

惠大勇, 程 梅, 张子轩, 等. 禽类羽毛的降解及其应用研究进展[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(6): 1283-1296.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.06.020

禽类羽毛的降解及其应用研究进展

惠大勇^{1,2,3,4}, 程 梅^{3,4}, 张子轩^{3,4}, 邹 烨^{3,4}, 杨 彪^{3,4}, 杨 静^{3,4}, 马晶晶^{3,4},
徐为民^{1,2,3,4}, 王道营^{3,4}, 辜雪冬^{1,2}

(1. 西藏农牧大学食品科学学院, 西藏 林芝 860000; 2. 西藏特色农牧资源研发省部共建协同创新中心, 西藏 林芝 860000;
3. 江苏省农业科学院农产品加工研究所, 江苏 南京 210014; 4. 农业农村部农产品冷链物流技术重点实验室, 江苏 南京
210014)

摘要: 羽毛是禽类加工过程中的主要副产物之一, 富含角蛋白, 是一种极具开发潜力的动物来源的蛋白质资源。由于其分子内存在大量二硫键和氢键, 导致羽毛角蛋白空间结构紧密, 难以被高效降解, 限制了其高值化利用。本文系统综述了羽毛角蛋白的结构特性、主要降解方法(包括物理法、化学法和生物法), 并重点阐述了生物降解法的机制。同时, 概述了降解产物的组成及其在多个领域的应用前景, 探讨了当前禽类羽毛角蛋白资源的利用现状与面临的挑战, 旨在为其高值化利用提供参考。

关键词: 禽类; 羽毛; 角蛋白; 降解产物; 应用

中图分类号: S873 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)06-1283-14

Advances in degradation and application of poultry feathers

HUI Dayong^{1,2,3,4}, CHENG Mei^{3,4}, ZHANG Zixuan^{3,4}, ZOU Ye^{3,4}, YANG Biao^{3,4}, YANG Jing^{3,4},
MA Jingjing^{3,4}, XU Weimin^{1,2,3,4}, WANG Daoying^{3,4}, GU Xuedong^{1,2}

(1. College of Food Science, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Linzhi 860000, China; 2. Provincial-Ministerial Co-constructed Collaborative Innovation Center for R & D of Xizang Special Agriculture and Animal Husbandry Resources, Linzhi 860000, China; 3. Institute of Agricultural Products Processing, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 4. Key Laboratory of Cold Chain Logistics Technology for Agricultural Products, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Nanjing 210014, China)

Abstract: Feather is one of the main by-products of poultry processing, which is rich in keratin and is a potential animal protein resource. Due to the existence of a large number of disulfide bonds and hydrogen bonds within the feather keratin molecule, its spatial structure is highly compact, making efficient degradation difficult and thereby limiting its high-value utilization. This paper provided a systematic review of the structural characteristics of feather keratin and its primary degradation methods, including physical, chemical, and biological approaches, with a particular emphasis on elucidating

the mechanisms underlying biological degradation. Additionally, it outlined the composition of degradation products and their potential applications across multiple fields, while discussed the current utilization status and challenges faced in poultry feather keratin resource, aiming to provide guidance for their high-value utilization.

Key words: poultry; feathers; keratin; degradation products; application

收稿日期: 2025-09-24

基金项目: 国家现代农业(肉鸡)产业技术体系建设专项(CARS-41); 高校基本科研业务经费-省部共建协同创新项目(53332505202)

作者简介: 惠大勇(1997-), 女, 河南南阳人, 硕士研究生, 研究方向为畜产食品加工与安全。(E-mail) 2268169106@qq.com

通讯作者: 程 梅, (E-mail) meicheng@jaas.ac.cn; 辜雪冬, (E-mail) xuedonggu@xza.edu.cn

中国禽类养殖业已发展成为年产值突破万亿元的庞大产业,但与此同时也产生了大量屠宰副产物,例如羽毛类角质废弃物。家禽羽毛质量占家禽个体总质量的 5%~7%,中国每年禽类加工因此产生的羽毛类角质废弃物高达数百万吨。研究表明,家禽羽毛的粗蛋白含量高达 80% 以上,其中角蛋白含量占总蛋白含量的 90% 左右,除甲硫氨酸、组氨酸、赖氨酸和色氨酸含量相对较低以外,其余氨基酸含量丰富,是一种以角蛋白为主的优质动物来源蛋白质资源。蛋白质是维持机体正常生理机能、促进生长发育、调节新陈代谢的核心营养物质,在生物医药、食品工业、饲料加工等多个领域具有重要作用。然而,全球范围内蛋白质资源的供给体系面临着资源短缺与需求增长的矛盾及挑战。养殖业作为动物蛋白供应的主要来源,其持续发展受到蛋白饲料资源匮乏、土地资源有限等多重因素制约。目前,中国饲用蛋白以豆粕为主,但原料大豆对外依存度高,因此其供应链的稳定性成为国家粮食安全的关注重点。2018 年以来,随着饲用豆粕减量及替代政策的持续推进,新型饲用蛋白资源的开发成为研究重点。其中,作为典型屠宰副产物的羽毛角蛋白的高值化利用研究备受关注。

目前,羽毛类废弃物主要通过简单的物理或化学方法处理加工成羽毛粉,随后添加到饲料中,但消化率和吸收率较低。近年来,研究人员围绕羽毛角蛋白资源的高值化利用开展了系统研究,进一步拓展了其在饲料、化妆品、肥料等领域的应用场景。例如,经生物法降解后的羽毛角蛋白可转化为易消化的多肽与游离氨基酸,且氨基酸组成与畜禽需求适配性高,在饲料中能够替代部分豆粕、鱼粉,降低饲料对进口原料的依赖程度;羽毛角蛋白经酶解得到的产物中富含小分子肽,小分子肽具有良好的皮肤渗透性与保湿修复功效,在护肤品研发中可替代胶原蛋白的原料,缓解化妆品领域中高端蛋白原料短缺的压力;此外,通过菌株降解羽毛角蛋白所制备的有机肥中富含氨基酸与多肽蛋白,对植物根系发育与植株生长具有显著的促进作用,同时有助于改善土壤结构。因此,羽毛类角蛋白资源的高效开发利用,不仅有利于解决养殖业在屠宰加工过程中产生的固体废物污染问题,还可以促进羽毛类角蛋白资源的高值化利用,进一步推动禽类养殖业与关联产

业的协同发展。本文综述了羽毛角蛋白降解方法的研究进展,系统分析了物理法、化学法及生物法的研究现状,总结了其降解产物的应用价值,并对羽毛角蛋白高值化利用面临的挑战与发展前景进行了展望。

1 羽毛角蛋白的结构

角蛋白是一种结构蛋白,广泛存在于动物的表皮及表皮衍生物中。不同来源的角蛋白,其氨基酸组成存在差异,且通常富含半胱氨酸。角蛋白的主要分子间作用力是二硫键、氢键和疏水相互作用,为角蛋白独特构象和稳定性提供了结构基础^[1]。研究表明,角蛋白氨基酸序列的 N 端和 C 端区域含有较高比例的半胱氨酸残基,这些残基的巯基可在不同肽链间或同一肽链内形成二硫键。这种丰富的二硫键网络不仅赋予角蛋白紧凑的高级结构,也是其区别于其他纤维蛋白的关键结构特征^[2]。此外,其分子间及分子内存在的大量二硫键和链间肽键,共同导致了角蛋白在自然界中的不溶性。角蛋白按其二级结构的构成,可分为 α -角蛋白和 β -角蛋白。 α -角蛋白呈现出卷曲螺旋结构,由螺旋缠绕的多肽链借助氢键和二硫键构成; β -角蛋白为褶皱的片装结构,由 β -折叠通过堆叠和螺旋组装相结合的方式形成,由盐桥、氢键、二硫键及疏水相互作用维持结构的稳定性^[3]。 α -角蛋白具有较好的伸缩性,主要存在于哺乳动物的外皮、毛发、角、蹄等结构中,然而 β -角蛋白具有较好的抗张性,主要发现于鸟类和爬行动物的爪、羽毛、喙、鳞等部位中^[4]。禽类羽毛中主要为 β -角蛋白,具有紧密坚实的三维结构,很难被常见的蛋白酶水解^[2]。

2 羽毛的降解方法

禽类羽毛的角蛋白含量极高,是一种廉价易得的蛋白质资源。目前,国内外研究人员主要采用物理法、化学法和生物法来降解羽毛角蛋白,以提高禽类羽毛资源的利用率。常用的物理方法主要包括高温高压水解法、挤压膨化法和蒸汽闪爆法,化学法主要为酸碱水解法,生物法主要包括微生物发酵法和酶解法。

2.1 物理降解法

2.1.1 高温高压水解法 高温高压水解法是利用高温高压环境使角蛋白中的二硫键断裂,彻底打破

角蛋白的空间结构,在二硫键断裂后肽键暴露出来,在高压蒸汽的作用下分解为小分子多肽和氨基酸。Goerner-Hu 等^[5]提出高温高压水解羽毛的温度变化分为4个阶段,第1阶段为120~135℃,第2阶段为140~155℃,第3阶段为160℃,第4阶段为冷却阶段。其中第2阶段(140~155℃)对羽毛水解影响最大,羽毛在这一阶段开始分解,发生脱羧和脱氨基反应,并逐渐释放氨和二氧化碳,因此该阶段温度为羽毛的最佳水解温度。Sinhorini 等^[6]提出在245.2 kPa下,水解时间为30~40 min时,羽毛水解所得产物具有较高的蛋白质含量。采用高温高压水解法降解羽毛,与自然降解及常规降解方法相比,羽毛的降解率显著提高。但是产物中的热敏氨基酸会因此受到破坏,氨基酸含量降低,且对生产设备的安全要求很高。

2.1.2 挤压膨化法 挤压膨化法是利用高温、高压、高剪切作用力处理羽毛,随后通过迅速减压膨化以破坏羽毛角蛋白的三维结构。然而,在膨化过程中,由于剧烈的温度和压力变化,导致角蛋白的二硫键发生断裂,半胱氨酸的含量也随之降低,进而影响了其营养价值。金征宇^[7]的研究结果表明,采用挤压膨化技术所得的羽毛降解产物,其蛋白质消化率高于75%,有效胱氨酸含量大于3%。朱选等^[8]的研究结果表明,当挤压膨化温度为160℃、转速为90 r/min、水分含量为25%时能够有效提高羽毛降解产物中有效胱氨酸的含量。挤压膨化法工艺流程简单,所需设备少且成本低廉,无环境污染,且生产的羽毛粉具有蛋白质含量高、消化吸收率高、粉体轻、适口性强等特点^[9],但是耗能极大。

2.1.3 蒸汽闪爆法 蒸汽闪爆法的原理是基于高温高压环境,蒸汽在物质表面发生液化并诱发热化学反应,从而破坏角蛋白的空间结构,当压力瞬间释放时,产生的撕裂效应能够进一步改变羽毛外观形态及其结构^[10]。Zhang 等^[11]采用1.6 MPa、1 min的条件对羽毛进行蒸汽闪爆处理,经0.4%氢氧化钠溶液提取1 h后,羽毛溶解率可从未经处理时的3%增加至65%,角蛋白得率可达到42%。该研究发现,蒸汽处理在一定程度上能够保证提取角蛋白的肽链结构的完整性,提高其乳化性、溶解性以及起泡性等。Zhang 等^[12]的研究结果表明,在最佳条件下(1.8 MPa、1 min)所制羽毛粉的胃蛋白酶消化率约达到91%,比原始羽毛高

出约9倍,此方法能够有效提高羽毛粉的胃蛋白酶消化率。Vadillo 等^[13]研究发现经蒸汽闪爆处理过的羽毛和聚合物基质之间的相容性低,从而增加了其吸水性,能够促进复合材料被更快地生物降解,因而处理过的羽毛具有作为可持续填料的潜力。Qin 等^[14]采用蒸汽闪爆(1.5 MPa、120 s)对羽毛进行预处理之后,角蛋白酶可在3 h内将90%以上的鸡毛粉降解为可溶性肽,其中约90%的肽相对分子量小于3 000,同时发现羽毛粉的角蛋白水解产物能够抑制大肠杆菌的生长,其中相对分子量小于3 000的部分角蛋白肽表现出最高的抗菌活性。蒸汽闪爆法操作简单,用时较短,且能够在很大程度上保留降解产物中的营养成分,促进产物消化,但是此方法耗能大,对设备的要求高。

2.2 化学降解法

化学降解法利用强酸、强碱以及还原剂等化学试剂,破坏角蛋白中的氢键、二硫键等作用力,使角蛋白降解为可溶性蛋白质、氨基酸或多肽等。吴承燕等^[15]的研究结果表明,使用质量分数为5%的氢氧化钠溶液,在75℃下水解9 h,羽毛水解产物中的氨基酸含量为950.37 μg/g,该研究结果为碱水解工艺的工业化生产提供了理论依据。杨波等^[16]采用含量为25%的过氧乙酸,在128℃下处理20 min后,能使羽毛的溶解率达到90%,角蛋白得率为11%,可溶性蛋白含量可达75.67%,可将体外胃蛋白酶的消化率提升至82.87%,这一研究结果表明此方法可显著提高羽毛角蛋白粉的生物价值。Nuutinen 等^[17]采用由乙酸钠和尿素组成的低共熔溶剂经水稀释后对羽毛进行降解,在100℃、6 h条件下,羽毛降解率以及角蛋白含量分别为86%、45%,该研究提出低共熔溶剂通过破坏羽毛内部作用力,裂解二硫键并分解多肽来降解羽毛,溶解角蛋白。Alahyaribeik 等^[18]使用不同化学试剂(β -巯基乙醇、亚硫酸钠、十二烷基硫酸钠)对羽毛进行处理后,所得羽毛降解产物均有一定的抗氧化性,其中亚硫酸钠处理后的产物抗氧化性最强,该研究发现降解中使用的还原剂类型会显著影响提取角蛋白的分子量、表面形态和结晶度,从而影响其体外生物活性和抗氧化性能。化学降解法能耗低,效率较高,能够提升产物消化率,且产物具有一定的抗氧化性,但处理过程较为繁琐,对环境的污染较大,在处理的过程中容易

造成氨基酸损失,且生产成本较高。

2.3 生物降解法

2.3.1 微生物发酵法 微生物发酵法利用细菌、真菌等微生物,在发酵过程中分泌以角蛋白酶为主的酶系,实现羽毛角蛋白的生物降解(表 1)。研究发现,可降解羽毛角蛋白的细菌主要为芽孢杆菌(*Bacillus*),例如短小芽孢杆菌 AR57(*Bacillus pumilus* AR57)^[19]、地衣芽孢杆菌 ALW1(*Bacillus licheniformis* ALW1)^[20]、蜡样芽孢杆菌 VITSDVM4(*Bacillus cereus* VITSDVM4)^[21]、枯草芽孢杆菌 GH2(*Bacillus subtilis* GH2)^[22]、贝莱斯芽孢杆菌 NA16(*Bacillus velezensis* strain NA16)^[23]、*Bacillus subtilis* AMR^[24]等。此外,细菌中的沙雷氏菌(*Serratia*)、副球菌属(*Paracoccus*)、铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)、金黄杆菌(*Chryseobacterium*)以及中间仓白杆菌(*Ochrobactrum intermedium*)等也能够产生角蛋白酶,并可用于降解羽毛角蛋白^[25]。总体上看,菌株的最适 pH 为 6~9,最适温度范围为 25~65 ℃,羽毛降解率可达到 50%以上。Giwu 等^[26]从家禽垃圾场分离出 *Pseudomonas aeruginosa* GNFx,发酵 96 h 时,角蛋白酶活性为 2 055.45 U/mL。同时该研究发现,该菌株在 80 ℃ 下的半衰期超过 60 min,展现出菌株 GNFx 良好的热稳定性。Bokveld 等^[27]从家禽垃圾场分离出冷水金黄杆菌 FANN1(*Chryseobacterium aquifrigidense* FANN1),通过发酵 72 h 后,发酵液上清液的角蛋白酶活性达到 1 664.55 U/mL,在最优条件下(pH 8.0、40 ℃)对羽毛进行降解,其降解产物中蛋白质得率和总游离氨基酸含量分别为 50.32% 和 23.25%。Mazotto 等^[24]用蔗糖代替培养基中的酵母提取物,发酵后的菌株 *Bacillus subtilis* AMR 使羽毛水解产物中的蛋白质含量增加了 3 倍,羽毛降解率从 70% 提高到 96%。Abdel-Fattah 等^[20]从废弃的羽毛、羊毛、皮革中分离出菌株 *Bacillus licheniformis* ALW1,其角蛋白酶活性可达到 72.00 U/mL,在最适条件(pH 8.0、65 ℃)下粗酶液能够使羽毛的降解率达到 64%。在放线菌门中,拥有分解羽毛特性的主要是链霉菌属(*Streptomyces*)^[28]。Hamma 等^[29]分离出 1 株嗜热放线菌 *Streptomyces* strain DZ06,经研究发现该菌株在 pH 为 6.3、温度为 41 ℃ 的条件下以 6.13 g/L 鸡毛粉为底物、接种量为 1 mL 3.98×10^7 个孢子,孵育 4.11 d,菌株所产的角蛋白酶活性可以达到 489.24 U/mL。Abdelmoteleb 等^[30]从

沙漠植物根基分离出菌株内孢链霉菌 A-ICA(*Streptomyces netropsis* A-ICA),在最佳条件下(pH 7.0、25 ℃),菌株所产角蛋白酶活性达到 113.60 U/mL,羽毛水解液中可溶性蛋白含量达到 423.30 μg/mL,羽毛降解率达到 84%。相较于其他细菌,链霉菌不仅能够分泌角蛋白酶和还原性物质,还凭借其菌丝产生的物理压力,加速了羽毛的分解过程,这一特性是其他细菌类微生物所不具备的^[31]。

能够降解羽毛角蛋白的真菌主要有金孢子菌属(*Chrysosporium*)、曲霉属(*Aspergillus*)以及地丝菌属(*Geotrichum*)等^[32]。Bohacz^[33]从土壤中分离出黄褐隐囊菌 B21/4-5(*Aphanoascus fulvescens* B21/4-5),并通过响应面法对该菌株的培养条件进行优化,发现该菌株的最佳培养条件为 pH 7.5 和 29 ℃,此时羽毛的降解率为 71%。Kim^[34]采用添加羽毛粉的基础培养基在 pH 8.0 和 28 ℃ 条件下对从家禽养殖场分离出的菌株黄曲霉 K-03(*Aspergillus flavus* K-03)进行培养,其角蛋白酶产量在培养 16 d 后达到最大值,菌株所产角蛋白酶经纯化后活性为 316.50 U/mg。Gahatraj 等^[35]在处理家禽粪便区域的土壤中分离出菌株曲霉 Iro-1(*Aspergillus* sp. Iro-1),使用添加了羽毛的培养基在 pH 8.0 和 30 ℃ 条件下进行发酵,发酵 30 d 后,羽毛降解率可达到 50%。Mozejko 等^[36]从土壤中分离出菌株 *Trichophyton ajelloi* strains XII,并对该菌株的培养条件进行优化,得出的结论是该菌株的最佳培养条件为 pH 4.5 和 28 ℃,此时羽毛的降解率为 59%。这些真菌具有产生角蛋白酶的能力,但它们的生长周期相对较长,发酵条件复杂且难以精确控制,故而在工业化应用中面临诸多挑战。

2.3.2 生物酶解法 生物酶解法主要通过蛋白酶降解羽毛角蛋白,常用酶包括胰蛋白酶、胃蛋白酶、木瓜蛋白酶以及角蛋白酶等。其中,角蛋白酶对富含二硫键的角蛋白底物具有高度特异性,能够高效降解角蛋白。因此,相较于其他蛋白酶,角蛋白酶在禽类羽毛降解中展现出更高的效率和应用潜力。

根据蛋白酶数据库(MEROPS)中的分类,已报道的角蛋白酶主要属于丝氨酸蛋白酶家族和金属蛋白酶家族。丝氨酸蛋白酶的来源较为广泛,一般在其高度保守域中存在催化三联体天冬氨酸-组氨酸-丝氨酸(Asp-His-Ser),而金属蛋白酶的显著特点是其活性中心存在金属离子^[37]。

角蛋白酶来源于多种微生物,包括细菌、真菌等^[38]。角蛋白酶来源不同,表现出的理化性质也有所不同(表 2)。Kshetri 等^[39]从家禽粪便垃圾场中分离出菌株 *Bacillus* sp. RCM-SSR-102,并从该菌株中纯化出一种丝氨酸金属蛋白酶,该角蛋白酶的 pH 以及最适温度分别为 10.0、50 ℃,羽毛降解率可达到 100%。Yan 等^[40]从菌株拟无枝酸菌属 BJA-103 (*Amycolatopsis* sp. BJA-103)中纯化出一种新型碱性角蛋白酶,并在菌株密旋链霉菌 Act12 (*Streptomyces*

pactum Act12)中成功表达,该酶最适温度以及 pH 分别是 60 ℃、11.0,在 60 ℃下孵育 1 h 后,仍具有 80%的活性,具有良好的热稳定性,是第一个来自拟无枝酸菌属被表征的 S8 家族角蛋白酶。Wang 等^[41]从茶园土壤中分离出的苏云金芽孢杆菌能够生产出高水平的细胞外角蛋白酶,经研究发现该酶最适温度以及 pH 分别为 50 ℃、6.2,且对 Al³⁺表现出高抗性,是一种耐铝性丝氨酸金属角蛋白酶。

表 1 已报道的能降解角蛋白的微生物

Table 1 Reported keratin-degrading microorganisms

微生物	菌株	底物	比酶活 (U/mL)	最适 pH	最适温度 (℃)	促进剂	降解率 (%)
细菌	短小芽孢杆菌 AR57 (<i>Bacillus pumilus</i> AR57) ^[19]	鸡羽毛	—	9.0	45	Ca ²⁺ 、Mn ²⁺ 、Mg ²⁺ 、二甲基亚砷	100
	地衣芽孢杆菌 ALW1 (<i>Bacillus licheniformis</i> ALW1) ^[20]	鸡羽毛	72.00	8.0	65	—	64
	蜡样芽孢杆菌 VITSDVM4 (<i>Bacillus cereus</i> VITSDVM4) ^[21]	羽毛	174.00	7.0	25	—	—
	枯草芽孢杆菌 GH2 (<i>Bacillus subtilis</i> GH2) ^[22]	羽毛	421.65	7.0	45	Ca ²⁺	—
	贝莱斯芽孢杆菌 NA16 (<i>Bacillus velezensis</i> strain NA16) ^[23]	羽毛	288.00	6.5	50	—	99
	<i>Bacillus subtilis</i> AMR ^[24]	羽毛	418.70	—	30	Mn ²⁺ 、Ca ²⁺ 、Mg ²⁺	96
	蛋白水解金黄杆菌 FGn (<i>Chryseobacterium proteolyticum</i> FGn) ^[26]	鸡羽毛	1 756.36	8.0	50	吐温-80	—
	冷水金黄杆菌 FANN1 (<i>Chryseobacterium aquifrigidense</i> FANN1) ^[27]	羽毛	1 664.55	8.0	40	Na ⁺ 、Al ³⁺ Fe ³⁺	—
	铜绿假单胞菌 GNFX (<i>Pseudomonas aeruginosa</i> GNFX) ^[26]	鸡羽毛	2 055.45	8.0	60	Fe ³⁺ 、K ⁺	—
	链霉菌属 (<i>Streptomyces</i>) strain DZ 06 ^[29]	鸡毛粉	458.00	6.3	40	—	—
真菌	内孢链霉菌 A-ICA (<i>Streptomyces netropsis</i> A-ICA) ^[30]	鸡羽毛	113.60	7.0	25	—	84
	黄褐隐囊菌 B21/4-5 (<i>Aphanoascus fulvescens</i> B21/4-5) ^[33]	羽毛	—	7.5	29	—	71
	黄曲霉 K-03 (<i>Aspergillus flavus</i> K-03) ^[34]	羽毛粉	316.50	8.0	45	二硫苏糖醇、乙二醇四乙酸	—
	曲霉 Iro-1 (<i>Aspergillus</i> sp. Iro-1) ^[35]	羽毛	—	8.0	30	—	50
	<i>Trichophyton ajelloi</i> strains XII ^[36]	羽毛	—	4.5	20	—	59

—表示该文献中相关内容未报道。

通常野生型蛋白酶表达产量低,难以满足工业要求,且有些菌株具有致病性,因此天然角蛋白酶的工业化生产比较困难。目前已报道的角蛋白酶胞外产量较低,应用性较差,很难满足工业化应用需求^[42],因而需要开发出新的能够提升角蛋白酶性能的方法。随着生物技术的发展,开发并优化角蛋白酶的表达体系已成为一种能够有效提升角蛋白酶性

能的方法。该方法具有生产率高、可操作性强和安全性高的特点。其中最常用的表达系统是大肠杆菌 (*Escherichia coli*)、芽孢杆菌 (*Bacillus*) 和毕赤酵母 (*Pichia pastoris*)^[43]。

大肠杆菌是一种简单而优良的生物系统,在工业上具有广泛的应用。大肠杆菌具有生长速度快、生物系统简单的特点,且已成功表达多种不同来源

的角蛋白酶基因。Fang 等^[44]利用 *Escherichia coli* BL21(DE3)成功表达了嗜麦芽窄食单胞菌 BBE11-1 (*Stenotrophomonas maltophilia* BBE11-1)来源的角蛋白酶基因,该角蛋白酶的最适 pH 为 9.0,最适温度为 60 ℃,在此条件下其比酶活为 712.00 U/mL。Li 等^[45]使用 *Escherichia coli* BL21(DE3)异源表达了来源于外芽孢杆菌 JY-23 (*Ectobacillus* sp. JY-23)的角蛋白酶基因,该酶的最适 pH 和最适温度分别是 9.0 和 60 ℃,其比酶活为 5 271.38 U/mg,与二硫苏糖醇共同作用 72 h 时可将羽毛完全降解。尽管大肠杆菌具有遗传背景相对清晰、生长快、细胞密度高、易操作等特点,但在实际应用中仍存在问题,如形成无活性包涵体、分泌效率低等。这主要是因为角蛋白酶滞留在宿主细胞内会引起细胞毒性和错误的蛋白质折叠,从而导致细胞裂解和前体失活^[46]。芽孢杆菌具有优良的蛋白质分泌能力,通常被认为是一种食品级安全菌株,被广泛用于工业上的大规模

蛋白质生产。在芽孢杆菌表达系统中,蛋白质通常被分泌到细胞外的培养物中,促进所需产物的产生和积累,同时为下游纯化操作提供方便^[47]。1997 年 Lin 等^[48]首次在 *Bacillus subtilis* DB104 中表达了 *Bacillus licheniformis* PWD-1 角蛋白酶基因。Yong 等^[49]使用 *Bacillus subtilis* WB600 成功表达了来源于 *Bacillus subtilis* S1-4 的角蛋白酶基因,该酶的最适 pH 和最适温度分别为 9.0 和 50 ℃。Li 等^[50]采用 *Bacillus subtilis* WB600 表达了来源于外芽孢杆菌 JY-23 (*Ectobacillus* sp. JY-23)的角蛋白酶基因,该酶的比酶活为 182.13 U/mL,羽毛降解率可达到 94%。毕赤酵母表达系统是 20 世纪 80 年代初开发的一种外源蛋白质表达系统^[51]。Liu 等^[52]在毕赤酵母中成功表达了来自 *Bacillus licheniformis* BBE11-1 的角蛋白酶基因,该酶最适 pH 和最适温度分别为 10.0 和 70 ℃,其比酶活为 1 050.00 U/mL。

表 2 已报道的角蛋白酶的来源及其理化性质

Table 2 Sources and physicochemical properties of reported keratinases

来源	底物	比酶活 (U/mL)	最适 pH	最适温度 (℃)	促进剂	降解率 (%)
芽孢杆菌 RCM-SSR-102 (<i>Bacillus</i> sp. RCM-SSR-102) ^[39]	羽毛	—	10.0	50	吐温-20、Ca ²⁺ 、吐温-80、Mg ²⁺	100
苏云金芽孢杆菌 (<i>Bacillus thuringiensis</i>) ^[41]	羽毛	—	6.2	50	Mn ²⁺ 、二甲基亚砷	—
枯草芽孢杆菌 S1-4 (<i>Bacillus subtilis</i> S1-4) ^[49]	羽毛	—	9.0	50	Ca ²⁺ 、Mg ²⁺ 、Cu ²⁺	—
地衣芽孢杆菌 BBE11-1 (<i>Bacillus licheniformis</i> BBE11-1) ^[52]	羽毛	1 050.00	10.0	70	—	—
<i>Bacillus subtilis</i> SCK6 ^[53]	羽毛	1 500.00	11.0	50	二硫苏糖醇	100
解角蛋白马杜拉放线菌 Cpt20 (<i>Actinomadura keratinilytica</i> strain Cpt20) ^[54]	羽毛	96 700.00	8.0	50	Ca ²⁺ 、Mg ²⁺ 、Mn ²⁺	—
<i>Actinomadura keratinilytica</i> strain Cpt20 ^[54]	羽毛	42 653.00	7.0	40	Ca ²⁺ 、Zn ²⁺ 、Fe ²⁺	—
拟无枝酸菌属 BJA-103 (<i>Amycolatopsis</i> sp. BJA-103) ^[40]	羽毛	21.33	11.0	60	β-巯基乙醇、二硫苏糖醇	—
嗜麦芽窄食单胞菌 BBE11-1 (<i>Stenotrophomonas maltophilia</i> BBE11-1) ^[44]	羽毛	712.00	9.0	60	Ca ²⁺	—
金色链霉菌 K13 (<i>Streptomyces aureofaciens</i> K13) ^[55]	羊毛	—	12.0	75	Li ⁺ 、Sr ²⁺ 、Cu ²⁺ 、吐温-80、聚乙二醇对异辛基苯基醚	—
外芽孢杆菌属 JY-23 (<i>Ectobacillus</i> sp. JY-23) ^[45]	羽毛	5 271.38	9.0	60	二硫苏糖醇、β-巯基乙醇	100
<i>Ectobacillus</i> sp. JY-23 ^[50]	羽毛	182.13	—	—	—	94
内源金黄杆菌 9_R23581T (<i>Chryseobacterium carnipullorum</i> 9_R23581T) ^[56]	羽毛	—	8.5	50	Ca ²⁺ 、Mg ²⁺	—
高温放线菌属 YT06 (<i>Thermoactinomyces</i> sp. YT06) ^[57]	角蛋白	1 325.00	8.5	65	Mn ²⁺ 、β-巯基乙醇	—

—表示该文献中相关内容未报道。

2.3.3 生物降解角蛋白机制 角蛋白分子内存在 的大量二硫键是维持其高级结构稳定的关键。然而

研究结果表明,破坏这些二硫键是实现角蛋白有效降解的前提。目前,角蛋白的生物降解机制尚未被完全阐明,普遍认为角蛋白结构中的二硫键首先被破坏,导致其构象变得松散,从而更易被角蛋白酶及

其他蛋白酶等酶系进一步水解(图1)。变性是角蛋白生物降解过程中最为关键的步骤。针对二硫键的断裂机制,目前主要存在4种假说:物理压力理论、膜电位理论、硫解理论和复合酶理论。

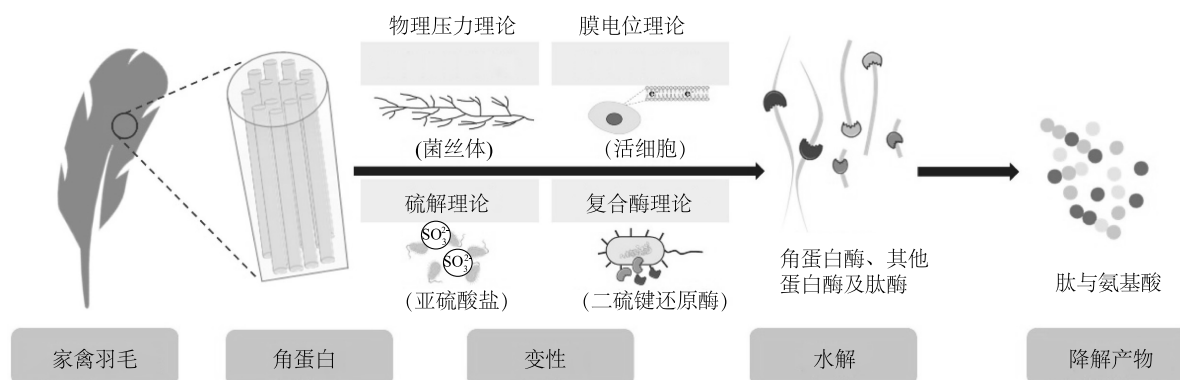


图1 家禽羽毛角蛋白降解机制

Fig.1 Mechanism of poultry feather keratin degradation

2.3.3.1 物理压力理论 物理压力理论又称为机械压力理论,通常用于解释能够产生菌丝体的微生物的羽毛角蛋白降解机制。微生物所产菌丝体的生长张力使羽毛表层膨胀和破裂,随后菌丝体侵入表层和角蛋白深处,产生的机械压力使角蛋白中的肽键暴露出来,以便角蛋白酶将其降解^[58]。Li等^[31]发现 *Streptomyces* sp. SCUT-3 能够通过有效的菌丝体伸长和缠结展现出极端的机械渗透性,从而促进羽毛降解。虽然由菌丝体生长引起的物理压力是破坏角蛋白致密结构的主要力量,但它不能溶解角蛋白。因此,它还需要角蛋白酶的催化作用。

2.3.3.2 膜电位理论 膜电位理论,又称细胞膜表面氧化还原理论,强调完整细胞和细胞膜的存在对于角蛋白二硫键断裂的重要性。该理论基于具有代谢活性的全细胞,认为细胞膜表面与细胞结合的氧化还原系统或分泌到细胞外的还原性物质能够破坏二硫键,进而促使角蛋白降解,但该理论中还原二硫键的具体方式仍有待研究。Ramnani等^[59]采用 *Bacillus licheniformis* RG1 对羽毛进行降解时发现,单独使用角蛋白酶和二硫键还原酶并不能完全降解羽毛,仅当存在活细胞时,羽毛才能完全被降解。在羽毛的降解过程中细菌黏附在底物表面,通过连续供应还原剂,从而破坏二硫键。Bockle等^[60]研究发现密旋链霉菌(*Streptomy-*

ces pactum)的细胞匀浆对二硫键不具备还原力,新鲜菌液还原力较弱,而洗涤过的菌丝体还原力最强。

2.3.3.3 硫解理论 硫解理论是指微生物在代谢过程中通过分泌亚硫酸盐破坏角蛋白二硫键,从而有助于角蛋白酶进一步降解角蛋白。研究发现,亚硫酸盐能够将胱氨酸分解为半胱氨酸和硫代半胱氨酸,而亚硫酸盐逐渐转化为硫酸盐^[58]。Liang等^[61]敲除亚硫酸盐代谢途径和半胱氨酸代谢途径相关的基因,发现亚硫酸盐产量以及羽毛降解率明显降低。

2.3.3.4 复合酶理论 复合酶理论指出,角蛋白的降解依赖于一个由二硫键还原酶、内切蛋白酶和外切蛋白酶等多种酶协同构成的复合酶系统。在该系统的作用下,角蛋白被降解为多肽、氨基酸等产物。研究发现,纯角蛋白酶并不能有效降解角蛋白,其作用机制高度依赖复合酶系的协同效应^[53]。张宝玉等^[62]发现采用二硫键还原酶与角蛋白酶协同降解羽毛时,其羽毛水解液中可溶性蛋白的含量是单独采用角蛋白酶降解羽毛时的3倍。Pei等^[63]研究发现粗角蛋白酶和氨肽酶与羽毛反应8h后,羽毛的降解率为78%。此外,有研究结果表明二硫键还原酶能够破坏羽毛中的二硫键,促进了角蛋白酶对羽毛中角蛋白的有效水解作用,二者共同促进了对羽毛的有效降解^[64]。

3 羽毛降解产物的应用

羽毛的主要成分为角蛋白,属于一种结构稳定、不易被普通蛋白酶水解的硬质蛋白,也是一种重要的动物源性蛋白质资源。通过物理、化学或生物降解等方式处理后,羽毛角蛋白的二硫键被破坏,其紧密的三维结构得以解离,转化为可溶性降解产物。这些产物中富含多种氨基酸、小分子多肽以及部分可溶性蛋白,具有较高的营养价值和良好的吸收特性。因此,羽毛降解产物在畜禽饲料、水产养殖、有机肥料以及日用化学品等领域都展现出广阔的应用前景^[65](图2)。



图2 羽毛角蛋白降解产物的应用

Fig.2 Application of poultry feather keratin degradation products

3.1 羽毛降解产物

Elleboudy 等^[66]通过扫描电镜-能谱(SEM/EDX)联用技术分析发现,羽毛水解产物除碳外,主要由氧、磷、硫和硒组成,进一步通过分析水解产物的傅里叶变换红外光谱图像确定其中存在肽和氨基酸所特有的羧基和氨基的特征峰。Hong 等^[67]采用双频狭缝超声(DFSU)技术辅助酶解羽毛,并通过扫描电子显微镜与原子力显微镜对降解产物的微观结构进行分析发现,经超声辅助酶解后,羽毛蛋白颗粒呈现出更丰富的空隙结构、更小的粒径及更均匀的分布特征。此外,蛋白质分子中的游离巯基含量上升,二硫键含量与表面疏水性降低。Hong 等^[67]采用傅里叶变换红外光谱

技术对降解产物的蛋白质结构进行进一步分析发现,降解产物中的蛋白质二级结构发生改变, α -螺旋、 β -转角和 β -折叠减少,而无规则卷曲含量增加。Škerget 等^[68]通过 Zeta 电位和粒径分析发现,经过亚临界水处理后的羽毛降解产物是一种胶体溶液,其颗粒具有聚集倾向,这一特性使其能够作为 biomedical 应用配方的基础材料。Stiborova 等^[69]采用 *Pseudomonas* sp. P5 与 0.6% 的氢氧化钾溶液分别对羽毛进行降解,发现菌株降解产物中的肽含量(6.2 g/L)低于碱降解产物中的肽含量(17.2 g/L)。Jin 等^[70]利用嗜热厌氧菌 AW-1 (*Fervidobacterium islandicum* AW-1)对羽毛进行厌氧发酵,发现羽毛降解产物中多肽含量可达 4.4 g/L,该工艺可实现羽毛高效降解与羽毛多肽同步富集。Bokveld 等^[27]采用菌株冷水金黄杆菌 FANN1 (*Chryseobacterium aquifrigidense* FANN1)降解羽毛,测得降解产物中的蛋白质含量和总游离氨基酸含量分别为 50.30% 和 23.30%,其中精氨酸和丝氨酸相对含量较高。Giwu 等^[26]系统揭示了嗜温菌株与嗜热菌株在羽毛降解中的差异:嗜温菌株蛋白水解金黄杆菌 FGNN (*Chryseobacterium proteolyticum* FGNN)在 50 °C 下对羽毛进行降解,降解产物中精氨酸、甘氨酸的丰度相对较高;嗜热菌株铜绿假单胞菌 GNFX (*Pseudomonas aeruginosa* GNFX)在 60 °C 下对羽毛进行降解,降解产物中谷氨酸、丝氨酸、天冬氨酸、甘氨酸、丙氨酸、缬氨酸和亮氨酸呈现出协同富集现象。Zhang 等^[71]采用易错 PCR 技术构建突变体库,通过高通量筛选获得酶活性增强的突变体角蛋白酶,实现了羽毛的高效生物降解,经定向进化改造的角蛋白酶使羽毛降解率从 49% 显著提高至 88%。同时,研究发现羽毛经突变后的角蛋白酶水解 12 h 后,降解液中总氨基酸的含量高达 4 972.34 mg/mL,其中组氨酸、甘氨酸、苏氨酸、酪氨酸和赖氨酸含量均显著增加,苏氨酸含量比初始值增加了 176 倍,该突变酶对极性氨基酸具有水解增强效应。Ablimit 等^[23]使用菌株贝莱斯芽孢杆菌 NA16 (*Bacillus velezensis* NA16)对不同禽类羽毛进行降解,发现该菌株对不同底物的降解能力具有显著差异:鹅毛被降解 96 h 后,其降解产物中的总氨基酸含量为 4 918.00 mg/L;鸡毛被降解 72 h 后,其降解产物中总氨基酸含量为 7 599.00 mg/L,显著高于鹅毛降解产物中的总氨基酸含量。此外,鸡毛降解产物中 17 种氨基酸含量均较高,其

中苯丙氨酸(1 050.00 mg/L)、缬氨酸(960.00 mg/L)、谷氨酸(950.00 mg/L)含量较高,占总氨基酸含量的38.70%。

3.2 羽毛降解产物的应用

3.2.1 动物饲料 羽毛经高效降解处理后,其产物富含多种营养物质。将其与其他饲料原料配合使用,可有效调节饲料氨基酸平衡,补充必需氨基酸,促进动物生长发育,提高饲料整体的营养价值与氨基酸消化率,同时有效降低饲料生产成本,实现资源高效利用与经济效益的双重提升^[71]。然而,由于家禽羽毛中部分氨基酸(如甲硫氨酸、组氨酸和赖氨酸)含量相对较低,且在加工过程中易造成部分必需氨基酸的损失,因此在实际饲料中应用时需特别注意其添加比例及氨基酸平衡问题。Osunbami等^[72]在肉鸡的基础日粮中加入不同比例的羽毛粉,研究发现肉鸡的代谢能从13.52 MJ/kg线性增加到14.09 MJ/kg,有效提高了肉鸡的代谢效率及饲料的利用率。Yeh等^[73]利用 *Bacillus subtilis* var. natto N21 与酿酒酵母 Y10(*Saccharomyces cerevisiae* Y10)对羽毛进行降解,发现酶解能够增加羽毛降解产物中的氨基酸消化率;将羽毛降解产物添加进肉鸡日粮中,能够增强肉鸡的生长性能。Pan等^[74]使用通过酶解所得的羽毛降解产物替代保育猪日粮中的其他动物来源蛋白质,发现保育猪的平均日增重提高了15%,而且提升了保育猪的肠道健康水平。Huang等^[75]将羽毛粉与豆粕共同发酵后添加至母猪和仔猪的日粮中,不仅有效增强了母猪与仔猪的生长性能和免疫力,还提升了饲料转化率。研究结果表明,在欧洲鲈鱼幼鱼饲料中,商用羽毛粉可替代高达76%的鱼粉,且不产生负面影响^[76]。Ke等^[77]发现羽毛降解产物可以显著增加鱼类肠道微生物的多样性,并提高鱼肠道中的蛋白质水解活性。此外,鱼类肠道中潜在致病菌的相对丰度显著降低,从而进一步改善了鱼类肠道健康。Pacheco等^[78]采用蛋白酶与脂肪酶对羽毛-血液混合物进行酶解处理,并将所得水解产物作为日粮用于比格犬饲养试验。结果表明,与仅经水解处理制备的饲料相比,该酶解处理显著提高了营养物质的总表观消化率、总能代谢率、可消化能系数及总能利用率。Baloui等^[79]研究发现,在犬类日粮中使用羽毛粉替代禽肉,未对犬只健康产生不良影响。

3.2.2 植物肥料 羽毛降解产物是一种有机氮

源,其主要成分包括肽、氨基酸及多种矿物质元素。其中,肽与氨基酸可直接被植物根系和叶片吸收,并转运至其他组织,同时还可能作为生长刺激剂促进植物生长^[80]。Bhange等^[81]研究发现,羽毛降解产物能够促进细菌合成生长素,进而促进植物胚根与胚芽的伸长,增强植株对土壤养分的吸收能力。Goda等^[82]使用羽毛降解产物作为土壤改良剂可显著促进玉米生长。与无添加的空白对照组及100%推荐剂量的氮磷化肥处理组相比,羽毛降解产物处理使玉米叶表面积分别提高了695%和37%。此外,该处理还显示出对土壤阴离子交换能力与植物生长指标的协同增强作用。Adelere等^[83]将羽毛降解产物作为有机氮肥用于长蒴黄麻和苋菜的栽培中,发现该处理使植物的根长、茎高、茎鲜重、干重、叶数、叶面积和叶绿素含量均提高1.5倍以上。羽毛降解产物还显著增强了蔬菜的整体生长性能、营养品质和抗氧化特性,同时改善了土壤养分状况和生物活性。Devi等^[84]在四季豆栽培中使用10%的羽毛降解产物作为肥料,有效提高了四季豆的田间出苗率、株高以及分枝数等生长指标,并显著增加了产量。此外,羽毛降解产物还能促进四季豆高质量种子的形成。

3.2.3 其他用途 除上述应用之外,羽毛降解产物还可用于微生物培养^[85]、护肤品^[86]、医药^[87]以及生物复合材料^[88]等领域。曹亮亮等^[85]使用酸解羽毛粉完全代替蛋白胨配制新型细菌培养基,用于培养大肠杆菌和枯草芽孢杆菌。结果表明,与LB培养基对照组相比,2种菌株的生物量分别提高了21.6%和27.8%;且在进入稳定期时,二者在新培养基中的生物量仍均高于LB培养基。Yeo等^[86]利用冰岛嗜热菌 AW-1(*Fervidobacterium islandicum* AW-1)对羽毛进行降解,发现其降解产物不仅能够预防细胞中黑色素的生成,还可减轻由紫外线引起的胶原蛋白降解,展现出作为护肤品功能性成分的应用潜力。Mokrejš等^[89]报道,由于角蛋白降解产物的分子量分布范围较广,其中低分子量组分易于渗透至皮肤角质层,而高分子量组分可在表皮形成保护膜,因此将其添加于软膏基质中可增强皮肤水合作用并改善屏障功能。Mu等^[88]研究发现,由角蛋白降解产物与甲壳素纳米颗粒制成的角蛋白复合纤维,其细度与丝绸相似,

而韧性优于羊毛。此外,羽毛降解产物中蛋白质含量丰富,尤其是鸡羽毛降解产物具备良好的生物相容性、耐湿性和机械性能,加上其来源广泛、易于获取,是一种理想的蛋白质基质复合纤维原料^[88]。Liu^[87]报道,羽毛角蛋白与天然多糖结合,可形成具有离子键和二硫键双重交联的纳米胶体,可用于药物递送系统。Amano 等^[90]的研究结果表明,羽毛角蛋白肽能够上调角质细胞中丝聚蛋白等表皮细胞的表达,并促进成纤维细胞胶原蛋白的合成,从而增强皮肤细胞功能并加速伤口愈合过程。Wang 等^[91]也指出,羽毛角蛋白与人发角蛋白在伤口愈合性能和生物降解特性方面较为相似,且与人体组织相容性高,无免疫原性和系统毒性。因此,羽毛降解产物在生物医学领域,尤其是伤口敷料与组织工程方面,具备广阔的应用潜力。

4 结 语

家禽羽毛富含角蛋白,其复杂的空间结构以及大量的分子内与分子间二硫键,赋予了角蛋白极高的稳定性,也导致羽毛难以通过自然途径被有效降解。大量废弃羽毛的堆积不仅造成资源浪费,还会带来环境污染问题。在羽毛降解处理方法中,传统的物理与化学法操作虽相对简便,产物溶解率高和消化性较好,但往往能耗高、污染大、反应环境极端,易破坏部分氨基酸活性。相比之下,生物降解法(微生物发酵和生物酶解)在温和条件下即可高效发挥作用,过程对环境友好,能耗较低,且降解产物中可溶性蛋白质、小肽及氨基酸的完整性好,得率高,显示出显著的技术与环保优势。凭借高效、节能、操作简便等特点,生物降解法在羽毛处理与资源化利用领域展现出广阔的应用潜力。

羽毛降解产物可作为优质蛋白质原料,用于配制水产与畜禽饲料,替代鱼粉、豆粕等传统蛋白质来源,不仅有助于满足动物对氨基酸的需求、促进生长发育,还可提高饲料利用效率与动物健康水平。同时,羽毛降解产物还能作为优质有机氮源,用于开发生物肥料,替代部分化肥,有助于改善土壤结构、提高作物产量与品质。此外,羽毛降解产物在微生物培养基组成、皮肤病学敷料和功能性护肤品等领域也具备广泛的应用前景。

尽管生物降解处理在家禽羽毛资源化利用中

表现出显著优势,但目前仍面临诸多挑战。在微生物发酵方面,高效降解菌株的筛选仍较为困难,发酵过程难控制,易受环境条件影响,稳定性与重复性较差;生物酶法处理则普遍存在角蛋白酶活性偏低、生产成本低、规模化连续处理工艺不成熟、复合酶协同机制不明确等问题。此外,无论是微生物发酵液还是酶解产物,羽毛降解产物的分离纯化、标准化质量控制及终端产品市场化应用也有待系统优化与推广。因此,未来研究应聚焦于以下几个方面:一、构建遗传稳定的高效降解工程菌株,通过代谢工程手段强化其角蛋白酶分泌能力和环境适应性;二、开发智能控制与实时监测的发酵工艺,提升过程稳定性和产物一致性;三、优化发酵底物配伍与培养基组成,降低发酵成本并提高产物得率;四、通过蛋白质工程手段改良角蛋白酶的热稳定性、底物亲和力和催化效率;五、开发低成本、高效率的发酵工艺以及酶制剂生产工艺,推进固定化酶技术与连续式反应器的应用;六、构建多酶协同降解体系,提升羽毛全组分利用效率;七、发展绿色高效的降解产物分离纯化技术,并拓展其高值化应用途径。随着生物技术的不断进步和循环经济政策的支持力度增大,家禽羽毛的资源化利用将逐步向规模化、高值化和绿色化方向发展,为中国农业、工业及医疗等领域提供新的增长点,并为推动产业可持续发展与生态文明建设提供关键技术支撑。

参考文献:

- [1] MEYERS M A, CHEN P Y, LIN A Y, et al. Biological materials: structure and mechanical properties[J]. *Progress in Materials Science*, 2008, 53(1): 1-206.
- [2] FERRARO V, ANTON M, SANTÉ-LHOUELLIER V. The “sisters” α -helices of collagen, elastin and keratin recovered from animal by-products: functionality, bioactivity and trends of application [J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2016, 51: 65-75.
- [3] BRUCE FRASER R D, PARRY D A D. The structural basis of the filament-matrix texture in the avian/reptilian group of hard β -keratins[J]. *Journal of Structural Biology*, 2011, 173(2): 391-405.
- [4] WU P, NG C S, YAN J, et al. Topographical mapping of α - and β -keratins on developing chicken skin integuments[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(49): E6770-E6779.
- [5] GOERNER-HU X, SCOTT E L, SEEGER T, et al. Reaction sta-

- ges of feather hydrolysis; factors that influence availability for enzymatic hydrolysis and cystine conservation during thermal pressure hydrolysis[J]. *Biotechnology and Bioprocess Engineering*, 2020, 25(5):749-757.
- [6] SINHORINI M R, BALBINOT-ALFARO E, DE AGUIAR W, et al. Influence of process parameters and raw material on the characteristics of hydrolyzed feather meal[J]. *Waste and Biomass Valorization*, 2021, 12(5):2469-2476.
- [7] 金征宇. 挤压技术及其在食品饲料中的应用[M]. 无锡:江南大学, 2008.
- [8] 朱选, 阳会军, 刘当慧, 等. 羽毛粉的膨化加工[J]. *饲料研究*, 2001, 1(1):37-39.
- [9] 张晓辉, 王志民, 冯有善. 处理废弃羽毛的新工艺—膨化法[J]. *饲料研究*, 2000, 23(11):33-35.
- [10] 张益奇. 羽毛角蛋白蒸汽闪爆解离与提取研究[D]. 无锡:江南大学, 2016.
- [11] ZHANG Y Q, ZHAO W, YANG R J. Steam flash explosion assisted dissolution of keratin from feathers[J]. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, 2015, 3(9):2036-2042.
- [12] ZHANG Y Q, YANG R J, ZHAO W. Improving digestibility of feather meal by steam flash explosion[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2014, 62(13):2745-2751.
- [13] VADILLO J, MONTES S, GRANDE H J, et al. Impact of steam-exploded feather incorporation on the biodegradation performance of renewable biocomposites[J]. *Polymers*, 2025, 17(7):910.
- [14] QIN X J, XU X, GUO Y J, et al. A sustainable and efficient recycling strategy of feather waste into keratin peptides with antimicrobial activity[J]. *Waste Management*, 2022, 144:421-430.
- [15] 吴承燕, 何爱明, 张焦南, 等. 碱解法优化可溶性羽毛肽工艺研究[J]. *福建轻纺*, 2024(3):7-10.
- [16] 杨波, 杨光, 王艳玲. 高温过氧乙酸法提取羽毛角蛋白工艺的研究[J]. *中国粮油学报*, 2007, 22(2):97-103.
- [17] NUUTINEN E M, WILLBERG-KEYRILÄINEN P, VIRTANEN T, et al. Green process to regenerate keratin from feathers with an aqueous deep eutectic solvent[J]. *RSC Advances*, 2019, 9(34):19720-19728.
- [18] ALAHYARIBEIK S, ULLAH A. Methods of keratin extraction from poultry feathers and their effects on antioxidant activity of extracted keratin[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, 148:449-456.
- [19] JAGADEESAN Y, MEENAKSHISUNDARAM S, SARAVANAN V, et al. Sustainable production, biochemical and molecular characterization of thermo-and-solvent stable alkaline serine keratinase from novel *Bacillus pumilus* AR57 for promising poultry solid waste management[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, 163:135-146.
- [20] ABDEL-FATTAH A M, EL-GAMAL M S, ISMAIL S A, et al. Biodegradation of feather waste by keratinase produced from newly isolated *Bacillus licheniformis* ALW1[J]. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 2018, 16(2):311-318.
- [21] SUBATHRA DEVI C, SHANKAR R, KUMAR S, et al. Production of keratinase from a newly isolated feather degrading *Bacillus cereus* VITSDVM4 from poultry waste[J]. *National Academy Science Letters*, 2018, 41(5):307-311.
- [22] ALAMNIE G. Production of keratinase enzyme from *B. subtilis* GH2 and its application in feather biodegradation[J]. *Biomass Conversion and Biorefinery*, 2024, 14(23):30113-30123.
- [23] ABLIMIT N, ZHENG F Z, WANG Y, et al. *Bacillus velezensis* strain NA16 shows high poultry feather-degrading efficiency, protease and amino acid production[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2024, 278:116353.
- [24] MAZOTTO A M, CEDROLA S M L, DE SOUZA E P, et al. Enhanced keratinase production by *Bacillus subtilis* amr using experimental optimization tools to obtain feather protein lysate for industrial applications[J]. *3 Biotech*, 2022, 12(4):90.
- [25] CALLEGARO K, BRANDELLI A, DAROIT D J. Beyond plucking: feathers bioprocessing into valuable protein hydrolysates[J]. *Waste Management*, 2019, 95:399-415.
- [26] GIWU N, NNOLIM N E, NWODO U U. Keratinases produced by *Chryseobacterium proteolyticum* FGn and *Pseudomonas aeruginosa* GNFx liberated amino acids from poultry feathers[J]. *Biomass Conversion and Biorefinery*, 2023, 15(1):687-699.
- [27] BOKVELD A, NNOLIM N E, NWODO U U. *Chryseobacterium aquifrigidense* FANN1 produced detergent-stable metallokeratinase and amino acids through the abasement of chicken feathers[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2021, 9:720176.
- [28] 方真. 嗜麦芽窄食单胞菌角蛋白酶的分子改造[D]. 无锡:江南大学, 2017.
- [29] HAMMA S, BOUCHERBA N, AZZOUZ Z, et al. Statistical optimisation of *Streptomyces* sp. DZ 06 keratinase production by submerged fermentation of chicken feather meal[J]. *Fermentation*, 2024, 10(10):500.
- [30] ABDELMOTELEB A, GONZALEZ-MENDOZA D, TZINTZUN-CAMACHO O, et al. Keratinases from *Streptomyces netropsis* and *Bacillus subtilis* and their potential use in the chicken feather degrading[J]. *Fermentation*, 2023, 9(2):96.
- [31] LI Z W, LIANG S, KE Y, et al. The feather degradation mechanisms of a new *Streptomyces* sp. isolate SCUT-3[J]. *Communications Biology*, 2020, 3:191.
- [32] SIVAKUMAR N, RAVEENDRAN S. Keratin degradation by bacteria and fungi isolated from a poultry farm and plumage[J]. *British Poultry Science*, 2015, 56(2):210-217.
- [33] BOHACZ J. Biodegradation of feather waste keratin by a keratinolytic soil fungus of the genus *Chrysosporium* and statistical optimization of feather mass loss[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2016, 33(1):13.
- [34] KIM J D. Purification and characterization of a keratinase from a feather-degrading fungus, *Aspergillus flavus* strain K-03[J]. *Mycobiology*, 2007, 35(4):219-225.
- [35] GAHATRAJ I, ROY R, PHUKAN B C, et al. Isolation, identi-

- cation, and molecular characterization of potential keratinolytic fungus sp. from Southern Assam; relevance to poultry wastes and its biological management [J]. Archives of Microbiology, 2024, 206 (3): 99.
- [36] MOZEJKO M, BOHACZ J. Optimization of conditions for feather waste biodegradation by geophilic *Trichophyton ajelloi* fungal strains towards further agricultural use [J]. International Journal of Environmental Research And Public Health, 2022, 31, 19 (17): 10858.
- [37] THADIYAN V, SHARMA V, GUPTA R. Keratinase and its diverse applications [J]. 3 Biotech, 2025, 15 (6): 151.
- [38] WANG Z, CHEN Y Z, YAN M C, et al. Research progress on the degradation mechanism and modification of keratinase [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2023, 107 (4): 1003-1017.
- [39] KSHETRI P, ROY S S, CHANU S B, et al. Valorization of chicken feather waste into bioactive keratin hydrolysate by a newly purified keratinase from *Bacillus* sp. RCM-SSR-102 [J]. Journal of Environmental Management, 2020, 273: 111195.
- [40] YAN X, ZHOU H Q, WANG R L, et al. Biochemical characterization and molecular docking of a novel alkaline-stable keratinase from *Amycolatopsis* sp. BJA-103 [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2025, 295: 139669.
- [41] WANG T W, LIANG C, XIAO S, et al. A thermostable aluminum-tolerant protease produced by feather-degrading *Bacillus thuringiensis* isolated from tea plantation [J]. Protein and Peptide Letters, 2021, 28 (5): 563-572.
- [42] YAHAYA R S R, NORMI Y M, PHANG L Y, et al. Molecular strategies to increase keratinase production in heterologous expression systems for industrial applications [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2021, 105 (10): 3955-3969.
- [43] GHAFAR I, IMTIAZ A, HUSSAIN A, et al. Microbial production and industrial applications of keratinases; an overview [J]. International Microbiology, 2018, 21 (4): 163-174.
- [44] FANG Z, ZHANG J, LIU B H, et al. Cloning, heterologous expression and characterization of two keratinases from *Stenotrophomonas maltophilia* BBE11-1 [J]. Process Biochemistry, 2014, 49 (4): 647-654.
- [45] LI K T, LI G H, LIANG Y Y, et al. Structural and enzymatic characterization of a novel metallo-serine keratinase KerJY-23 [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2024, 260: 129659.
- [46] FANG Z, SHA C, PENG Z, et al. Protein engineering to enhance keratinolytic protease activity and excretion in *Escherichia coli* and its scale-up fermentation for high extracellular yield [J]. Enzyme and Microbial Technology, 2019, 121: 37-44.
- [47] LAI Y H, WU X Y, ZHENG X L, et al. Insights into the keratin efficient degradation mechanism mediated by *Bacillus* sp. CN2 based on integrating functional degradomics [J]. Biotechnology for Biofuels and Bioproducts, 2023, 16 (1): 59.
- [48] LIN X, WONG S L, MILLER E S, et al. Expression of the *Bacillus licheniformis* PWD-1 keratinase gene in *B. subtilis* [J]. Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology, 1997, 19 (2): 134-138.
- [49] YONG B, FEI X T, SHAO H H, et al. Recombinant expression and biochemical characterization of a novel keratinase BsKER71 from feather degrading bacterium *Bacillus subtilis* S1-4 [J]. AMB Express, 2020, 10 (1): 9.
- [50] LI K T, LI G H, PENG S Y, et al. Effective biodegradation on chicken feather by the recombinant KerJY-23 *Bacillus subtilis* WB600; a synergistic process coupled by disulfide reductase and keratinase [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2023, 253: 127194.
- [51] YANG Z L, ZHANG Z S. Engineering strategies for enhanced production of protein and bio-products in *Pichia pastoris*; a review [J]. Biotechnology Advances, 2018, 36 (1): 182-195.
- [52] LIU B H, ZHANG J, GU L, et al. Comparative analysis of bacterial expression systems for keratinase production [J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2014, 173 (5): 1222-1235.
- [53] YANG L, WANG H, LYU Y, et al. Construction of a rapid feather-degrading bacterium by overexpression of a highly efficient alkaline keratinase in its parent strain *Bacillus amyloliquefaciens* K11 [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2016, 64 (1): 78-84.
- [54] KEROUAZ B, JAOUADI B, BRANS A, et al. Purification and biochemical characterization of two novel extracellular keratinases with feather-degradation and hide-dehairing potential [J]. Process Biochemistry, 2021, 106: 137-148.
- [55] GONG J S, WANG Y, ZHANG D D, et al. Biochemical characterization of an extreme alkaline and surfactant-stable keratinase derived from a newly isolated actinomycete *Streptomyces aureofaciens* K13 [J]. RSC Advances, 2015, 5 (31): 24691-24699.
- [56] MWANZA E P, VAN DER WESTHUIZEN W A, BOUCHER C E, et al. Heterologous expression and characterisation of a keratinase produced by *Chryseobacterium carnipullorum* [J]. Protein Expression and Purification, 2021, 186: 105926.
- [57] WANG L, ZHOU Y, HUANG Y, et al. Cloning and expression of a thermostable keratinase gene from *Thermoactinomyces* sp. YT06 in *Escherichia coli* and characterization of purified recombinant enzymes [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2019, 35 (9): 135.
- [58] PENG Z, ZHANG J, DU G C, et al. Keratin waste recycling based on microbial degradation: mechanisms and prospects [J]. ACS Sustainable Chemistry & Engineering, 2019, 7 (11): 9727-9736.
- [59] RAMNANI P, SINGH R, GUPTA R. Keratinolytic potential of *Bacillus licheniformis* RG1: structural and biochemical mechanism of feather degradation [J]. Canadian Journal of Microbiology, 2005, 51 (3): 191-196.
- [60] BOCKLE B, MULLER R. Reduction of disulfide bonds by *Streptomyces pactum* during growth on chicken feathers [J]. Applied and Environmental Microbiology, 1997, 63 (2): 790-792.

- [61] LIANG S, DENG J J, ZHANG M S, et al. Promotion of feather waste recycling by enhancing the reducing power and keratinase activity of *Streptomyces* sp. SCUT-3[J]. Green Chemistry, 2021, 23(14):5166-5178.
- [62] 张宝玉, 彭 政, 张 娟, 等. 基于二硫键还原酶异源表达与优化的羽毛废弃物双酶协同降解及应用[J]. 食品与发酵工业, 2023, 49(6):42-49.
- [63] PEI X D, LI F, YUE S Y, et al. Production and characterization of novel thermo- and organic solvent-stable keratinase and aminopeptidase from *Pseudomonas aeruginosa* 4-3 for effective poultry feather degradation[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2023, 30(2):2480-2493.
- [64] JI X M, YANG J H, CHEN J, et al. A synergistic catalytic system of keratinase and disulfide reductase for the bioconversion of feather wastes to feed alternative protein[J]. Food Bioscience, 2024, 59:104219.
- [65] 张 荣, 凌晓宁, 李昆太. 微生物降解角蛋白机制及角蛋白酶应用研究进展[J]. 生物灾害科学, 2020, 43(4):331-337.
- [66] ELLEBOUDY N S, TRABIK Y A, ABOULWAF A M M. Optimization of feather degradation by a *Bacillus thuringiensis* isolate using response surface methodology and investigation of the feather protein hydrolysate structure[J]. Biotechnology and Applied Biochemistry, 2023, 70(3):1258-1269.
- [67] HONG C, ZHU J Q, ZHAO Y M, et al. Effects of dual-frequency slit ultrasound on the enzymolysis of high-concentration hydrolyzed feather meal; biological activities and structural characteristics of hydrolysates[J]. Ultrasonics Sonochemistry, 2022, 89:106135.
- [68] ŠKERGET M, COLNIK M, ZEMLJIC L F, et al. Efficient and green isolation of keratin from poultry feathers by subcritical water[J]. Polymers, 2023, 15(12):2658.
- [69] STIBOROVA H, BRANSKA B, VESELA T, et al. Transformation of raw feather waste into digestible peptides and amino acids[J]. Journal of Chemical Technology & Biotechnology, 2016, 91(6):1629-1637.
- [70] JIN H S, PARK S Y, KIM J Y, et al. Fluorescence-based quantification of bioactive keratin peptides from feathers for optimizing large-scale anaerobic fermentation and purification[J]. Biotechnology and Bioprocess Engineering, 2019, 24(1):240-249.
- [71] ZHANG J, SU C, KONG X L, et al. Directed evolution driving the generation of an efficient keratinase variant to facilitate the feather degradation[J]. Bioresources and Bioprocessing, 2022, 9(1):38.
- [72] OSUNBAMI O T, ADEOLA O. Energy value of hydrolyzed feather meal and flash-dried poultry protein for broiler chickens and pigs[J]. Journal of Animal Science, 2022, 100(3):1-8.
- [73] YEH R H, HSIEH C W, CHEN K L. Two-stage fermented feather meal enhances growth performance and amino acid digestibility in broilers[J]. Fermentation, 2023, 9(2):128.
- [74] PAN L, MA X K, WANG H L, et al. Enzymatic feather meal as an alternative animal protein source in diets for nursery pigs[J]. Animal Feed Science and Technology, 2016, 212:112-121.
- [75] HUANG H J, LEE Y S, WENG B C, et al. Two-stage fermented feather meal-soybean meal product improves the performance and immunity of lactating sows and piglets[J]. Fermentation, 2023, 9(2):82.
- [76] OLIVA-TELES A, GONCALVES P. Partial replacement of fish-meal by brewers yeast (*Saccharomyces cerevisiae*) in diets for sea bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles[J]. Aquaculture, 2001, 202(3/4):269-278.
- [77] KE K M, SUN Y J, HE T T, et al. Effects of feather hydrolysates generated by probiotic *Bacillus licheniformis* WHU on gut microbiota of broiler and common carp[J]. Journal of Microbiology, 2024, 62(6):473-487.
- [78] PACHECO G F E, PEZZALI J G, DE MELLO KESSLER A, et al. Inclusion of exogenous enzymes to feathers during processing on the digestible energy content of feather meal for adult dogs[J]. Revista Brasileira de Zootecnia, 2016, 45(6):288-294.
- [79] BALOUEI F, STEFANON B, ARMONE R, et al. Nutritional and microbiome effects of a partial substitution of poultry meat with hydrolyzed feather meal in dog diets[J]. Microorganisms, 2025, 13(1):121.
- [80] COLLA G, NARDI S, CARDARELLI M, et al. Protein hydrolysates as biostimulants in horticulture[J]. Scientia Horticulturae, 2015, 196:28-38.
- [81] BHANGE K, CHATURVEDI V, BHATT R. Ameliorating effects of chicken feathers in plant growth promotion activity by a keratinolytic strain of *Bacillus subtilis* PF1[J]. Bioresources and Bioprocessing, 2016, 3(1):13.
- [82] GODA D A, EL-GAMAL E H, RASHAD M, et al. The optimization of calcareous soil cation exchange capacity via the feather hydrolysate and N-P fertilizers integration[J]. Scientific Reports, 2025, 15:4676.
- [83] ADELERE I A, LATEEF A. Application of bacterial feather hydrolysates as biofertilizers in growing leafy vegetables: yield, nutritional, phytochemical, antioxidant and hepatoprotective profiles[J]. Clean Technologies and Environmental Policy, 2023, 25(9):2951-2969.
- [84] DEVI S, KESTA K, SHARMA M, et al. Effect of chicken feather hydrolysate on growth and yield of French bean[J]. Waste and Biomass Valorization, 2024, 15(9):5387-5414.
- [85] 曹亮亮, 王 康, 马 婧, 等. 酸解羽毛粉代替蛋白胨研制新型细菌培养基[J]. 微生物学通报, 2014, 41(11):2353-2361.
- [86] YEO I, LEE Y J, SONG K, et al. Low-molecular weight keratins with anti-skin aging activity produced by anaerobic digestion of poultry feathers with *Fervidobacterium islandicum* AW-1[J]. Journal of Biotechnology, 2018, 271:17-25.
- [87] LIU P. Extraction of poultry feather keratin and its application as drug delivery systems for precise tumor chemotherapy[J]. Food Bioscience, 2024, 61:104810.
- [88] MU B N, YU X Q, YANG Y Q. Continuously spun biocomposite

- fibers from feather keratin and chitin with better toughness than wool via enhanced protein unfolding and conformation organization [J]. Chemical Engineering Journal, 2024, 482: 148850.
- [89] MOKREJŠ P, HUTTA M, PAVLACKOVÁ J, et al. Preparation of keratin hydrolysate from chicken feathers and its application in cosmetics [J]. Journal of Visualized Experiments, 2017 (129): e56254.
- [90] AMANO K, OHTA S, HOSAKA Y, et al. LB1785 Keratide, a peptide derived from waterfowl feather keratin hydrolysate, activates TGF- β and JAK/STAT pathways via ERK MAPK signaling to promote skin function and wound healing [J]. Journal of Investigative Dermatology, 2023, 143(9): B33.
- [91] WANG J, HAO S L, LUO T T, et al. Feather keratin hydrogel for wound repair: preparation, healing effect and biocompatibility evaluation [J]. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 2017, 149: 341-350.

(责任编辑:陈海霞)