the future development was suggested.

Key word: lignin; degradation; microorganism; lignin-degrading enzymes

木质纤维原料是地球上最丰富、最廉价易得的可再生能源之一。木质纤维原料主要由纤维素、半纤维素、木质素组成,其中半纤维素通过共价键和氢键与木质素分子紧密相连,使得天然木质纤维结构非常牢固,对酶促及微生物水解等作用具有很强的抗逆性,木质素降解成为自然界碳循环的限速步骤^[1]。在生物质生物精炼过程中,木质素与其他组分紧密结合,干扰了木质纤维原料的预处理过程,木质素的降解产物会进一步抑制后续发酵过程,同时也会吸附水解酶^[2],成为生物质高效利用的一大挑战。与化石燃料相比,源自生物质的生物燃料成本更高,因此基于生物质的生物精炼面临的主要挑战是其经济效益。如果能将包括木质素在内的所有生物质高效利用,那么就能大大提高生物质能生物精炼的经济效益。自然界中木质素的年产量为5~36亿吨^[3]。制浆和造纸业是工业木质素的一个主要来源,每年能产生4 000~5 000万吨木质素^[4],主要以黑液形式存在,其中大部分以燃烧形式回收热能,仅有约1.5%被转化成高附加值的木质素磺酸盐或硫酸盐木质素等工业产品^[5],目前,黑液处理仍是造纸业发展的环保难题。由此可见,木质素的高效资源化利用可以显著提高木质纤维素生物炼制的经济可行性,同时有利于环境的可持续发展^[6]。从20世纪80年代起,国内外对木质素的高效降解研究表明,木质素可通过物理、化学、物理-化学等方法降解,但大多数方法都需要严苛的操作条件、高耗能、高成本,以及存在降解过程中会产生抑制物影响后续的酶解、发酵过程等问题。生物预处理因具有低能耗、无化学药品添加以及对环境友好的优势被认为是一种极具潜力的生物质预处理方法^[7]。作者综述了近年来降解木质素的微生物以及木质素降解酶的最新进展,并介绍了木质素生物降解炼制工业化产品的研究现状,以为木质素的高效利用提供理论基础。

1 木质素化学结构

木质素是一种复杂的、无定型、三维长链高分子化合物,由苯丙烷单体聚合而成。由于甲氧基数量不同可将这些单体分为松柏醇(G型)、芥子醇(S型)和对香豆醇(H型)。不同生物质原料的木质素组成单元也不同,软木木质素含有较高G单元(80%~90%),而硬木木质素含有25%~50%的G单元和50%~70%的S单元,草本木质素则含有这3种芳香单元的混合物(G型25%~50%,H型10%~25%,S型25%~50%)^[8]。草本植物含木质素量最低(10%~19%),软木和硬木的木质素量较高,含木质素分别为25%~35%和18%~25%^[9]。

木质素各单元的直接连接键包括碳碳键和醚键,其中50%~80%为醚键,代表键型有 β -O-4、 α -O-4和4-O-5;20%~35%为碳碳键,代表键型为 β -5、 β -1和5-5等^[10]。木质素的反应活性受酚羟基、羰基、非环芳醚、甲氧基和脂肪族羟基等不同官能团的影响^[11]。识别各种木质素的结构组成以及天然连接键对于木质素高效转化可再生燃料、材料或化学品非常重要。

2 降解木质素的微生物

2.1 真菌

木质素是一种多酚、难降解有机聚合物,具有交联的复杂结构,无法像纤维素和半纤维素一样通过降解酶直接降解。尽管如此,有些微生物仍能通过氧化酶反应形成自由基和氧化还原介质,作用于木质素。能够降解木质素的微生物主要包括真菌和细菌。同时,真菌是一种主要的木质素降解微生物。目前对真菌中的白腐菌和褐腐菌降解木质素的研究最为广泛和深入,并已应用到酚类化合物的生物修复、生物制浆以及木质素产物精炼等领域^[12]。在降解酶系组成及调控、降解酶基因工程以及降解机理等方面取得了一定的进展。白腐菌的木质素降解能力远远优于褐腐菌^[13]。褐腐菌首先攻击纤维素,

而白腐菌则通过各种酶攻击木质素和纤维素^[14]。白腐菌对木质素的降解有选择性和非选择性两种途径。在选择途径中,白腐菌优先降解木质素,保留底物中较多的碳水化合物,而留下大部分纤维素,但非选择性途径则同时水解多糖和木质素^[15]。黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)、射脉侧菌(*Phlebia radiata*)、污叉丝孔菌(*Dichomitus squalens*)等白腐菌均具有较强的木质素降解活性。褐腐菌只能部分降解木质素,使木质素芳香环结构保持不变,碳水化合物被去除,留下深褐色的木质素残留,但是木质素会通过芳香环的去甲基化或引入新的羰基和羧基而被氧化^[16]。

2.2 细菌

虽然目前对真菌降解木质素的研究最为广泛和深入,但是真菌降解木质素存在预处理周期长、对环境适应性差,以及易于被孢子污染等问题^[17],仍需要探索更好的生物降解木质素途径。由于细菌具有极强的环境适应性及生物多样性,关于细菌降解木质素的研究也逐渐受到关注。近些年的研究证实细菌也能够分泌木质素降解酶,也是自然界木质素降解过程的重要参与者^[18-19]。与真菌相比,细菌繁殖迅速、环境适应能力强、易于工业化应用;基因组较小,基因操作和关键酶的大规模重组表达更容易进行。研究表明,细菌可通过多种途径降解芳香物质,如单酚类、复杂的木质素及相关衍生物^[20],在高湿度和低氧含量条件下,能够降解硬木和软木^[21],有望成为木质素大规模转化和利用的突破口。随着高通量测序技术的发展,国内外学者从白蚁肠道、牛胃、土壤和堆肥等材料中分离出多种具有木质素降解能力的细菌(表1)。

表1 可降解木质素的细菌
Table 1 Lignin-degrading bacterium

类型 type	菌株 strains	产生的酶 produced enzymes	底物 substrate	来源 source	参考文献 reference
好氧细菌 aerobic bacteria	丛毛单胞菌属 <i>Comamonas</i> sp.	—	硫酸盐木质素 Kraft lignin	腐蚀竹片 eroded bamboo slips	[22]
	天蓝色链霉菌 <i>Streptomyces coelicolor</i>	漆酶 laccase	芒草 <i>Miscanthus</i>	—	[23]
	恶臭假单胞菌 <i>Pseudomonas putida</i>	漆酶 laccase	—	土壤 soil	[24]
	类芽孢杆菌 <i>Paenibacillus</i> sp.	漆酶 laccase	—	造纸废水土壤 soil from paper mill	[25]
	链霉菌 T7A <i>Streptomyces viridosporus</i> T7A	木质素过氧化物酶 lignin peroxidase	磨木木质素 milled wood lignin	—	[26]
	芽孢杆菌属 <i>Bacillus ligniniphilus</i> L1	漆酶 laccase 过氧化物酶 peroxidase	碱木质素 alkali lignin	海底沉积物 submarine sediment	[27]
	厌氧细菌 anaerobic bacteria	脱硫微生物 <i>Desulfomicrobium</i> sp.	—	杉木 cedar wood	—
兼性厌氧细菌 facultative anaerobic bacteria	甲苯单胞菌属 <i>Tolomonas lignolytic</i>	过氧化物酶 peroxidase	碱木质素 alkali lignin	热带森林土壤 tropical forest soil	[29]
	克雷伯氏菌属 <i>Klebsiella</i> sp.	染料脱色过氧化物酶 fuel decolorization peroxidase	碱木质素 alkali lignin	热带森林土壤 tropical forest soil	[30]
	食气梭菌 <i>Clostridium methoxybenzovorans</i>	染料脱色过氧化物酶 fuel decolorization peroxidase	香草酸盐 vanillate	—	[31]
	甲烷食甲基菌属 <i>Methanomethylovorans</i> sp.	—	硫酸盐木质素 kraft lignin	淤泥 sludge	[32]
	肠杆菌属 <i>Enterobacter lignolyticus</i> SCF1	—	碱木质素 alkali lignin	热带森林土壤 tropical forest soil	[33]
	红球菌 <i>Rhodococcus jostii</i>	染料脱色过氧化物酶 fuel decolorization peroxidase	硫酸盐木质素 kraft lignin	—	[34]
	枯草芽孢杆菌 <i>Bacillus subtilis</i>	过氧化物酶 peroxidase	玉米秸秆 corn straw	—	[35]

相比真菌降解木质素,细菌的另一个优势是能够适应低氧环境,这对某些工业应用领域来说意义重大^[10]。目前关于木质素厌氧降解的研究还比较少,但仍有一些研究证实某些厌氧菌能够降解木质素衍生甲氧基单芳香族化合物(香草酸和丁香酸)生成甲烷和二氧化碳^[28]。脱硫微生物(*Desulfomicrobium* sp.)是一种严格厌氧细菌,能够利用硫酸盐、亚硫酸盐、硫代硫酸盐作为自身电子受体参与木质素的降解^[28]。研究人员从热带森林土壤中分离到了兼性厌氧菌甲苯单胞菌属(*Tolomonas lignolytica*)^[29]和克雷伯氏菌(*Klebsiella* sp.)^[30],能够利用木质素作为碳源和能源生长。此外,食气梭菌(*Clostridium methoxybenzovorans*)^[31]、甲烷食甲基菌(*Methanomethylovorans*)^[32]、肠杆菌(*Enterobacter lignolyticus* SCF1)^[33]、红球菌(*Rhodococcus jostii*)^[34]等均证实具有厌氧降解木质素的潜力。Xu等^[35]研究发现枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)在微氧条件下能够分泌过氧化物酶,经过24 h微氧发酵,玉米秸秆木质素降解率可达23%,证实该菌在微氧条件下可快速高效降解木质素。当枯草芽孢杆菌漆酶(CotA)基因在大肠杆菌(*Escherichia coli*)中表达时,微氧环境有利于细胞积累合成漆酶所需的铜;而当供氧充足时,细胞无法获得足够的铜离子,导致无法合成完整漆酶^[36]。天然木质素在厌氧条件下的降解速率缓慢,但是,高度甲氧基化木质素和可溶性木质素的降解相对容易^[37]。关于厌氧降解木质素的机理还不清楚,但研究人员发现甲氧基芳烃(丁香酚)的厌氧降解分为3个步骤:1)甲氧基化的芳香分子发生去甲基化,在此过程中,甲氧基化的芳香分子中的甲基被重新移动;2)去甲氧基化芳香结构被打开并转化为乙酸、氢和二氧化碳;3)进一步转化为甲烷和二氧化碳^[38]。为了提高木质素的工业利用,厌氧微生物降解木质素将更具竞争力,并可在生物燃料、废水处理等领域发挥作用。

3 降解木质素的酶及其降解机制

木质素的三维复杂结构不能被低氧化/还原电位的氧化还原酶降解。通常,木质素需要通过解聚转换成可被微生物利用的小分子单元,这些小分子单元被微生物通过各种酶代谢成中间代谢产物,随后转化成聚羟基烷酸酯、聚乳酸等生物聚合物^[39]。而木质素分解菌可产生细胞外氧化酶,这些酶通过形成高度活跃的自由基,通过氧化反应降解木质素。这些自由基通常具有很高的氧化/还原电位,并能进一步打开芳香环。除了芳香环裂解外,自由基还能进一步使芳香环脱甲氧基化^[40]。

3.1 过氧化物酶

一般来说,真菌和细菌的木质素降解活性依赖于氧化酶(漆酶和过氧化物酶)和其他一些辅助酶,如 H_2O_2 酶。根据催化反应类型,过氧化物酶可分为锰过氧化物酶(MnP)、木质素过氧化物酶(LiP)、多功能过氧化物酶(VP)和染料脱色过氧化物酶(DyP)^[41]。MnP是一种胞外血红素蛋白,具有 Mn^{2+} 活性中心。反应时 Mn^{2+} 被氧化生成 Mn^{3+} ,扩散或渗透到植物细胞内部,然后 Mn^{3+} 氧化苯酚生成苯氧残基^[16]。MnP的氧化/还原电位较低,只能氧化降解酚型木质素^[41]。LiP可被 H_2O_2 激活,从苯环结构获得一个电子,发生单电子氧化反应形成苯氧自由基,随后通过链式反应产生其他类型的自由基,导致侧链中的主要化学键断裂^[41],LiP的氧化/还原电位极高,能够独自氧化非酚型的木质素。而VP则结合了MnP和LiP的催化降解策略,被认为是第三类木质素降解过氧化物酶^[40]。DyP在结构上与其他过氧化物酶不同,其具有广泛的底物作用范围,主要在酸性pH值下活跃,该酶可能同时具有氧化和水解作用^[42]。

3.2 漆酶

漆酶(Lac)是一种多酚氧化酶,属于蓝色多铜氧化酶家族,具有广泛的催化底物,主要包括酚类、芳胺类、羧酸类、甾体类化合物^[43]。大多数漆酶均具有一个单核中心(T_1Cu)和一个三核中心(T_2Cu 和 T_3Cu),结合有4个铜离子,形成特定构型的三核铜簇活性中心。细菌漆酶的氧化/还原电位较低,担子菌白腐真菌的氧化/还原电位相对较高且具有更强的催化活性,在木质素降解中起主要作用。但是细菌漆酶对温度、pH值的耐受性更强,更适于工业化应用^[44]。据报道,真菌漆酶耐受pH值3.0~7.0,温度20~50℃,而细菌漆酶耐受pH值1.0~7.2,温度30~85℃^[41]。地衣芽孢杆菌(*Bacillus licheniformis*)、枯草

于微生物脂质的积累。皮状丝孢酵母(*Trichosporon cutaneum*)^[48]、虎皮香菇(*Lentinus tigrinus*)^[49]等产油酵母和真菌也能够利用木质素积累油脂。

4.2 生物塑料

聚羟基烷酸酯(PHA)是一种可由微生物合成的可降解聚合物,在涂料、薄膜、生物医用材料、生物相容性给药材料、有机/无机复合材料等方面具有广泛的应用,可作为传统化石来源塑料的替代品^[50]。虽然真菌是木质素高效降解的优势微生物,但是真菌缺乏PHA合成相关酶。细菌包括贪铜菌(*Cupriavidus basilensis*)^[51]、真氧产碱杆菌(*Ralstonia eutropha*)^[52]、恶臭假单胞菌^[53]和巨大芽孢杆菌(*Bacillus megatherium*)^[4]等均被报道具有以木质素及其衍生物合成PHA的能力。其中,恶臭假单胞菌KT2440可通过相关代谢途径将芳香类化合物转化为PHA,该菌可利用木质素基芳香族化合物合成长链PHA,并已进行中试生产^[53]。

4.3 香兰素

香兰素(3-甲氧基-4-羟基苯甲醛)是一种重要香料,广泛应用于食品添加剂、日用品、保健品等领域。利用木质素衍生产物生产香兰素已得到广泛的研究。链霉菌V-1被认为是最具发展前景的香兰素生产菌之一,可利用阿魏酸为底物合成香兰素。此外,红球菌、枯草芽孢杆菌、乳酸片球菌(*Pediococcus acidilactici*)^[54-56]等细菌能代谢米糠、竹片、阿魏酸合成香兰素。通过基因工程可以提高香兰素的产量。已研究发现删除红球菌RHA1 Δ *vdh*基因、恶臭假单胞菌GN299 *lapABC*操纵子(GN23)有助于香兰素的积累^[57]。链霉菌中的*fcs*和*ech*基因也被证实是香兰素合成的关键基因,当将这两种基因在大肠杆菌体内表达时,10 h内阿魏酸到香兰素的转化率可达94.3%^[58]。

4.4 废水处理

制浆造纸工业产生了大量含有木质素的黑液,直接排放会造成环境污染,并对水生动植物产生危害^[4]。为了处理黑液,大部分造纸厂需要建立专门的废水处理工段,需要消耗大量的化学药品且运行费用昂贵。采用细菌、真菌等微生物处理方法,可将黑液中的木质素转化成乙二醇、对羟基苯甲酸、香草酸等高附加值化学品,使得黑液的预处理更加经济和环保^[59]。相比单菌培养,混菌共培养可有效降低黑液的色度以及化学需氧量(COD)等污染参数^[60],并且GC-MS分析表明处理后木质素分子质量降低,说明菌群能够利用木质素成分作为碳源生长^[61]。

偶氮染料是纺织工业使用的主要染料,具有抗酸、抗碱、抗光、抗微生物降解等特性,是毒性大且难降解的芳香类化合物之一^[62]。细菌木质素降解酶如木质素过氧化物酶、锰过氧化物酶、染料脱色过氧化物酶(DyP)和漆酶等证实具有降解偶氮染料和其他纺织染料的能力^[63],其中DyP的降解能力要优于其他酶。嗜热放线菌(*Thermobifida fusca*)分泌的DyP能够降解大多数染料^[64]。而来自铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)PKE117的重组DyP过氧化物酶(DyPPa)在酸性条件下能够降解多种蒽醌染料^[65]。沙链霉菌(*Streptomyces psammoticus*)分泌的漆酶也被报道能够在短时间内使得雷玛唑亮蓝色度降低80%^[66]。

5 结语与展望

作为地球上最丰富的可再生芳香化合物,木质素的解聚与利用对自然界碳循环意义重大。微生物介导的木质素降解途径因其低能耗、对环境友好等优点成为研究的热点。由于具有广泛的环境适应性以及便于遗传操作,细菌成为木质素解聚的新手段,并将成为木质纤维原料预处理、木质素资源化利用及废水处理的重要候选菌种。未来研究需要挖掘更多的新型木质素降解菌株,特别是厌氧或微氧等条件,可能成为新菌株的筛选来源并揭示木质素解聚和转化的新机制。尽管研究报道认为微生物能够将木质素转化成多种具有工业应用价值的化学品,但是目前的难点是产物得率较低。未来可通过扩大目标菌株筛选范围、代谢工程抑制副产物合成、基因工程构造木质素高效重组菌等手段,实现木质素细菌降解产业化。

参考文献:

- [1] VELUCHAMY C, KALAMDHAD A S. Influence of pretreatment techniques on anaerobic digestion of pulp and paper mill sludge: A review [J]. *Bioresource Technology*, 2017, 245: 1206–1219.
- [2] KUMAR P, BARRETT D M, DELWICHE M J, et al. Methods for pretreatment of lignocellulosic biomass for efficient hydrolysis and biofuel production [J]. *Industrial & Engineering Chemistry Research*, 2009, 48(8): 3713–3729.
- [3] ABDELAZIZ O Y, BRINK D P, PROTHMANN J, et al. Biological valorization of low molecular weight lignin [J]. *Biotechnology Advances*, 2016, 34(8): 1318–1346.
- [4] XU R, ZHANG K, LIU P, et al. Lignin depolymerization and utilization by bacteria [J]. *Bioresource Technology*, 2018, 269: 557–566.
- [5] ANA T, GARCÍA A, MONDRAGON I, et al. Lignin separation and fractionation by ultrafiltration [J]. *Separation and Purification Technology*, 2010, 71(1): 38–43.
- [6] RAHIMI A, ULBRICH A, COON J J, et al. Formic-acid-induced depolymerization of oxidized lignin to aromatics [J]. *Nature*, 2014, 515(7526): 249–252.
- [7] RAGAUSKAS A J, BECKHAM G T, BIDDY M J, et al. Lignin valorization: Improving lignin processing in the biorefinery [J]. *Science*, 2014, 344(6185): 709–719.
- [8] LI C Z, ZHAO X C, WANG A Q, et al. Catalytic transformation of lignin for the production of chemicals and fuels [J]. *Chemical Reviews*, 2015, 115(21): 11559–11624.
- [9] PONNUSAMY V K, NGUYEN D D, DHARMAARAJA J, et al. A review on lignin structure, pretreatments, fermentation reactions and biorefinery potential [J]. *Bioresource Technology*, 2019, 271: 462–472.
- [10] KHAN M U, AHRING B K. Lignin degradation under anaerobic digestion: Influence of lignin modifications; A review [J/OL]. *Biomass and Bioenergy*, 2019, 128: 105325. [2020-04-20]. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2019.105325>.
- [11] BRUNOW G, LUNDQUIST K. Functional Groups and Bonding Patterns in Lignin (Including the Lignin-carbohydrate Complexes), Lignin and Lignans: Advances in Chemistry [M]. Florida, USA: CRC Press, 2010: 267–299.
- [12] WANG H L, PU Y Q, RAGAUSKAS A, et al. From lignin to valuable products: Strategies, challenges, and prospects [J]. *Bioresource Technology*, 2019, 271: 449–461.
- [13] 张力, 邵喜霞, 韩大勇. 白腐真菌木质素降解酶系研究进展 [J]. *畜牧与饲料科学*, 2009, 30(1): 35–35.
- [14] AGBOR V B, CICEK N, SPARLING R, et al. Biomass pretreatment: Fundamentals toward application [J]. *Biotechnology Advances*, 2011, 29(6): 675–685.
- [15] 傅恺. 真菌漆酶高产菌株的发酵产酶及酶促降解有机染料的动力学研究 [D]. 广州: 华南理工大学, 2013.
- [16] GOODELL B. Brown-rot fungal degradation of wood: Our evolving view [J]. *ACS Symposium Series*, 2003, 845: 97–118.
- [17] WANG Y X, LIU Q, YAN L, et al. A novel lignin degradation bacterial consortium for efficient pulping [J]. *Bioresource Technology*, 2013, 139: 113–119.
- [18] BUGG T D H, AHMAD M, HARDIMAN E M, et al. The emerging role for bacteria in lignin degradation and bio-product formation [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2011, 22(3): 394–400.
- [19] 谢成长, 孙建中, 李成林, 等. 细菌降解木质素的研究进展 [J]. *微生物学通报*, 2015, 42(6): 1122–1132.
- [20] 郁红艳, 曾光明, 牛承岗, 等. 细菌降解木质素的研究进展 [J]. *环境科学与技术*, 2005, 28(2): 104–106.
- [21] SALVACHÚA D, KARP E M, NIMLOS C T, et al. Towards lignin consolidated bioprocessing: Simultaneous lignin depolymerization and product generation by bacteria [J]. *Green Chemistry*, 2015, 17(11): 4951–4967.
- [22] 孙聪聪, 宁维光, 苏忠亮. 木质素降解微生物的研究进展 [J]. *化学与生物工程*, 2017, 34(4): 6–9.
- [23] MAJUMDAR S, LUKK T, SOLBIATI J O, et al. Roles of small laccases from *Streptomyces* in lignin degradation [J]. *Biochemistry*, 2014, 53(24): 4047–4058.
- [24] MCMAHON A M, DOYLE E M, BROOKS S, et al. Biochemical characterisation of the coexisting tyrosinase and laccase in the soil bacterium *Pseudomonas putida* F6 [J]. *Enzyme and Microbial Technology*, 2007, 40(5): 1435–1441.
- [25] OLIVEIRA P L D, DUARTE M C T, PONEZI A N, et al. Purification and partial characterization of manganese peroxidase from *Bacillus pumilus* and *Paenibacillus* sp. [J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2009, 40: 818–826.
- [26] RAMACHANDRA M, CRAWFORD D L, HERTEL G. Characterization of an extracellular lignin peroxidase of the lignocellulolytic actinomycete *Streptomyces viridosporus* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1988, 54(12): 3057–3063.
- [27] ZHU D C, TANABE S H, XIE C X, et al. *Bacillus ligniniphilus* sp. nov., an alkaliphilic and halotolerant bacterium isolated from sediments of the South China Sea [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2014, 64: 1712–1717.
- [28] YAMASHITA T, YAMAMOTO-IKEMOTO R, ZHU J Q. Sulfate-reducing bacteria in a denitrification reactor packed with wood as a carbon source [J]. *Bioresource Technology*, 2011, 102(3): 2235–2241.
- [29] BILLINGS A F, FORTNEY J L, HAZEN T C, et al. Genome sequence and description of the anaerobic lignin-degrading bacterium *Tolomonas lignolytica* sp. nov. [J/OL]. *Standards in Genomic Sciences*, 2015, 10: 106 [2020-01-20]. <https://link.springer.com/article/10.1186/s40793-015-0100-3>.
- [30] WOO H L, BALLOR N R, HAZEN T C, et al. Complete genome sequence of the lignin-degrading bacterium *Klebsiella* sp. strain BRL6-2 [J/OL]. *Standards in Genomic Sciences*, 2014, 9: 19 [2020-04-30]. <https://link.springer.com/article/10.1186/1944-3277-9-19>.
- [31] MECHICHI T, PATEL B K, SAYADI S. Anaerobic degradation of methoxylated aromatic compounds by *Clostridium methoxybenzovorans* and a nitrate-reducing bacterium *Thauera* sp. strain Cin3.4 [J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2005, 56(4): 224–230.
- [32] WU Y R, HE J Z. Characterization of anaerobic consortia coupled lignin depolymerization with biomethane generation [J]. *Bioresource*

- Technology,2013,139:5-12.
- [33] DEANGELIS K M, SHARMA D, VARNEY R, et al. Evidence supporting dissimilatory and assimilatory lignin degradation in *Enterobacter lignolyticus* SCF1[J/OL]. *Frontiers in Microbiology*,2013,4:280[2020-04-30]. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00280>.
- [34] AHMAD M, ROBERTS J N, HARDIMAN E M, et al. Identification of DypB from *Rhodococcus jostii* RHA1 as a lignin peroxidase[J]. *Biochemistry*,2011,50(23):5096-5107.
- [35] XU W Y, FU S F, YANG Z M, et al. Improved methane production from corn straw by microaerobic pretreatment with a pure bacteria system[J]. *Bioresource Technology*,2018,259:18-23.
- [36] FU J, WANG Z W, CHEN T, et al. NADH plays the vital role for chiral pure *D*-(-)-2,3-butanediol production in *Bacillus subtilis* under limited oxygen conditions[J]. *Biotechnology and Bioengineering*,2014,111(10):2126-2131.
- [37] AHRING B K, BISWAS R, AHAMED A, et al. Making lignin accessible for anaerobic digestion by wet-explosion pretreatment[J]. *Bioresource Technology*,2015,175:182-188.
- [38] KATO S, CHINO K, KAMIMURA N, et al. Methanogenic degradation of lignin-derived monoaromatic compounds by microbial enrichments from rice paddy field soil[J/OL]. *Scientific Reports*,2015,5:14295[2020-04-30]. <https://www.nature.com/articles/srep14295>. DOI:10.1038/srep14295.
- [39] DE GONZALO G, COLPA D I, HABIB M H M, et al. Bacterial enzymes involved in lignin degradation[J]. *Journal of Biotechnology*,2016,236:110-119.
- [40] BROWN M E, CHANG M C. Exploring bacterial lignin degradation[J]. *Current Opinion in Chemical Biology*,2014,19:1-7.
- [41] TUOMELA M, VIKMAN M, HATAKKA A, et al. Biodegradation of lignin in a compost environment: A review[J]. *Bioresource Technology*,2000,72(2):169-183.
- [42] MIN K, GONG G, WOO H M, et al. A dye-decolorizing peroxidase from *Bacillus subtilis* exhibiting substrate-dependent optimum temperature for dyes and β -ether lignin dimer[J/OL]. *Scientific Reports*,2015,5:8245[2020-04-30]. <https://www.nature.com/articles/srep08425>. DOI:10.1038/srep08425.
- [43] 靳蓉,张飞龙. 漆酶的结构与催化反应机理[J]. *中国生漆*,2012,31(4):6-16.
- [44] NAVAS L E, MARTÍNEZ F D, TAVERNA M E, et al. A thermostable laccase from *Thermus* sp. 2.9 and its potential for delignification of *Eucalyptus* biomass[J/OL]. *AMB Express*,2019,9:24[2020-04-30]. <https://link.springer.com/article/10.1186/s13568-019-0748-y>.
- [45] 艾嘉,刘坤,张蕾,等. 细菌漆酶的生物信息学分析[J]. *基因组学与应用生物学*,2019(3):1070-1078.
- [46] BARBIER J, CHARON N, DUPASSIEUX N, et al. Hydrothermal conversion of lignin compounds: A detailed study of fragmentation and condensation reaction pathways[J]. *Biomass and Bioenergy*,2012,46:479-491.
- [47] LI X L, HE Y C, ZHANG L B, et al. Discovery of potential pathways for biological conversion of poplar wood into lipids by co-fermentation of *Rhodococci* strains[J/OL]. *Biotechnology for Biofuels*,2019,12:60[2020-04-30]. <https://doi.org/10.1186/s13068-019-1395-x>.
- [48] HU M S, WANG J, GAO Q Q, et al. Converting lignin derived phenolic aldehydes into microbial lipid by *Trichosporon cutaneum* [J]. *Journal of Biotechnology*,2018,281:81-86.
- [49] IVASHECHKIN A A, SERGEEVA Y E, LUNIN V V, et al. Influence of lignin and oxygen on the growth and the lipid formation of the fungus *Leنتinus tigrinus*[J]. *Applied Biochemistry and Microbiology*,2014,50:286-291.
- [50] BECKER J, WITTMANN C. A field of dreams: Lignin valorization into chemicals, materials, fuels, and health-care products[J/OL]. *Biotechnology Advances*,2019,37(6):107360[2020-04-30]. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2019.02.016>.
- [51] SI M Y, YAN X, LIU M R, et al. In situ lignin bioconversion promotes complete carbohydrate conversion of rice straw by *Cupriavidus basilensis* B-8[J]. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*,2018,6(6):7969-7978.
- [52] MIZUNO S, KATSUMATA S, HIROE A, et al. Biosynthesis and thermal characterization of polyhydroxyalkanoates bearing phenyl and phenylalkyl side groups[J]. *Polymer Degradation and Stability*,2014,109:379-384.
- [53] LIU Z H, OLSON M L, SHINDE S, et al. Synergistic maximization of the carbohydrate output and lignin processability by combinatorial pretreatment[J]. *Green Chemistry*,2017,19:4939-4955.
- [54] CHEN P, YAN L, ZHANG S, et al. Optimizing bioconversion of ferulic acid to vanillin by *Bacillus subtilis* in the stirred packed reactor using Box-Behnken design and desirability function[J]. *Food Science and Biotechnology*,2017,26:143-152.
- [55] CHAKRABORTY D, KAUR B, OBULISAMY K, et al. Agrowaste to vanillin conversion by a natural *Pediococcus acidilactici* strain BD16[J]. *Environmental Technology*,2017,38:1823-1834.
- [56] HARSHVARDHAN K, SURI M, GOSWAMI A, et al. Biological approach for the production of vanillin from lignocellulosic biomass (*Bambusa tulda*) [J]. *Journal of Cleaner Production*,2017,149:485-490.
- [57] SAINSBURY P D, HARDIMAN E M, AHMAD M, et al. Breaking down lignin to high-value chemicals: The conversion of lignocellulose to vanillin in a gene deletion mutant of *Rhodococcus jostii* RHA1[J]. *ACS Chemical Biology*,2013,8:2151-2156.
- [58] YANG W W, TANG H Z, NI J, et al. Characterization of two streptomyces enzymes that convert ferulic acid to vanillin[J/OL]. *PLS One*,2013,8:e673390[2020-04-30]. www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23840666. DOI:10.1371/journal.pone.0067339.
- [59] DESCHAMPS A M, MAHOUDEAU G, LEBEAULT J M. Fast degradation of kraft lignin by bacteria[J]. *European Journal of Applied Microbiology and Biotechnology*,1980,9:45-51.
- [60] YADAV S, CHANDRA R. Syntrophic co-culture of *Bacillus subtilis* and *Klebsiella pneumonia* for degradation of kraft lignin discharged from rayon grade pulp industry[J]. *Journal of Environmental Sciences*,2015,33:229-238.
- [61] AKSU Z. Application of biosorption for the removal of organic pollutants: A review[J]. *Process biochemistry*,2005,40(3/4):997-1026.
- [62] MODI H A, RAJPUT G, AMBASANA C. Decolorization of water soluble azo dyes by bacterial cultures, isolated from dye house effluent[J]. *Bioresource Technology*,2010,101(16):6580-6583.
- [63] KALYANI D C, PHUGARE S S, SHEDBALKAR U U, et al. Purification and characterization of a bacterial peroxidase from the isolated strain

- Pseudomonas* sp. SUK1 and its application for textile dye decolorization[J]. *Annals of Microbiology*, 2011, 61: 483-491.
- [64] LONCAR N, COLPA D I, FRAAIJE M W. Exploring the biocatalytic potential of a DyP-type peroxidase by profiling the substrate acceptance of *Thermobifida fusca* DyP peroxidase[J]. *Tetrahedron*, 2016, 72(46): 7276-7281.
- [65] FALADE A O, EYISI O A L, MABINYA L V, et al. Peroxidase production and ligninolytic potentials of fresh water bacteria *Raoultella ornithinolytica* and *Ensifer adhaerens*[J]. *Biotechnology Reports*, 2017, 16: 12-17.
- [66] NILADEVI K N, PREMA P. Effect of inducers and process parameters on laccase production by *Streptomyces psanmoiticus* and its application in dye decolorization[J]. *Bioresource Technology*, 2008, 99(11): 4583-4589.

期刊信息

《生物质化学工程》征稿简约

《生物质化学工程》是中国林科院林产化学工业研究所主办的技术类刊物。报道范围是可再生的木质和非木质生物质资源的化学加工与利用,包括生物质能源、生物质化学品、生物质新材料、生物质天然活性成分和制浆造纸等。主要报道内容为松脂化学、生物质能源化学、生物质炭材料、生物基功能高分子材料、胶黏剂化学、森林植物资源提取物化学利用、环境保护工程、木材制浆造纸为主的林纸一体化和林产化学工程设备研究设计等方面的最新研究成果。为了保证刊物的质量,根据国家的有关标准和本刊的实际,特制定本简约。

1 文稿具体要求

1.1 基本要求 论文应有一定的科学性、创新性、实用性和可读性,要求内容充实,数据可靠,论点明确,文字精练。

1.2 书写顺序 题目(题目应简洁、明确地反映研究成果的实质及特点,字数不超过20字),作者姓名、单位(署名顺序按对文章贡献大小排列。如作者不是同一单位,可分别在姓名右上角标注1、2等,并在作者单位前分别标上相应的序号,全部接排,单位之间用分号“;”隔开),中文摘要,关键词(关键词3~5个),中图分类号,英文摘要,正文,致谢,参考文献。

1.3 摘要 论文摘要的基本要素包括研究的目的、方法、结果和结论。应具有独立性和自明性,即不阅读全文,就能获得必要的信息(中文摘要以200~300字为宜)。英文摘要与中文摘要内容一致,语句通顺。

1.4 前言 论文的前言部分不编号,不计算进正文层次。文字应尽可能的简明扼要,对之前的同类研究数据简短概括并标注参考文献即可,且前言部分应少分段,尽可能不分段,不出现图、表、分子式和化学式等。

1.5 正文层次标注 层次标题应简明明确,各层次一律用阿拉伯数字连续编号,不同层次的数字之间用下圆点“.”相隔,最末数字后面不加标点,如:“1”;“2.1”;“3.1.2”,一律左顶格。

1.6 外文、计量单位及符号 论文中的外文及符号要求区分文种、正/斜体、黑/白体、上/下角和大/小写,动植物及微生物名称在正文中第一次出现时,须加注拉丁文学名(斜体)。计量单位按GB/T 3100~3102—1993,符号按GB/T 15834—2011的规定执行。

1.7 图、表 图、表应具有自明性,其内容要与正文相呼应,并附英文对照。表格设计合理,一律用三线表。

1.8 参考文献 参考文献格式按GB/T 7714—2015的规定,采用顺序编码制,即所引文献应按文中出现的顺序随文标注,在正文引用处右上角用方括号标出文献序号。

1.9 作者简介 来稿请注明第一作者的出生年,性别(民族——汉族可省略),籍贯(含省、县),职称,学位及研究方向。如有通讯作者的,请注明职称、学位、博(硕)导等状况及专业领域。

2 投稿约定

2.1 来稿请登录本刊主页(<http://www.bce.ac.cn>)进行在线投稿,稿件书写格式按上述要求,请注明作者详细通讯地址、邮政编码及联系电话。稿件一经受理即交纳审稿费,稿件处理结果在3个月内通知作者。

2.2 稿件经编辑部初审后送同行评议,对于拟发表的稿件,作者需交纳版面费。修改后的稿件统一由主编终审后再进行排版印刷(稿件一经发排,不得擅自修改或变更作者署名,且一般不得对文稿进行增删)。来稿一经发表,即按篇酌付稿酬,并赠送当期期刊2册、单行本5份。

2.3 所有稿件均需提供“版权转让协议书”,具体详见本刊主页“下载中心”。

2.4 来稿文责自负,请勿一稿多投。编辑部对来稿有权作技术性和文字修饰,但实质性内容的修改须征得作者同意。

2.5 凡本刊发表的文章将有可能进入国内外相关数据库并在互联网上运行,其作者著作权使用费与本刊稿酬一次性给付。如作者不同意将文章编入相关数据库,请在来稿时声明,本刊将做适当处理。