

堆肥中微生物介导的腐殖酸形成与碳流向机制研究进展

郭新颖, 董禹含, 刘欢, 蒋继爽, 孟利强*

黑龙江省科学院微生物研究所, 黑龙江 哈尔滨

收稿日期: 2026年7月20日; 录用日期: 2026年8月20日; 发布日期: 2026年8月31日

摘要

有机固体废弃物好氧堆肥是实现碳资源化利用的重要途径, 其核心在于微生物驱动下有机碳向腐殖酸的转化。腐殖酸作为有机肥的核心活性组分, 可有效改良土壤结构、提升土壤保水保肥能力, 促进作物生长。然而, 堆肥过程中矿化与腐殖化同步发生, 碳流向的竞争直接影响最终腐殖酸积累量与堆肥品质。本文系统梳理了堆肥腐殖酸形成的物质转化路径与微生物驱动机制, 旨在从物质转化与微生物代谢两个维度构建腐殖酸形成与碳流向竞争的理论框架, 以为农业有机废弃物堆肥品质提升与农田土壤培肥提供理论参考。

关键词

堆肥, 有机碳, 腐殖酸, 微生物代谢, 碳流向

Research Progress on Humus Formation and Carbon Flow Mechanisms Mediated by Microorganisms in Composting

Xinying Guo, Yuhan Dong, Huan Liu, Jishuang Jiang, Liqiang Meng*

Institute of Microbiology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin Heilongjiang

Received: July 20, 2026; accepted: August 20, 2026; published: August 31, 2026

Abstract

Aerobic composting of organic solid waste is an important approach for carbon resource utilization,

*通讯作者。

文章引用: 郭新颖, 董禹含, 刘欢, 蒋继爽, 孟利强. 堆肥中微生物介导的腐殖酸形成与碳流向机制研究进展[J]. 世界生态学, 2026, 15(3): 547-554. DOI: 10.12677/ije.2026.153060

with its core lying in the microbial-driven conversion of organic carbon into humus. As the primary active component of organic fertilizer, humus can effectively improve soil structure, enhance soil water and nutrient retention capacity, and promote crop growth. However, mineralization and humification occur simultaneously during composting, and the competition for carbon flow directly affects the final humus accumulation and compost quality. This paper systematically reviews the material transformation pathways and microbial driving mechanisms of humus formation during composting, aiming to construct a theoretical framework for humus formation and carbon flow competition from the dimensions of material transformation and microbial metabolism, with the intention of providing theoretical references for improving the quality of agricultural organic waste compost and farmland soil fertility enhancement.

Keywords

Composting, Organic Carbon, Humus, Microbial Metabolism, Carbon Flow

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

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

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



Open Access

1. 引言

经济快速发展与人口增长致使畜禽粪便、作物秸秆等农业有机固废产量激增，其不当处置引发水体富营养化、土壤重金属累积及温室气体排放等环境风险[1]。堆肥因能避免焚烧或填埋等手段造成的二次污染，被视为有机固废资源化的优选途径之一[2]。堆肥的核心在于利用微生物代谢将可降解有机物转化为稳定的腐殖酸类物质。该过程既实现有机固废减量化，又通过稳定副产物改良土壤、提升肥力，其官能团还能吸附重金属与农药，降低生态风险[3]。

堆肥过程中，有机碳沿腐殖化与矿化两条路径竞争性流动(图 1)。腐殖化是有机组分分解为小分子前体，并通过多种途径向结构复杂、抗降解的腐殖酸类物质转化，实现碳固存；矿化则是有机组分经胞外水解进入胞内后被彻底氧化，以 CO_2 形式释放，造成碳损失[4]。堆肥固碳最终并非腐殖化的单一结果，而是腐殖化与矿化两者博弈的净效应[5][6]。阐明有机碳经微生物介导从废弃物向稳定腐殖酸转化的完整

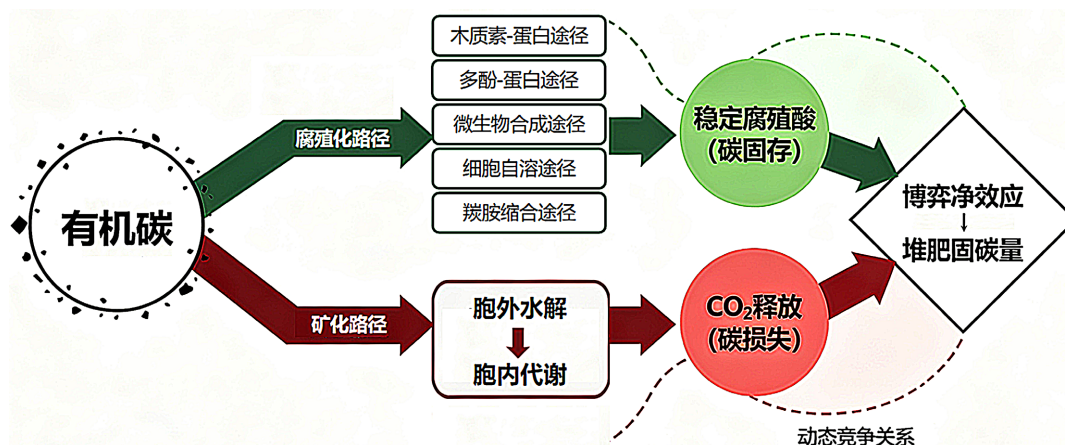


Figure 1. Schematic diagram of organic carbon transformation pathways and carbon sequestration competition mechanism during composting

图 1. 堆肥体系有机碳转化路径与固碳博弈机制示意图

路径,是理解上述规律的关键。

本文围绕微生物驱动有机碳向稳定腐殖酸转化的核心过程,系统剖析堆肥中腐殖酸形成途径与微生物驱动机制。通过梳理前体生成与聚合阐明物质转化路径,结合微生物合成与分解揭示碳流向竞争机制,以期从物质、代谢两个层面完整呈现腐殖酸形成的理论框架。

2. 好氧堆肥中腐殖酸的形成途径

腐殖酸形成是一个复杂的生化反应,主要存在分解与合成两个阶段[7]。分解阶段微生物将有机物分解维持基本代谢活动,矿化释放 CO_2 ,并生成多种前体;合成阶段前体经多种途径缩合形成腐殖酸。两个阶段共同作用,推进腐殖化进程。

2.1. 腐殖酸前体供给途径

堆肥过程中,腐殖酸前体是固体废弃物中有机组分经分解转化后,能够通过聚合或缩合反应形成腐殖酸类物质的小分子化合物[8]。主要包括多酚、醌类、羧酸类、游离氨基酸、蛋白质及还原糖等,其形成途径主要归结为有机组分分解与微生物合成代谢两类。

有机组分的分解依赖于微生物胞外酶的协同催化作用[9]。有机质在微生物分泌的水解酶、氧化还原酶、蛋白酶等多种胞外酶共同作用下,将大分子复杂有机质逐级降解为小分子物质。如,易利用的蛋白质和脂肪酸等被分解为小分子氨基酸与有机酸;而结构复杂的木质纤维素则经水解产生糖类、酚类及其他芳香化合物[10]。这类小分子底物富含氨基、羰基、芳香基等高活性官能团,能够直接参与聚合缩合反应,亦可经微生物酶催化转化后间接参与反应,作为腐殖酸合成关键前体。

合成代谢方面,微生物利用小分子有机养分生长代谢,其次级代谢产物亦是前体的重要组成部分。这些微生物来源的前体通常以较难水解的芳香族化合物为主,主要代谢途径包括莽草酸途径和乙酸-丙二酸途径[11][12]。莽草酸途径是芳香族氨基酸及酚类化合物合成的共同代谢通路,其以糖代谢中间产物为底物,经由3-脱氢莽草酸为节点分支合成酚类及芳香族氨基酸[13]。该途径以羧酸类化合物为主要中间产物,终产物则主要为原儿茶酸、没食子酸及芳香族氨基酸等。这些产物既是腐殖酸重要前体,又能促进缩合反应,赋予腐殖酸抗生物水解性。乙酸-丙二酸途径则是合成多酚及其他芳香族次级代谢产物的重要途径。芳香类前体芳构化水平高、络合能力强,是腐殖酸碳骨架的关键组成。相比于有机质降解产生的前体,经微生物代谢合成的芳香前体聚合形成的腐殖酸芳构化程度更高、更耐水解,更利于堆肥有机碳留存。

值得注意的是,这些小分子前体既是腐殖酸合成的必要原料,同时也是微生物代谢的能源[14][15]。这种双重角色导致前体的“底物竞争”关系,前体流向呼吸矿化还是缩合固存取决于微生物代谢活性与合成需求之间的平衡。因此,腐殖酸的形成效率取决于被保留用于缩合聚合的前体比例,而维持微生物群落的适度代谢活性是实现前体高效供给与转化的关键前提。

2.2. 腐殖酸形成途径

关于前体聚合形成腐殖酸的途径,学术界尚存分歧,但已有研究证实,现有假说能够较为全面地概括其形成途径,可归纳为木质素-蛋白假说、多酚-蛋白假说、微生物合成假说、细胞自溶假说以及羧胺缩合假说五类。

木质素-蛋白假说认为木质素单位与氨基酸或蛋白质共同构成腐殖酸的核心骨架。然而,随着对腐殖酸结构认知的不断深入,1994年Stevenson指出腐殖酸核心通常由芳香族含氮化合物组成,其中含氮化合物主要是指蛋白质或氨基酸。这一认识催生了多酚-蛋白假说。该假说认为来源于木质素或非木质

素的有机质分解以及微生物合成的酚类物质,在多酚氧化酶的作用下氧化生成半醌自由基,进而与游离氨基酸或小分子含氮化合物缩合形成腐殖酸[16]。由于多酚-蛋白假说与木质素-蛋白假说具有高度相似性,但前者涵盖范围更广、适用性更强,目前学术界更倾向于以其替代木质素-蛋白假说。微生物合成假说强调微生物不仅是降解有机大分子的“分解者”,更是合成活性前体的“生产者”[17]。微生物能通过同化代谢在胞内合成多酚、芳香族氨基酸、羧酸及蛋白质等前体化合物,并释放至胞外缩合、聚合形成腐殖酸类物质。细胞自溶假说与前者相似,但强调微生物凋亡后,细胞残体以及其它结构性化合物能够迅速缩合形成腐殖酸[18]。羧胺缩合假说(即美拉德反应)源于食品科学中的非酶褐变反应,是唯一的非生物途径,指具有羰基与氨基的小分子物质发生非酶脱水缩合产生腐殖酸[19]。

上述五种假说并非相互排斥,而是从不同层级与视角揭示了腐殖酸形成的多元路径,彼此之间存在明显的交叉与互补。从适用范围看,木质素-蛋白假说更适用于解释富含木质素的秸秆类堆肥体系,但对畜禽粪便为主的非木质素体系解释力不足;多酚-蛋白假说因前体来源既可源于木质素降解也可源于微生物合成,具有最广的适用范围,目前学术界接受度最高。微生物合成假说与细胞自溶假说在“微生物是核心驱动者”这一点上高度一致,但前者关注活体主动分泌,后者聚焦死体被动释放,实际堆肥中两者可能同时发生。羧胺缩合假说强调了非生物路径在高温阶段的贡献。

上述假说并非彼此割裂,而是可以在一个层级化框架下得到统一理解(图2)。底层为前体供给层,涵盖有机质降解、微生物活体合成等多条前体来源路径;中间为转化活化层,介导各种丰富的催化反应,如多酚氧化酶催化的酶促氧化和羧胺缩合的非酶脱水反应,负责将前体转化为更具反应活性的中间态;顶层为缩合聚合层,即多种活化前体通过交联反应最终形成腐殖酸大分子。这三层之间构成级联递进关系,前体供给层决定了反应底物的总量与组成,转化活化层调控着前体进入缩合反应的效率,而缩合聚合层则直接影响最终腐殖酸的结构成熟度与稳定性。这意味着,堆肥腐殖化效率的提升不应局限于强化某一单一路径,而应着眼于各层之间的通量匹配与协同优化。由此可见,对腐殖酸形成假说的理解,应从“择一而从”转向“分层协同”的认知范式,针对不同堆肥阶段识别各层的限制性瓶颈,以实现靶向调控。

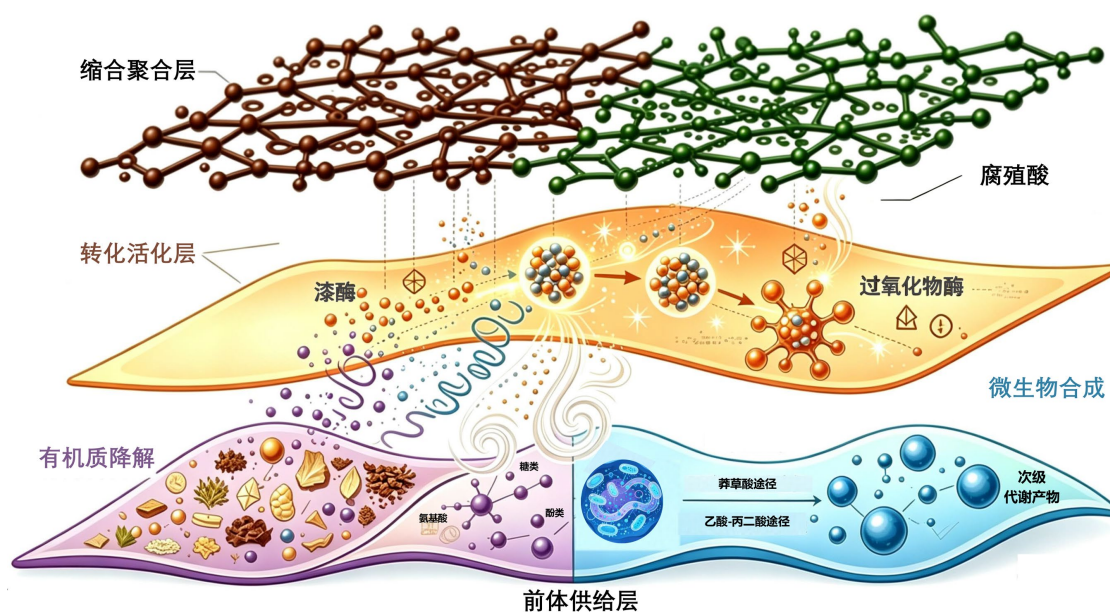


Figure 2. Schematic diagram of hierarchical synergistic framework for humification during composting
图 2. 堆肥腐殖化层级协同框架示意图

3. 腐殖酸形成的微生物代谢调控

尽管科学界对腐殖酸的形成途径尚未达成共识,但微生物在腐殖化过程中的核心驱动地位已获公认。堆肥体系中腐殖酸的形成及碳动态变化,本质上是微生物生长与代谢活动的结果。

3.1. 微生物群落演替与碳转化的双重属性

好氧堆肥过程中,微生物群落结构随温度变化呈现明显的阶段性演替规律,可分为升温、高温、降温及腐熟四个时期[20]。升温期嗜温微生物主导易降解有机组分的降解并产热;升温后堆体进入高温期,嗜热微生物成为优势菌属,难降解有机组分开始被分解,同时病原微生物、杂草种子及虫卵被灭活[21]。可降解有机组分耗尽后堆体逐渐降温,进入降温期,嗜温微生物重新占据优势,持续降解残余复杂组分。难降解组分经微生物代谢转化为腐殖酸,此时堆体进入腐熟期,腐殖酸大量积累。群落演替决定了不同阶段碳转化的主导方向,升温期与高温期以分解代谢为主,大量有机碳被矿化为 CO_2 释放;降温期与腐熟期则以合成代谢为主导,有机组分逐步向腐殖酸转化。

微生物在碳转化中扮演着双重角色,即通过分解代谢释放 CO_2 ,亦通过合成代谢将碳固定于腐殖酸中。从碳平衡角度看,堆肥过程中 CO_2 释放占有有机物总量的 1.81%,据此估算,年处理能力为 10 万吨的堆肥设施累计 CO_2 排放量高达 1810 吨[22]。这不仅是碳资源的浪费,也直接限制了堆肥产品的品质提升。 CO_2 释放与腐殖酸形成本质上是同一批前体的两种竞争性去向。微生物碳泵理论为理解堆肥过程中微生物介导的碳矿化与固存提供了重要框架。在堆肥过程中,微生物同化作用通过掩埋效应转化有机碳为腐殖酸类物质。而前期易分解底物充足时启动效应发生,微生物代谢活跃,大量前体被呼吸消耗并以 CO_2 形式释放,启动效应强于掩埋效应导致碳损失。随着堆肥进入降温期与腐熟期,易利用组分减少,微生物转而水解大分子维持生存,并同步合成腐殖酸前体,掩埋效应增强并与启动效应达成动态平衡[23]。但简单地抑制微生物活性来减少 CO_2 释放并不可行,因为过分抑制微生物活性,腐殖酸合成也将受阻。因此,定向调控功能微生物的代谢方向向腐殖酸合成方向倾斜才是提升有机固废资源化水平的关键。

3.2. 微生物代谢驱动的碳矿化

微生物介导的 CO_2 释放可分为胞外水解与胞内代谢两个环节。胞外水解酶将大分子有机物裂解为小分子底物,这一过程虽不直接产生 CO_2 ,但为胞内碳代谢提供物质基础[24]。底物跨膜进入胞内后经糖酵解-丙酮酸脱氢脱羧、 β -氧化、氨基酸脱氨等生成乙酰辅酶 A [25]。部分底物经磷酸戊糖途径释放少量 CO_2 ,其中间产物回流糖酵解合成乙酰辅酶 A。上述乙酰辅酶 A 主要进入 TCA 完成彻底氧化分解,异柠檬酸和 α -酮戊二酸的氧化脱羧是体系 CO_2 的主要来源,同时该循环的中间产物(如草酰乙酸、 α -酮戊二酸)可为微生物合成氨基酸提供碳骨架[26]。胞内 NADH/NAD⁺ 及 ATP 升高时,二者反馈抑制关键脱氢酶活性,降低脱羧速率,该内源调控机制为定向调控微生物代谢减少碳损失提供了潜在思路[27]。

3.3. 微生物代谢驱动的碳固存

堆肥过程中,微生物通过分解与合成代谢为碳固存提供了必要的物质基础,但前体的生成并不等于碳的固存。碳的最终保留还有赖于微生物对前体的后续转化以及残体的直接贡献。二者在堆肥进程中时序互补,共同决定了有机碳的最终保留效率。

微生物通过分泌胞外氧化还原酶催化前体转化,是其在聚合阶段最核心的参与方式。氨基酸、还原糖等前体物质可直接参与聚合形成腐殖酸,而部分前体物质(如酚类)因自身反应活性较低,难以直接参与

聚合,需经微生物分泌的胞外酶活化。多酚氧化酶(尤其是漆酶)和过氧化物酶是研究最为深入的两类酶。这些酶的作用并非直接合成腐殖酸,而是将相对稳定的酚类前体氧化为高活性的醌类或持久性自由基[28]。这些活性中间体极不稳定,会自发地与周围的氨基酸、蛋白质、糖类等分子发生自由基氧化偶联或亲核加成反应,逐步生成分子量递增的腐殖酸大分子。Qi 等人发现,多酚氧化酶活性的增强伴随着多酚消耗与腐殖酸含量的同步提高,证实了酶促转化在聚合过程中的限速作用[29]。值得注意的是,该过程并非酶与底物的特异性反应,而是由酶促反应启动的非酶级联聚合。

微生物残体积聚是微生物固碳的重要途径。这不依赖于活体细胞的合成与分泌活动,而是通过细胞死亡后残留的聚合态大分子(如几丁质、肽聚糖等)直接嵌入或共聚进入腐殖酸结构[23]。这一路径在堆肥腐熟期尤为重要,此时易利用底物耗尽,活体微生物代谢活动下降,但持续衰亡裂解的微生物不断释放残体,为腐殖化提供新的物质来源。Jia 等人发现鸡粪堆肥中微生物残体碳占总有机碳的 21.3%,且腐殖酸碳与残体碳呈显著正相关[30];Chen 等人进一步指出真菌残体是微生物残体碳的主要组成部分,腐熟阶段子囊菌门显著推动了残体向腐殖物质的转化[31]。与活细胞分泌的前体相比,残体所含的几丁质、肽聚糖等聚合物本身具有类腐殖质的聚酰胺骨架结构,可直接参与腐殖酸大分子的构建,无需经历从单体开始的缩合过程,因而是一条更为高效的固存途径。

微生物在堆肥进程中呈现时序互补关系。升温期与高温期,微生物以分解代谢为主,酶促催化反应活跃,前体通过多酚氧化酶等驱动发生聚合;进入腐熟期后,活体代谢活性下降,残体嵌入逐渐成为腐殖酸积累的主要贡献者。二者在时间维度上的接力与协同,共同决定了堆肥有机碳的最终保留效率。这也提示,优化堆肥腐殖化工艺不应局限于强化某一单一路径,而应兼顾维持关键酶活性以驱动前体聚合与控制群落周转速率以积累微生物残体两个维度,根据堆肥进程的不同阶段实施分时调控策略,实现固存效率的最大化。

4. 结论与展望

堆肥腐殖化的本质是微生物介导下矿化与固存对前体的竞争博弈,其净结果决定了有机碳的最终归宿。腐殖化效率取决于前体在呼吸矿化与缩合固存之间的分配比例,定向调控微生物代谢流向是提升堆肥固碳效率的关键突破口。

堆肥腐殖化研究历经数十年发展,已在物质转化路径、微生物驱动机制及工艺调控策略等方面取得长足进步,为有机固废资源化奠定了坚实的理论与方法学基础。立足高效腐殖化的发展需求,堆肥需从“经验导向”走向“精准调控”。其核心在于根据堆肥进程的阶段特征,实施分时调控策略,在升温期与高温期,应通过供氧、含水率等参数优化,维持多酚氧化酶和过氧化物酶的高活性,同时避免过度刺激呼吸代谢,减少前体被三羧酸循环氧化消耗;在降温期与腐熟期,则应适度减缓群落衰亡速率,延长真菌等残体释放窗口,促进残体直接嵌入腐殖酸结构。为实现上述精准调控,未来研究需依托多组学联合代谢通量分析,甄别各阶段驱动碳流向固存通路的核心菌群与关键代谢节点,为靶向干预提供分子靶标;同时探明二氧化锰、生物炭等复合改良剂对酶活性与群落周转的耦合作用机制,通过功能材料配比优化引导前体更多参与缩合反应;结合光谱传感、物联网感知与机器学习算法,建立堆肥进程中前体浓度、酶活性、CO₂ 释放通量及残体积累量的实时监测体系与智能决策模型,破除传统经验式管理,实现对矿化与固存竞争态势的动态诊断与反馈调节。推动堆肥腐殖化从“黑箱”走向“透明”,从粗放走向精细,最终实现有机固废资源化处理的高效化与智能化。

基金项目

黑龙江省重大科技成果转化项目:适用龙江主栽作物新型高值绿色肥料创制及产业化应用(CG23014)。

参考文献

- [1] Oviedo-Ocaña, E.R., Abendroth, C., Domínguez, I.C., Sánchez, A. and Dornack, C. (2023) Life Cycle Assessment of Biowaste and Green Waste Composting Systems: A Review of Applications and Implementation Challenges. *Waste Management*, **171**, 350-364. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2023.09.004>
- [2] 陈昫圳, 张珂宇, 申锋. 农村多源有机固体废弃物协同好氧堆肥技术研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2026, 45(4): 841-855.
- [3] Mudhoo, A., Ramasamy, D.L., Bhatnagar, A., Usman, M. and Sillanpää, M. (2020) An Analysis of the Versatility and Effectiveness of Composts for Sequestering Heavy Metal Ions, Dyes and Xenobiotics from Soils and Aqueous Milieus. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **197**, Article ID: 110587. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110587>
- [4] Chen, L., Chen, Y., Li, Y., Liu, Y., Jiang, H., Li, H., et al. (2023) Improving the Humification by Additives during Composting: A Review. *Waste Management*, **158**, 93-106. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2022.12.040>
- [5] Bui, V.K.H., Truong, H.B., Hong, S., Li, X. and Hur, J. (2023) Biotic and Abiotic Catalysts for Enhanced Humification in Composting: A Comprehensive Review. *Journal of Cleaner Production*, **402**, Article ID: 136832. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2023.136832>
- [6] Lu, X., Zhu, W., Luo, Y., Yao, Y. and Li, Q. (2025) The Application of Combined Additives to Enhance Compost Humification and Carbon Sequestration: Current Status and Challenges. *Science of the Total Environment*, **1000**, Article ID: 180436. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2025.180436>
- [7] 张珂宇, 陈昫圳, 李少朋. 适度腐熟堆肥回流促进农村多源有机废弃物堆肥腐殖化: 微生物群落演替及关键代谢机制[J/OL]. 农业环境科学学报: 1-20. <https://link.cnki.net/urlid/12.1347.S.20260702.0919.002>, 2026-08-14.
- [8] Manea, E.E., Bumbac, C., Dinu, L.R., Bumbac, M. and Nicolescu, C.M. (2024) Composting as a Sustainable Solution for Organic Solid Waste Management: Current Practices and Potential Improvements. *Sustainability*, **16**, Article 6329. <https://doi.org/10.3390/su16156329>
- [9] Wang, J., Chen, Y., Li, H., Li, Y., Jiang, H., Jiang, K., et al. (2026) Driving Forces of the Humification Process in Composting: From a Microbial Perspective. *Applied and Environmental Microbiology*, **92**, e00207-26. <https://doi.org/10.1128/aem.00207-26>
- [10] 施童. 农林废弃物对厨余垃圾堆肥腐殖化的影响与微生物驱动机制[J]. 农业工程学报, 2023, 39(13): 191-201.
- [11] Chang, Y., Zhou, K., Yang, T., Zhao, X., Li, R., Li, J., et al. (2023) Bacillus Licheniformis Inoculation Promoted Humification Process for Kitchen Waste Composting: Organic Components Transformation and Bacterial Metabolic Mechanism. *Environmental Research*, **237**, Article ID: 117016. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.117016>
- [12] Li, D., Kim, S., Tang, T., Wu, S., Ma, H. and Liu, Y. (2026) Thermophilic Keystone Taxa Drive Humification in Coal Gangue Co-Composting via Shikimate-Pathway Carbon Flux. *Environmental Research*, **298**, Article ID: 124250. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2026.124250>
- [13] Wei, Z., Zhao, Y., Zhao, L., Wang, L. and Wu, J. (2023) The Contribution of Microbial Shikimic Acid to Humus Formation during Organic Wastes Composting: A Review. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **39**, Article No. 240. <https://doi.org/10.1007/s11274-023-03674-5>
- [14] Wu, J., Zhao, Y., Qi, H., Zhao, X., Yang, T., Du, Y., et al. (2017) Identifying the Key Factors That Affect the Formation of Humic Substance during Different Materials Composting. *Bioresource Technology*, **244**, 1193-1196. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.08.100>
- [15] Zhou, Y., Shen, Y., Wang, H., Jia, Y., Ding, J., Fan, S., et al. (2024) Biochar Addition Accelerates the Humification Process by Affecting the Microbial Community during Human Excreta Composting. *Environmental Technology*, **45**, 5332-5345. <https://doi.org/10.1080/09593330.2023.2291418>
- [16] Zhou, X., Li, J., Zhang, J., Deng, F., Chen, Y., Zhou, P., et al. (2022) Bioaugmentation Mechanism on Humic Acid Formation during Composting of Food Waste. *Science of the Total Environment*, **830**, Article ID: 154783. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154783>
- [17] Zhang, W., Zhao, Y., Lu, Q., Feng, W., Wang, L. and Wei, Z. (2022) Evaluating Differences in Humic Substances Formation Based on the Shikimic Acid Pathway during Different Materials Composting. *Bioresource Technology*, **364**, Article ID: 128060. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2022.128060>
- [18] Wu, J., Yao, W., Zhao, L., Zhao, Y., Qi, H., Zhang, R., et al. (2022) Estimating the Synergistic Formation of Humus by Abiotic and Biotic Pathways during Composting. *Journal of Cleaner Production*, **363**, Article ID: 132470. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2022.132470>
- [19] Mo, J., Zhao, C., Fang, C., Long, Y., Han, Y., Mei, Q., et al. (2025) Pre-Biodrying Enhanced Lignin Degradation to Promote Aromatic Macromolecular Humic Acid Formation in Double-Phase Composting. *Waste Management*, **202**, Article ID: 114851. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2025.114851>

- [20] Kang, X., He, P., Zhang, H. and Lü, F. (2026) Multi-Omic Insights into Thermal Regulation of the Resistome through Composting-Simulating Microcosm System. *Bioresource Technology*, **459**, Article ID: 135119. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2026.135119>
- [21] Moreno, J., López-González, J.A., Arcos-Nievas, M.A., Suárez-Estrella, F., Jurado, M.M., Estrella-González, M.J., *et al.* (2021) Revisiting the Succession of Microbial Populations throughout Composting: A Matter of Thermotolerance. *Science of the Total Environment*, **773**, Article ID: 145587. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145587>
- [22] Wei, Z., Ahmed Mohamed, T., Zhao, L., Zhu, Z., Zhao, Y. and Wu, J. (2022) Microhabitat Drive Microbial Anabolism to Promote Carbon Sequestration during Composting. *Bioresource Technology*, **346**, Article ID: 126577. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.126577>
- [23] Chang, S., Zheng, Y., Liu, B., Chen, W., Wei, Y., Nghiem, L.D., *et al.* (2026) Microbial Necromass Accelerates Humic Acid Formation by Reshaping DOM Transformation Pathways during Composting. *Environmental Research*, **301**, Article ID: 124536. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2026.124536>
- [24] Chen, J. and Sinsabaugh, R.L. (2021) Linking Microbial Functional Gene Abundance and Soil Extracellular Enzyme Activity: Implications for Soil Carbon Dynamics. *Global Change Biology*, **27**, 1322-1325. <https://doi.org/10.1111/gcb.15506>
- [25] Jiang, W., Hernández Villamor, D., Peng, H., Chen, J., Liu, L., Haritos, V., *et al.* (2021) Metabolic Engineering Strategies to Enable Microbial Utilization of C1 Feedstocks. *Nature Chemical Biology*, **17**, 845-855. <https://doi.org/10.1038/s41589-021-00836-0>
- [26] Fang, C., Lv, Q., Shao, H., Zhan, M., Chen, X. and Yang, S. (2025) Effect of Semi-Permeable Membrane Coverage on Carbon Dioxide Emissions during Composting: Insights into Carbon Metabolism Pathways, Dominated by the Tricarboxylic Acid Cycle. *Journal of Environmental Management*, **389**, Article ID: 126153. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2025.126153>
- [27] Jones, S.W., Fast, A.G., Carlson, E.D., Wiedel, C.A., Au, J., Antoniewicz, M.R., *et al.* (2016) CO₂ Fixation by Anaerobic Non-Photosynthetic Mixotrophy for Improved Carbon Conversion. *Nature Communications*, **7**, Article No. 12800. <https://doi.org/10.1038/ncomms12800>
- [28] Qiao, X., Yang, X., Yan, B., Zhang, F., Deng, L. and Wu, J. (2025) Chlorophenol Pretreatment Enhanced Dual-Function of Laccase to Promote Lignin Humification during Composting. *Journal of Environmental Management*, **393**, Article ID: 127003. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2025.127003>
- [29] Qi, H., Wang, J., Zhang, L., Chen, L., Zhao, Y. and Wei, Z. (2022) Activation Effect of Catechol on Biotic and Abiotic Factors of Humus Formation during Chicken Manure Composting. *Waste Management*, **149**, 146-155. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2022.06.014>
- [30] Jia, P., Huang, Y., Zhang, H., Huang, Q., Chen, J., Feng, L., *et al.* (2024) Variation of Microbial Necromass Carbon and Its Potential Relationship with Humification during Composting of Chicken Manure with and without Biochar Addition. *Bioresource Technology*, **409**, Article ID: 131258. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2024.131258>
- [31] Chen, W., Yang, Y., Liang, X., Chang, S., Chang, Y., Miao, N., *et al.* (2025) Differential Contributions of Microbial Necromass to Humic Acid during Composting of Organic Wastes. *Environmental Research*, **270**, Article ID: 121036. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2025.121036>