

白腐真菌促进堆肥木质纤维素与生物降解塑料降解转化的研究进展

王 峰¹, 杨元晖², 谢 冰^{1,*}

(1. 华东师范大学生态与环境科学学院 上海有机固废生物转化工程技术研究中心, 上海 200241;
2. 上海文鑫生物科技有限公司, 上海 201107)

摘要: 在“双碳”目标与“限塑”政策协同推进、垃圾分类持续深化的背景下,堆肥体系既面临木质纤维素难降解所致的腐殖化效率瓶颈,又亟须在真实工况下加速生物降解塑料的降解转化,以减少产物中的塑料残留。本文系统梳理了木质纤维素解聚与腐殖质形成的关键机制,以及生物降解塑料在物理磨损、化学氧化、生物酶促解聚及同化矿化等环节的转化路径,归纳出两类底物降解转化的共性瓶颈,主要体现为顽固组分难解聚、底物可及性受限,以及水解-氧化协同转化能力不足。研究表明白腐真菌凭借其非特异性胞外氧化酶系,在复杂聚合物转化中展现出独特优势,其既可破坏木质素屏障、提高底物反应性促进纤维素和半纤维素组分的后续水解,又能通过表面氧化增强生物降解塑料的亲水性、削弱分子链稳定性,从而促进后续水解与转化。然而,目前关于白腐真菌促进塑料降解的证据多来自受控培养体系,面向真实工况的研究仍相对不足。最后,本文总结了白腐真菌工程化应用所面临的温度窗口不匹配、土著群落竞争排斥以及堆体异质性所致产酶效应局部化等限制因素,提出菌株筛选与驯化、构建载体或催化材料以形成稳态微环境、分阶段接种与过程参数精细调控等优化路径。旨在为白腐真菌介导的堆肥强化策略提供系统认识与技术启示,支撑有机固废高值化利用与生物降解塑料低风险末端管理的协同实现。

关键词: 好氧堆肥; 木质纤维素; 生物可降解塑料; 白腐真菌; 胞外氧化酶系

中图分类号: X705

文献标识码: A

Advances in White-Rot Fungi for Promoting the Degradation and Transformation of Lignocellulose and Biodegradable Plastics During Composting

WANG Feng¹, YANG Yuanhui², XIE Bing^{1,*}

(1. *Shanghai Engineering Research Center of Biotransformation on Organic Solid Waste, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China;*
2. *Shanghai Wenxin Biotechnology Co., Ltd., Shanghai 201107, China*)

Abstract: In the context of China's dual-carbon goals, plastic restriction policies, and ongoing waste sorting initiatives, aerobic composting serves as a crucial approach for the valorization of organic solid waste. However, this process faces two challenges: a bottleneck in humification efficiency caused by lignocellulose recalcitrance, and an urgent need to accelerate the degradation and transformation of biodegradable plastics under realistic conditions to minimize residues in the final product. This review systematically summarizes the key mechanisms of lignocellulose depolymerization and humus formation, alongside the transformation pathways of biodegradable plastics during physical abrasion,

收稿日期: 2026-02-16

修回日期: 2026-04-16

接受日期: 2026-04-17

DOI: 10.20078/j.ep.20260409

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(22276059); 国家重点研发计划“固废资源化”重点专项(2018YFC1901000)

第一作者: 王 峰(1995—), 男, 博士研究生, 主要研究方向为有机固废资源化。E-mail: 15067604516@163.com

*通讯作者: 谢 冰(1968—), 男, 教授, 主要研究方向为废弃物资源化及生态修复技术。E-mail: bxie@des.ecnu.edu.cn

chemical oxidation, enzymatic depolymerization, assimilation, and mineralization. Analysis indicates that while these two substrates differ in origin and composition, they share several common degradation bottlenecks, including the difficulty of depolymerizing recalcitrant components, limited substrate accessibility, and insufficient synergy between hydrolysis and oxidation. In lignocellulose, lignin forms a barrier around cellulose and hemicellulose, restricting subsequent hydrolysis; Similarly, in biodegradable plastics, initial activation and chain scission are hindered by high hydrophobicity, stable molecular chains, and limited surface accessibility. Consequently, this review highlights the unique advantages of white-rot fungi in transforming complex polymers via their nonspecific extracellular oxidative enzyme systems (e.g., manganese peroxidase, lignin peroxidase, and laccase). These fungi disrupt the lignin barrier, enhance substrate reactivity, and promote the subsequent hydrolysis of cellulose and hemicellulose. Furthermore, they increase the hydrophilicity of biodegradable plastics and weaken molecular chain stability through surface oxidation, thereby facilitating subsequent hydrolysis and transformation. Therefore, white-rot fungi theoretically possess the potential to simultaneously enhance lignocellulose humification and the degradation and transformation of biodegradable plastics. However, current evidence for white-rot fungus-mediated plastic degradation is derived primarily from controlled culture systems, and their functional stability and practical applicability under real composting conditions remain insufficiently studied. Finally, this review summarizes the main limitations of their engineering applications, including the mismatch between their optimal temperature window and the thermophilic phase of composting, competitive exclusion by indigenous microbial communities, and localized colonization and enzyme production effects caused by compost heterogeneity. To address these issues, several optimization strategies were proposed: strain screening and acclimation, the development of carrier or catalytic materials to establish stable microenvironments, and phased inoculation combined with refined control of process parameters. Ultimately, this review provides a systematic understanding of white-rot fungus-mediated compost enhancement strategies, offering technical insights to support the coordinated valorization of organic solid waste and low-risk, end-of-life management of biodegradable plastics.

Keywords: Aerobic composting; Lignocellulose; Biodegradable plastics; White-rot fungi; Extracellular oxidative enzyme system

0 引 言

全球经济快速发展与人口持续增长推动有机固体废物产生量显著攀升,由此带来的环境负荷与管理压力日益突出。我国有机固废来源类型多、覆盖面广、产生总量较大,年产生总量超过60亿吨,居全球前列^[1]。该类废弃物通常具有组分异质性强、含水率高、易腐败等特征,同时又富含可转化的有机碳与养分资源。若处置不当,不仅易引发环境污染风险,也会导致碳氮等可利用资源的流失^[2]。在气候变化应对与循环经济发展背景下,推进有机固废资源化利用被认为是落实“双碳”目标与支撑“无废城市”建设的重要路径之一。

堆肥作为典型的生物处理技术,可依托微生物

物代谢将易降解有机质逐步转化为相对稳定的腐殖质(Humus, HS),实现有机固废的稳定化、无害化与肥料化利用;其工艺成本相对较低且契合循环经济理念,长期以来被广泛应用并受到高度关注^[3]。然而,堆肥过程往往伴随显著矿化,导致CO₂及含氮废气排放增加,进而造成碳氮损失并带来环境负荷,削弱资源化产品的品质与环境效益^[3]。因此,如何在满足腐熟与无害化要求的同时,提升腐殖化效率并实现碳氮的有效保留,已成为堆肥领域需要重点突破的关键科学问题。现有研究普遍认为,木质纤维素是有机固废中结构抗降解性的主要原因,其解聚与转化效率直接影响堆肥腐殖化进程,因此成为典型的限速环节^[4]。由此可见,围绕木质纤维素的高效降解与腐殖化增效构建强化策略,是推动有机固废高值化利用的

核心研究方向。

随着限塑政策的实施以及垃圾分类体系持续深化,生物降解塑料在厨余垃圾袋、食品包装等场景的应用迅速扩张,使其更频繁地在末端处置环节与厨余垃圾等有机固废共同进入工业堆肥等生物处理单元^[5]。基于可生物降解的属性,生物降解塑料与有机固废协同堆肥被视为一种具有潜力的塑料末端管理路径。然而在真实堆肥工况下,受底物复杂性、温湿度条件动态波动以及微生物群落互动与竞争等因素影响,生物降解塑料常出现降解滞后与转化不完全等现象,导致残留塑料在堆肥产物中累积并引发潜在生态风险^[6]。因此,面向工程场景构建可实施的降解强化策略至关重要。值得注意的是,木质纤维素与部分聚酯类生物降解塑料在结构特征与降解需求上具有一定相似性(如无定形/结晶区并存、疏水高分子骨架、需水解与氧化过程协同推进)^[7],这为利用具备胞外氧化酶系的白腐真菌实现木质纤维素腐殖化增效和生物降解塑料协同转化提供了理论依据与技术发展空间。

基于上述背景,本文系统梳理了堆肥体系木质纤维素腐殖化和塑料(包括可降解塑料)降解转化的作用机制及关键影响因素,评述白腐真菌介导强化的研究进展与应用潜力。同时针对白腐真菌在堆肥体系中的适配性问题,进一步讨论限制因素与可优化的过程策略。本文期望为有机固废资源化高值利用与生物降解塑料末端管理的风险最小化提供可借鉴的理论框架与技术思路,从而为绿色低碳转型与“无废城市”建设提供支撑。

1 白腐真菌的酶促生物降解

1.1 白腐真菌简介

白腐真菌隶属于担子菌亚门,普遍被认为是目前唯一能够将木质素进一步矿化,最终转化为水溶性产物并释放 CO₂ 的微生物类群之一。白腐真菌物种约有 10 000 种,不同种类的白腐真菌对木质素、纤维素与半纤维素的降解能力存在显著差异,但目前仅少数代表种被深入研究。根据对木质素与多糖组分的降解偏好,白腐真菌通常可分为选择性与非选择性^[8]。选择性白腐真菌(如 *Ceriporiopsis subvermispora*、*Dichomitus squalens*、*Phanerochaete chrysosporium*、*Phlebia radiata*)倾向于优先降解木质素,而对纤维素的降解相对较弱;非选择性白腐真菌(如 *Trametes versicolor*、*Fomes*

fomentarius)则可同时分解木质素、纤维素与半纤维素等主要组分^[8]。为获取木质素基质中被包裹的碳水化合物,白腐真菌通过分泌胞外木质素降解酶,并协同有机酸、介体分子及辅助酶,实现木质素的非特异性氧化转化。该过程通常依赖自由基中间体的生成与传递,从而驱动复杂芳香结构的断裂与改性^[9]。白腐真菌的木质素降解系统主要包括漆酶(Laccase, Lac)、木质素过氧化物酶(Lignin Peroxidase, LiP)和锰过氧化物酶(Manganese Peroxidase, MnP)等关键酶类,以高氧化能力与底物非特异性为典型特征^[10]。

1.2 漆酶

Lac 是一类多功能氧化还原酶,以底物谱广、专一性较低为典型特征。在适宜条件下,其最佳活性温度通常位于 40~65 °C 范围内^[11]。Lac 主要催化酚类化合物与芳香胺的氧化反应。同时,在介体的参与下,其氧化能力可进一步扩展至二酚、脂肪胺甚至部分非酚类化合物,从而实现更广泛的底物转化。此类介体多为低分子量化合物,可在酶与非酚类底物之间充当电子传递的中间体,以间接方式促进非酚类底物的氧化降解^[12]。除酶学性质外,真菌分泌 Lac 的水平还受培养条件与诱导因素的显著影响。研究表明,温度约为 30 °C、pH 为 4.5~6.0 的条件通常更有利于真菌产 Lac。与此同时,底物/培养基的营养水平与诱导剂的存在也会调控 Lac 产量:相较于营养受限培养基,富营养培养基往往可获得更高的 Lac 产量;部分芳香族化合物能够诱导并增强 Lac 活性^[13]。此外, Cu²⁺、Mn²⁺ 与 Fe²⁺ 等金属离子也是常见的漆酶诱导因子,其中 Cu²⁺ 对刺激真菌产生漆酶的作用尤为显著^[8]。

1.3 木质素过氧化物酶

LiP 于 1983 年在白腐真菌 *Phanerochaete chrysosporium* (*P.chrysosporium*) 的木质素降解培养体系中首次被报道。LiP 属于典型的 H₂O₂ 依赖型血红素过氧化物酶,可在 H₂O₂ 驱动下形成高氧化态活性中间体,进而催化木质素及其模型化合物发生氧化转化与关键化学键断裂^[14]。值得注意的是,并非所有白腐真菌都能分泌 LiP。除 *P.chrysosporium* 外,已有研究在 *Trametes versicolor*、*Phanerochaete sordida*、*Phlebia radiata* 与 *Phlebia tremellosa* 等白腐真菌中发现了 LiP 相关的基因或酶活证据。从功能特征看, LiP 以能够高效氧化非酚类芳香族化合物而受到广泛关注。该催化过

程本质上属于氧化还原反应: H_2O_2 作为氧化剂促使酶进入高反应性氧化态, 并从芳香底物中抽取电子, 诱导不稳定自由基中间体的生成; 随后在底物自身或体系中还原性分子的参与下, 通过后续非酶反应实现电子回补, 使酶完成催化循环^[15]。LiP 活性受底物类型及反应条件(pH、温度等)显著影响。以 L-多巴、8-羟基醌、含羞草碱、藜芦醇和二甲苯胺为底物的活性比较结果显示, 藜芦醇对应的酶活最高, 二甲苯胺最低^[16]。此外, 文献报道 LiP 在温度为 30~50 °C, 酸性环境的条件下易保持较高活性^[17]。

1.4 锰过氧化物酶

MnP 的发现推动了白腐真菌木质素氧化酶系的系统研究, 并促进了随后对 MnP 的鉴定与关注。MnP 主要由白腐真菌分泌, 其中以 *P. chrysosporium* 为对象的相关研究最深入^[18]。多数研究表明, MnP 在温度为 40~60 °C, pH 为 4~7 条件下通常保持较高活性。MnP 的催化同样由 H_2O_2 驱动: 酶在 H_2O_2 作用下形成高氧化态中间体, 并将 Mn^{2+} 氧化为高反应性的 Mn^{3+} ; 生成的 Mn^{3+} 作为氧化剂进一步氧化酚型木质素结构, 从而引发后续的结构改性与降解反应^[18]。

2 白腐真菌对木质纤维素的降解转化潜力

2.1 木质纤维素的特性

木质纤维素主要由纤维素、半纤维素和木质素三类结构组分构成, 其典型相对含量范围分别约为 40%~50%、25%~35% 和 15%~30%。三者的组成比例会随植物种类、生长阶段与组织类型等因素变化而变化^[19]。纤维素微纤丝与半纤维素、木质素之间通过氢键、共价键及范德华力等多重相互作用交联组成, 形成致密而稳定的复合结构(图 1), 从而赋予生物质较高的机械强度与抗降解性, 并显著提高其生物转化与降解难度^[20]。

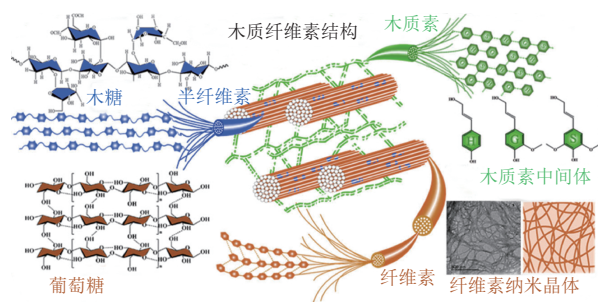


图 1 木质纤维素结构示意图^[21]

Fig. 1 Schematic diagram of lignocellulose structure^[21]

木质素是一类由苯丙烷结构单元构成的无定形、空间高度交联的异质聚合物, 其骨架以多种醚键与 C—C 键连接为主。木质素的结构复杂性主要体现在由不同单体/低聚体以多类型键(如 $\beta-O-4$ 等)组合连接, 且侧链构型存在立体化学差异, 导致聚合物呈现显著的结构非均一性。木质素聚合物的基本芳香结构单元主要包括愈创木基(G)、紫丁香基(S)与对羟基苯基(H)。上述复杂结构显著降低了微生物对木质素的可利用性, 并通过限制相关酶对木质纤维素的接触与降解, 从而成为生物转化过程的重要瓶颈^[22]。纤维素由重复的 D-葡萄糖单元通过 $\beta-1,4$ -糖苷键连接形成线性长链分子, 分子链之间依靠氢键与范德华力聚集形成微纤丝。由于链排列与聚集方式的差异, 纤维素通常具有无定形区与结晶区, 其中结晶区比例约为 50%~90%^[23], 较高的结晶度进一步增强其结构稳定性与抗降解性。半纤维素则是一类以五碳糖与六碳糖为主要构成单元的高度支化杂多糖, 具有非结晶性、聚合度较低、分子链较短等特征。相较于纤维素, 半纤维素结构更为疏松、可及性更高, 因此通常更易被微生物与水解酶降解转化^[24]。

2.2 木质纤维素的堆肥降解及产物

2.2.1 木质纤维素的堆肥降解局限性

由于木质素结构高度复杂且与纤维素/半纤维素交联缠结, 木质素的去除通常是后续纤维素与半纤维素水解的前提。木质素降解以氧化反应为主, 关键酶包括 Lac、LiP 和 MnP, 其本质多为自由基介导的连锁反应。然而, 堆肥虽具备生物降解基础, 木质素转化仍受多重因素限制: 其疏水性空间屏蔽效应降低酶-底物接触与可及性, 从而削弱降解效率^[25]; 高温阶段不利于木质素降解相关真菌/放线菌持续活性, 且氧化降解依赖适宜的氧化还原条件与氧供, 但堆体常存在微区缺氧与底物不可及等问题, 导致转化效率偏低^[26]; 同时, 相关氧化酶底物专一性较低, 易与堆肥体系中其他有机组分/污染物发生副反应, 进一步分流反应能力^[27]。

纤维素降解依赖纤维素酶系协同作用, 包括外切葡聚糖酶、内切葡聚糖酶和 β -葡萄糖苷酶等。外切酶主要从纤维素链端释放葡萄糖或纤维二糖^[28]; 内切酶优先攻击可及的无定形区, 产生新的链端寡糖; β -葡萄糖苷酶将纤维二糖水解释为葡萄糖, 常被视为关键限速环节^[29]。尽管协同作用可实现纤维素的完全水解, 但在堆肥条件下仍存

在瓶颈:高结晶度与高聚合度降低水分与酶对反应位点的可及性;高温期虽可能促进部分无定形区断裂并提高反应速率,但纤维素酶对 pH、含水率和孔隙结构敏感,且温度波动、氨浓度变化与局部干化均可能抑制关键水解酶活性,导致降解呈阶段性受阻^[30]。

相比纤维素,半纤维素结构更疏松,常于堆肥早期较快溶出并被降解。然而其支链取代基(如乙酰基、阿拉伯糖/半乳糖侧链)以及与木质素通过酯键/醚键形成的木质素-碳水化合物复合体会显著提高结构复杂度与降解难度^[29]。半纤维素降解涉及多种酶,木糖酶与甘露聚糖酶通常主导主链裂解^[31]。其主要挑战不仅来自木质素干扰,更在于组成与结构高度异质导致的多酶协同依赖:不同酶之间耦合紧密,使体系稳定性较低,易受环境条件波动扰动而出现效率下降^[32]。

2.2.2 木质纤维素的堆肥降解产物

堆肥过程中,纤维素在纤维素酶作用下逐步解聚,先释放寡糖/单糖等还原糖,继而被微生物同化并转化为有机酸等低分子产物。半纤维素因更易水解,通常更早、更快产生以戊糖/己糖为主的单糖及其衍生物^[33]。这些小分子底物可显著提高溶解性有机物的反应性与可利用性^[34]:一方面作为易降解碳源与能量供体支撑微生物生长,促进碳以微生物量及其代谢产物形式固定;另一方面,还原糖提供羰基位点,可与含氮化合物发生美拉德反应,促进腐殖质生成^[35]。同时,木质素氧化断裂释放酚类单体/寡聚体及其氧化产物,这些携带酚羟基/甲氧基的芳香前体可经自由基耦联与缩合构建稳定的腐殖质骨架,并参与多酚腐殖化途径^[36]。总体而言,纤维素与半纤维素解聚强度决定还原糖与低分子有机物供给,而木质素降解产物为腐殖质芳香化与稳定化提供关键结构单元。

2.3 白腐真菌促进木质纤维素堆肥腐殖化

2.3.1 木质纤维素腐殖化机制

HS 的形成被认为是堆肥过程中实现碳氮固定与稳定化的重要途径。关于 HS 的生成机制,已有多种假说解释,包括木质素理论、多酚理论、糖胺缩合理论(美拉德反应)以及微生物合成理论等^[37]。其中,木质素/多酚相关观点属于最早提出的框架。木质素理论强调木质素聚合物构成 HS 的核心骨架:易降解组分(如糖、蛋白质)先被微生物消耗,残留或释放的木质素及其侧链在氧化与聚合过程中形成腐殖质骨架,并进一步结合

多糖等组分。该过程中侧链氧化常涉及甲氧基、甲基与羟基氢等位点的转化^[38]。多酚理论则认为,木质素解聚产生的酚类/醌类小分子可与氨基酸等发生生物或非生物聚合,形成由黄腐酸向腐殖酸逐步缩合、结构日益复杂的 HS 大分子。糖胺缩合理论强调还原糖与氨基化合物缩合生成 N-杂环及类腐殖结构,用于解释堆肥体系中“非木质素依赖”的腐殖化贡献^[37]。微生物合成理论则提出微生物代谢合成及细胞自溶过程可为 HS 生成持续提供前体物质^[39]。尽管 HS 结构高度复杂且生成机制未达成共识,目前多酚理论与糖胺缩合理论被较广泛接受,其共同点在于突出前体物质供给与转化在 HS 合成中的关键作用。

2.3.2 白腐真菌促进木质纤维素堆肥腐殖化

白腐真菌是典型的木质纤维素降解微生物,常被引入堆肥体系以缓解木质纤维素的难降解性对腐殖化的限制。由表 1 可知,在多种底物上接种白腐真菌普遍表现出促进木质纤维素转化与腐殖化的潜力。该优势不仅体现在加速底物分解,更在于通过增强前体供给并营造更有利的氧化聚合条件,推动碳源向 HS 等稳定碳库固定。白腐真菌的增效强度对底物性质与接种策略高度敏感。对于园林废弃物等木质素含量高、结构致密的底物,接种白腐真菌往往可促进木质素去除与腐熟度提升^[40];而在木质纤维素比例较低、同时伴随高氮、盐分或金属共存的复杂体系中,其定殖与产酶更易受理化条件扰动,腐殖化增益虽可观但通常更有限,且与过程参数耦合紧密(如城市污泥、沼渣、电解锰渣等基质)^[41-43]。在时机选择上,相较于堆肥初期,降温期接种被证明更有利于发挥作用,可能与白腐真菌属于中温菌、生长与产酶在高温期受抑有关^[44]。因此,部分研究倾向在降温期接种,并配合 pH 等条件调控,以提高定殖稳定性与氧化酶系的持续表达,从而获得可复现的腐殖化收益^[45]。需要注意的是,外源菌效应常受土著微生物竞争限制,单纯提高接种量并不一定有效。近年来,研究者通过复合接种以提升底物转化连续性^[42],但群落构建并非“菌种叠加”,需充分评估种间互作(竞争、拮抗、共生)及其与土著群落和环境的兼容性,否则可能出现增效不及预期结果。例如,VOBERKOVÁ等^[46]研究表明,在以食物垃圾、树叶和庭院废弃物为底物的堆肥体系中,相较于 3 种白腐真菌复合接种,单一白腐真菌接种更能促进腐殖化。

表 1 白腐真菌在堆肥体系中的应用

Table 1 Applications of white-rot fungi in composting systems

堆肥底物	白腐真菌种类	接种策略	堆肥效应	参考文献
园林废物、鸡粪	<i>Trametes versicolor</i>	堆肥初期接种, 接种量为1%(质量分数)	木质素降解率增加1.12倍, 聚合度增加1.30倍	[40]
食物垃圾、树叶和庭院废弃物	<i>Phanerochaete chrysosporium</i> 、 <i>Trametes versicolor</i> 和 <i>Fomes fomentarius</i>	降温期接种, 接种量为1%(质量分数)	种子发芽指数提高, 且 <i>Trametes versicolor</i> 和 <i>Fomes fomentarius</i> 接种组效果优于复合接种组	[46]
葡萄木质纤维素废弃物	<i>Peniophora crassitunicata</i>	在堆肥初期, 与商业微生物菌剂共接种, 接种量为5%(质量分数)	木质纤维素降解率增加了1.04倍, 种子发芽指数提高39.25%	[47]
沼渣、蘑菇渣和稻草	<i>Phanerochaete chrysosporium</i> 和 <i>Trichoderma longibrachiatum</i>	在堆肥初期, <i>Phanerochaete chrysosporium</i> 和 <i>Trichoderma longibrachiatum</i> 共接种, 接种量为5%(质量分数)	木质素的降解率提高6.45%, HA含量提升23.60%	[41]
油菜渣和玉米秸秆	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	降温期接种, 接种量为5%(体积质量比), 并调节基质pH至6.5	腐殖质含量增加81.98%	[45]
城市污泥和小麦秸秆	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	堆肥初期接种, 接种量为2%(体积质量比), 并添加10%干重的过磷酸钙	木质素降解率提高48.68%, 并加快堆肥腐熟	[42]
电解锰残渣和花生秸秆	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	堆肥初期接种, 接种量为0.5%(质量分数)	促进有机质的降解并提升堆肥质量, 聚合度增加了23.50%	[43]
稻草、蔬菜、麸皮和土壤	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	分别在堆肥初期和降温期接种, 接种量为1%(质量分数)	接种时机显著影响MnP/LiP/Lac等酶活, 降温期接种酶活性更高	[44]

3 白腐真菌对生物降解塑料的降解转化潜力

3.1 生物降解塑料的堆肥降解机理与限速因素

在堆肥过程中, 生物降解塑料的降解转化通常由物理破碎、化学老化和同化矿化连续耦合完成, 其效率受材料本征特性与堆肥工况共同制约。首先, 翻堆/搅拌带来的机械剪切和物料-塑料的反复碰撞摩擦可引发破碎、磨损与表面侵蚀, 增加缺陷与比表面积, 从而提高水分浸润、酶吸附与微生物黏附的界面可及性, 为后续化学与生物过程创造条件^[48]。其次, 高温高湿环境可显著加速水解, 聚酯类材料尤易发生酯键断裂并释放寡聚体/单体^[49]; 随分子量下降至临界值以下, 材料由韧性转为脆性并更易碎裂, 塑料碎片随之增加^[50]。除水解外, 堆肥作为以好氧为主、局部厌氧并存的活跃氧化还原体系, 微生物过程易诱导活性自由基形成, 并对聚合物进行实施非选择性氧化, 且在Fe、Mn等活性金属存在时该氧化活化作用更为显著^[51]。在上述预老化基础上, 生物降解决定生物降解塑料的终端去向, 通常经历表面定殖与生物

膜形成、胞外酶裂解以及单体的进一步代谢转化等阶段(图 2)。单体被摄取后, 可经 β -氧化、TCA循环矿化为 CO_2 和 H_2O , 或同化为微生物量^[52]。

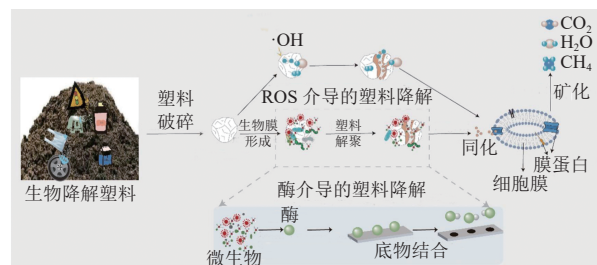


图 2 生物降解塑料在堆肥中的降解^[53]

Fig. 2 Degradation of biodegradable plastics in composting^[53]

塑料降解效率受材料特性和降解环境的影响。材料方面, 聚合物化学结构(酯键密度、芳香结构含量)、表面形态(亲疏水性、粗糙度)、尺寸形貌、结晶度与分子量是决定性约束。塑料表面疏水且光滑可降低润湿与酶可及性; 具有高结晶度、较高芳香结构比例与大分子量的塑料往往对

应更慢的水解起始与持续断链^[54]。环境方面,温度与含水率直接决定塑料水解/老化强度。在 25 °C 和 37 °C 受控堆肥下聚乳酸(Polylactate, PLA)几乎不降解,而在 50 °C 受控堆肥下 18 周后出现显著质量损失^[55]。供氧既调控微生物活性也影响氧化过程, BALDERA MORENO 等^[56]表明,每周两次曝气可缩短 PLA 降解周期,并在 130 天达到 90% 降解。基质营养水平可通过提升微生物活性促进降解^[53],但污泥等复杂体系中的重金属/毒性物质可能抑制微生物过程而延缓降解^[57];工艺管理同样关键,不同曝气方式会改变降解速率,如中心曝气较底部曝气可提高塑料降解率 15.15%^[58]。

综上所述,堆肥中生物降解塑料的主要限速环节为(1)高结晶度/强疏水性/高分子量与芳香结构导致水分扩散、酶吸附与断链受限,水解启动慢且易中断;(2)表面粗糙度与孔隙缺陷决定微生物黏附与生物膜稳定性;(3)氧化活化与水解断链的协同不足,易引起降解滞后与中间产物累积;(4)温度、含水率、氧气与营养等关键参数偏离会造成阶段性停滞。由此,强化策略应优先围绕提升塑料界面可及性与定殖稳定性、增强氧化活化—水解断链的耦合展开。

3.2 白腐真菌降解塑料的潜力

近年来,白腐真菌凭借其以强氧化、低底物专一性为特征的胞外酶体系,在聚合物材料(包括可生物降解塑料)的转化与降解研究中展现出突出潜力。类似其对木质素的作用机制,白腐真菌分泌的 MnP、LiP 与 Lac 等氧化酶可在 H₂O₂ 参与下触发自由基链式反应,生成·OH 等高反应性氧化物种,从而诱导聚合物表面氧化改性,表现为增加表面粗糙度、增加极性官能团与提升润湿性^[14]。上述表面氧化可显著提高塑料的界面可及性,并为后续水解酶介导的链断裂与解聚创造更有利条件。现有研究已在多类塑料(包括生物降解塑料、部分传统惰性塑料)上观察到白腐真菌相关的降解或改性效应,但不同菌株、塑料类型及培养条件下的降解效果差异显著(表 2),表明白腐真菌对塑料的其作用强度与路径高度依赖菌株代谢特征及环境供给条件。

以聚酯类生物降解塑料为例, WU 等^[59]报道 *P. chrysosporium* 在低营养马铃薯葡萄糖琼脂(Potato Dextrose Agar, PDA)条件下培养 35 d,可使 PLA 降解率达到 34.35%,并与 MnP、LiP 和 Lac 等胞外酶分泌增强相对应。另有研究显示, *Pleurotus*

ostreatus 处理 30 d 后可使 PLA 表面出现明显孔蚀,同时伴随氧化程度提高与亲水性改善,进一步验证白腐真菌通过提升界面可及性促进塑料降解的观点^[60]。除 PLA 外,白腐真菌对聚对苯二甲酸乙二醇酯(Polyethylene terephthalate, PET)亦表现出一定促进降解作用。CARVALHO 等^[61]发现 *Pleurotus sajor-caju* 在 PDA 培养基中作用 14 d 后, PET 的质量损失可达 20.3%,表明该氧化体系在一定程度上能突破高结晶聚酯的界面限制。

值得注意的是,除含酯键的可水解塑料外,白腐真菌对部分以 C—C 键为主链的惰性塑料也显示出改性/降解潜力。*P. chrysosporium* 在低营养 PDA 条件下培养 35 d,对聚苯乙烯(Polystyrene, PS)的降解率可达 19.71%^[59];在富含木质素的液体培养基中培养 15 d,对聚乙烯(Polyethylene, PE)质量损失可达 70%^[62]。此外,在以塑料为唯一碳源的体系中,白腐真菌亦可使低密度聚乙烯(Low Density Polyethylene, LDPE)和聚氯乙烯(Polyvinyl Chloride, PVC)表现出一定程度的降解表征。LDPE 在 30 d 时降解率约为 18.4%^[63];PVC 在 7 周后表现为分子量显著下降^[64]。综合不同塑料类型及培养条件下的实验结果,白腐真菌具有作为促进塑料降解与转化微生物候选菌株的应用潜力。

4 堆肥过程中白腐真菌促进木质纤维素与生物降解塑料协同降解转化的潜力

前文已分别论述白腐真菌对木质纤维素和生物降解塑料的降解潜力。堆肥本质上是一个多底物共存且持续演替的复杂体系,木质纤维素与生物降解塑料在转化过程并非彼此独立。基于二者在结构特征及降解转化规律上的相似性,可以认为其在堆肥过程中存在一定的共同调控基础,这为从协同转化角度进一步认识白腐真菌的作用提供了理论依据。

木质纤维素的降解通常受限于木质素刚性结构、纤维素高结晶性以及复合网络结构共同形成的物理化学屏障,表现出较强的结构抗性和较低的生物可及性^[25]。对生物降解塑料而言, PLA 和聚对苯二甲酸-己二酸丁二醇酯(PBAT)等材料虽含有可被水解的酯键,但其高分子量、疏水表面、结晶区仍会限制微生物和胞外酶的作用^[54]。因此,从堆肥底物生物可利用性的角度,木质纤维素与生物降解塑料实现高效降解的前提均在突破初始的物理与化学屏障,该共同瓶颈为白腐真菌的

表 2 白腐真菌对塑料的降解潜力

Table 2 Degradation potential of white-rot fungi for plastics

塑料类型	白腐真菌种类	实验条件	降解情况	参考文献
PLA	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	低碳PDA培养基	35 d降解率达34.35%	[59]
PLA	<i>Pleurotus ostreatus</i>	25 mL培养基溶液, 包括酵母膏(2.5 g/L)、肽(3.5 g/L)、CaCO ₃ (0.1 g/L)和PLA(7~80 g/L)	30 d后, PLA表面出现表面穿孔, 非晶区发生氧化	[60]
PLA	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	将培养7 d的 <i>Phanerochaete chrysosporium</i> 接种至聚合物薄膜表面	14 d后表面粗糙度增加、分子量下降	[65]
PET	<i>Pleurotus sajor caju</i>	PDA培养基, 28 °C培养	14 d质量损失为20.30%	[61]
PS	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	低碳PDA培养基背景下的生物降解	35 d质量损失为19.71%	[59]
PE	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	用K ₂ Cr ₂ O ₇ 和硫酸进行前处理。富含木质素的液体培养基	15 d表现为70.00%的质量损失以及化学结构的变化	[62]
LDPE	未提及	无机盐培养基, 塑料为唯一碳源, 28 °C培养	30 d降解率为18.40%	[63]
LDPE	<i>Pleurotus ostreatus</i>	改良后的固体琼脂培养基	150 d发生27%的物理特性的改变	[66]
PVC	<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	无机盐培养基, 塑料为唯一碳源, 30 °C培养	7周后分子量显著下降	[64]

介入提供了相对统一的作用切入点。此外, 2类底物的降解转化均依赖氧化与水解作用的协同。在木质纤维素降解转化过程中, 氧化性酶系首先削弱木质素屏障、提高底物反应性, 随后多糖水解酶及相关碳水化合物活性酶才能更有效地作用于纤维素和半纤维素^[10]。对于生物降解塑料, 尤其是聚酯类材料, 氧化还原酶介导的表面氧化可通过引入含氧官能团、增强亲水性并降低分子链稳定性, 为后续酯键断裂创造条件^[7]。因此, 相较于主要依赖水解作用的微生物, 白腐真菌兼具氧化与水解能力的特征, 更有可能同时作用于木质纤维素和生物降解塑料降解中的关键限速环节。

在堆肥过程中, 白腐真菌对2类底物的协同降解潜力得益于其广谱底物适应性。一方面, 其菌丝体具有较强的穿透和附着能力, 既能够深入木质纤维素颗粒内部, 又能够在塑料表面形成较为致密的生物膜, 从而有利于界面氧化过程的发生^[59]。另一方面, 白腐真菌具有以Lac、MnP和LiP为核心的非特异性胞外氧化体系, 能够攻击芳香结构, 诱导表面氧化并改变底物反应性。此外, 白腐真菌还可通过胞内和胞外途径持续产生包括·OH在内的活性氧, 这类活性物质对有机大分子具有较强的非选择性攻击能力, 因而在机制上同时具备氧化木质素和塑料聚合物的可能性^[10]。

在堆肥真实场景中, 木质纤维素与生物降解塑料在白腐真菌介导下还可能存在共代谢基础。木质纤维素降解释放的糖类、酚类及芳香族中间

体, 可为白腐真菌及其伴生微生物提供维持增殖和氧化酶表达所需的碳源与共代谢底物^[67]。生物降解塑料水解产生的低聚物与单体, 则可进一步进入微生物同化与矿化途径, 并影响微生物群落演替^[68]。已有研究表明, 在餐厨垃圾与PBAT共堆肥体系中, 添加成熟堆肥可有效提高与碳循环、纤维素分解及烃类降解相关的功能菌丰度, 并促进PBAT降解^[69]。据此推断, 在同时含有木质纤维素与生物降解塑料的堆肥体系中, 白腐真菌可能通过增强木质纤维素解聚、优化中间代谢物供给及重塑微生物互作网络, 间接提升生物降解塑料的转化效率, 从而表现出促进两类底物同步降解转化的潜力。

5 白腐真菌堆肥应用的局限和优化策略

尽管白腐真菌在促进木质纤维素腐殖化增效与塑料降解转化方面展现出显著潜力, 但目前关于白腐真菌促进塑料降解的研究多来自受控培养体系, 往往伴随预处理、较长培养周期或高度可控的营养供给条件, 且降解速率常受单一菌株代谢能力与关键营养元素供给的共同控制。因此, 现阶段研究更多集中于降解潜力验证与机理阐释, 而面向真实堆肥工况的系统性评估与可重复性验证仍相对不足。

与此同时, 白腐真菌在堆肥工程化应用面临一系列现实约束, 其根源在于堆肥生态系统的时变性、竞争性与空间异质性。一方面, 多数白腐真

菌生长较慢且对温度、pH及氨抑制等条件敏感。在高温阶段,白腐真菌生长与产酶速率容易受到显著抑制;中温阶段又需与丰度更高、适应性更强的土著细菌和真菌争夺有限的营养与空间,外源菌株因而易出现定殖不稳甚至被排斥的现象^[70]。另一方面,堆体内部氧气与水分分布不均、传质受限,导致白腐真菌难以持续且均匀地产生胞外氧化酶系,同时酶系在堆肥中的扩散也受到限制,致使氧化效应在空间上呈局部化,从而使木质素解聚与腐殖化增益表现出波动性并降低工程重复性^[71]。即便在高木质素或结构致密底物中,单纯接种也常受界面可及性与传质阻力限制,难以在有限堆肥周期内实现充分深度解聚,工程增益因而受限。

针对上述瓶颈,优化策略的核心在于提升白腐真菌的环境适应性、竞争优势与功能稳定输出能力。在菌株层面,采用基因工程或适应性进化等手段选育耐高温、耐酸碱或耐氨、生长更快,且具更强/更广谱氧化酶活的工程菌株,是从源头增强其工程适配性的研究策略。与此同时,固定化与载体化策略(如海藻酸钠包埋、生物炭或农业废弃物载体)可为菌体提供受保护的微生态位,缓冲环境波动、降低土著群落竞争压力,并实现菌体缓释与长效持留,从而提高定殖稳定性与产酶持续性^[72]。在过程策略上,宜采用分阶段接种或中温窗口接种(如降温期/腐熟早期),并通过保温覆盖、分层布置等方式构建更稳定的中温生态位,以规避高温期抑制并延长有效作用时间^[73]。同时,通过调控含水率、通气强度、优化孔隙结构与氧扩散,削弱微区缺氧对氧化酶催化循环的限制。进一步地,引入模型预测与智能化监测—控制手段,对温度、含水率、氧气含量、pH等关键参数进行动态识别与精准调控,可为白腐真菌提供更匹配的过程环境,最终实现其在真实堆肥体系中对木质纤维素腐殖化增效与生物降解塑料生物转化潜能的规模化、稳定化释放^[74]。

6 结 论

木质纤维素与生物降解塑料降解转化均受顽固组分难解聚、底物可及性不足及水解-氧化协同受限的制约。白腐真菌凭借强氧化、低特异性的胞外酶体系,在促进木质纤维素解聚与腐殖化增效,以及通过界面氧化活化提高生物降解塑料可及性并促进其后续水解断链方面,展现出重要潜力。

目前,白腐真菌在木质纤维素降解与腐殖化

方面已形成较为扎实的研究基础,对其酶学特征及作用机制也已有较多认识。相比之下,现有白腐真菌降解塑料的证据主要源于受控培养体系,此类体系普遍依赖预处理、长周期培养及可控营养供给,针对真实堆肥工况的系统验证仍较为缺乏。

白腐真菌工程化应用所面临的核心挑战,主要源于堆肥生态系统具有显著的时变性、强竞争性和空间异质性。受高温抑制、土著群落竞争排斥以及氧气和水分分布不均等因素影响,白腐真菌产酶及其作用效应往往呈现局部化特征,从而导致强化增益波动较大、重复性不足。

未来研究应立足于真实堆肥工况,从筛选菌株与驯化适应性入手,并结合载体或催化材料改善微环境、提升菌体存活率与界面反应活性,同时加强温度、含水率、通气等关键参数的精细化调控,有望提升白腐真菌在复杂堆肥体系中的功能稳定性与重复性,最终推动其在有机固废资源化领域的工程应用。

参考文献 (References):

- [1] 时尚, 孙文涛, 唐晶, 等. 有机固废好氧发酵堆肥技术研究进展 [J]. 现代化工, 2024, 44(S2): 62-67.
SHI Shang, SUN Wentao, TANG Jing, et al. Research progress in solid organic wastes aerobic fermentation composting technology[J]. Modern Chemical Industry, 2024, 44(S2): 62-67.
- [2] 高洁, 舒实, 吴珣, 等. 垃圾腐殖土特性及其处理技术现状 [J]. 能源与环保, 2025, 47(12): 188-195+202.
GAO Jie, SHU Shi, WU Xun, et al. Characteristics of garbage humus soil and current status of its treatment technology[J]. China Energy and Environmental Protection, 2025, 47(12): 188-195+202.
- [3] 刘丹丹, 何梦鑫, 凌永鑫, 等. 好氧堆肥过程功能微生物的研究与应用: 微生物种类、功能及其作用机制 [J/OL]. 应用与环境生物学报: 1-18[2026-04-14]. <https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2025.07031>.
LIU Dandan, HE Mengxin, LIN Yongxin et al. Research and application of functional microorganisms in aerobic composting processes: microbial species, functions, and mechanisms[J/OL]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology: 1-18[2026-04-14]. <https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2025.07031>.
- [4] ZHAO Li, ZHAO Maoyuan, GAO Wenfang, et al. Different *Bacillus* sp. play different roles on humic acid during lignocellulosic biomass composting[J]. Journal of Cleaner Production, 2024, 434: 139901.
- [5] 张雨辰, 徐源, 谢冰. 可降解塑料的环境降解和影响研究进展 [J]. 科学通报, 2025, 70(18): 2812-2824.
ZHANG Yuchen, XU Yuan, XIE Bing. Advances in envi-

- ronmental degradation and impact of degradable plastics[J]. Chinese Science Bulletin, 2025, 70(18): 2812–2824.
- [6] AFSHAR S V, BOLDRIN A, CHRISTENSEN T H, et al. Disintegration of commercial biodegradable plastic products under simulated industrial composting conditions[J]. Scientific Reports, 2025, 15: 8569.
- [7] DALY P, CAI Feng, KUBICEK C P, et al. From lignocellulose to plastics: Knowledge transfer on the degradation approaches by fungi[J]. Biotechnology Advances, 2021, 50: 107770.
- [8] SURYADI H, JUDONO J J, PUTRI M R, et al. Biodelignification of lignocellulose using ligninolytic enzymes from white-rot fungi[J]. Heliyon, 2022, 8(2): e08865.
- [9] MIR-TUTUSAUS J A, BACCAR R, CAMINAL G, et al. Can white-rot fungi be a real wastewater treatment alternative for organic micropollutants removal? A review[J]. Water Research, 2018, 138: 137–151.
- [10] 唐浩洁, 江迪, 李阳, 等. 白腐真菌降解木质纤维素的研究进展 [J]. 食品工业科技, 2025, 46(21): 455–463.
TANG Haojie, JIANG Di, LI Yang, et al. Research progress on the degradation of lignocellulosic by white rot fungi[J]. Science and Technology of Food Industry, 2025, 46(21): 455–463.
- [11] AFREEN S, ANWER R, SINGH R K, et al. Extracellular laccase production and its optimization from *Arthrospira maxima* catalyzed decolorization of synthetic dyes[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2018, 25(7): 1446–1453.
- [12] SINGH D, GUPTA N. Microbial laccase: A robust enzyme and its industrial applications[J]. Biologia, 2020, 75(8): 1183–1193.
- [13] AZA P, CAMARERO S. Fungal laccases: Fundamentals, engineering and classification update[J]. Biomolecules, 2023, 13(12): 1716.
- [14] BAUTISTA ZAMUDIO P A, FLÓREZ RESTREPO M A, LÓPEZ LEGARDA X, et al. Biodegradation of plastics by white-rot fungi: A review[J]. Science of the Total Environment, 2023, 901: 165950.
- [15] KUMAR A, CHANDRA R. Ligninolytic enzymes and its mechanisms for degradation of lignocellulosic waste in environment[J]. Heliyon, 2020, 6(2): e03170.
- [16] VANDANA T, KUMAR S A, SWARAJ S, et al. Purification, characterization, and biodelignification potential of lignin peroxidase from immobilized *Phanerochaete chrysosporium*[J]. BioResources, 2019, 14(3): 5380–5399.
- [17] GAŁĄZKA A, JANKIEWICZ U, ORZECZOWSKI S. The role of ligninolytic enzymes in sustainable agriculture: Applications and challenges[J]. Agronomy, 2025, 15(2): 451.
- [18] NAGHDI M, TAHERAN M, BRAR S K, et al. Removal of pharmaceutical compounds in water and wastewater using fungal oxidoreductase enzymes[J]. Environmental Pollution, 2018, 234: 190–213.
- [19] 曾学桂, 王文雨, 霍敏贤, 等. 木质素催化转化制化学品研究进展 [J]. 能源环境保护, 2025, 39(3): 76–89.
ZENG Xuegui, WANG Wenyu, HUO Minxian, et al. Research progress on catalytic conversion of lignin to chemicals[J]. Energy Environmental Protection, 2025, 39(3): 76–89.
- [20] 甘福丁, 唐健, 甘贵作, 等. 双碳背景下农林有机废弃物资源化利用模式研究 [J]. 农业与技术, 2022, 42(17): 90–93.
- [21] JI Qinghua, YU Xiaojie, YAGOUB A E A, et al. Efficient cleavage of strong hydrogen bonds in sugarcane bagasse by ternary acidic deep eutectic solvent and ultrasonication to facile fabrication of cellulose nanofibers[J]. Cellulose, 2021, 28(10): 6159–6182.
- [22] HUANG Danlian, LI Ruijin, XU Piao, et al. The cornerstone of realizing lignin value-addition: Exploiting the native structure and properties of lignin by extraction methods[J]. Chemical Engineering Journal, 2020, 402: 126237.
- [23] USMANI Z, SHARMA M, GUPTA P, et al. Ionic liquid based pretreatment of lignocellulosic biomass for enhanced bioconversion[J]. Bioresource Technology, 2020, 304: 123003.
- [24] LINDMARK J, LEKSELL N, SCHNÜRER A, et al. Effects of mechanical pre-treatment on the biogas yield from ley crop silage[J]. Applied Energy, 2012, 97: 498–502.
- [25] LIU Yuanxi, LI Yan, WU Haifeng, et al. Robust oxidase-mimetic supramolecular nanocatalyst for lignin biodegradation[J]. Nano Letters, 2024, 24(8): 2520–2528.
- [26] LÓPEZ M J, JURADO M M, LÓPEZ GONZÁLEZ J A, et al. Characterization of thermophilic lignocellulolytic microorganisms in composting[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 697480.
- [27] MAISTO M, ZUZOLO D, TARTAGLIA M, et al. Advances in plastic mycoremediation: Focus on the isoenzymes of the lignin degradation complex[J]. Science of the Total Environment, 2024, 948: 174554.
- [28] KUMAR S, KUMAR D, UPADHYAY C, et al. Functionalization of cellulose nanocrystals with a potent antimalarial compound: Synthesis, characterization, and biological studies[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2024, 282: 136660.
- [29] GAO Qin, GUO Lina, LI Shuheng, et al. Biodegradation mechanism of cellulose, hemicellulose, and lignin in bacteria-dominant aerobic composting from agricultural biomass waste: A review[J]. Carbohydrate Polymer Technologies and Applications, 2025, 11: 100879.
- [30] LIU Meng, XU Luxin, YIN Zhixuan, et al. Harnessing the potential of exogenous microbial agents: A comprehensive review on enhancing lignocellulose degradation in agricultural waste composting[J]. Archives of Microbiology, 2025, 207(3): 51.

- [31] WU Di, WEI Zimin, MOHAMED T A, et al. Lignocellulose biomass bioconversion during composting: Mechanism of action of lignocellulase, pretreatment methods and future perspectives[J]. *Chemosphere*, 2022, 286: 131635.
- [32] TABAÑAG I D F, CHU I M, WEI Yuhong, et al. Ethanol production from hemicellulose by a consortium of different genetically-modified *sacharomyces cerevisiae*[J]. *Journal of the Taiwan Institute of Chemical Engineers*, 2018, 89: 15–25.
- [33] HARINDINTWALI J D, ZHOU Jianli, YU Xiaobin. Lignocellulosic crop residue composting by cellulolytic nitrogen-fixing bacteria: A novel tool for environmental sustainability[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 715: 136912.
- [34] HU Zhongting, HUO Weizhong, CHEN Yue, et al. Humic substances derived from biomass waste during aerobic composting and hydrothermal treatment: A review[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2022, 10: 878686.
- [35] SOTO PAZ J, OVIEDO OCAÑA E R, ANGARITA RANGEL M A, et al. Optimization of lignocellulolytic bacterial inoculum and substrate mix for lignocellulose degradation and product quality on co-composting of green waste with food waste[J]. *Bioresource Technology*, 2022, 359: 127452.
- [36] TAO Weiye, DENG Yu, LI Kunyang, et al. Mechanistic insights into humic acid formation from lignocellulosic waste via aerobic composting: A review[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2025, 330: 148283.
- [37] WEI Shuxia, LI Zichen, SUN Yong, et al. A comprehensive review on biomass humification: Recent advances in pathways, challenges, new applications, and perspectives[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2022, 170: 112984.
- [38] NIU Jiayu, LI Xiufen, QI Xiguang, et al. Pathway analysis of the biodegradation of lignin by *Brevibacillus thermoruber*[J]. *Bioresource Technology*, 2021, 341: 125875.
- [39] NI Haowei, JING Xiaoyan, XIAO Xian, et al. Microbial metabolism and necromass mediated fertilization effect on soil organic carbon after long-term community incubation in different climates[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(9): 2561–2573.
- [40] LI Yalin, LI Suyan, SUN Xiangyang. Fungal-driven mechanisms of carbon transformation and humification promoted by lignocellulose-degrading microbial inoculants during green waste composting[J]. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 2025, 13(6): 119569.
- [41] HE Jing, ZHU Nengmin, XU Yansheng, et al. The microbial mechanisms of enhanced humification by inoculation with *Phanerochaete chrysosporium* and *Trichoderma longibrachiatum* during biogas residues composting[J]. *Bioresource Technology*, 2022, 351: 126973.
- [42] WANG Yihao, CHEN Guanghui, WANG Yanyan, et al. Optimizing nutrient cycling in organic waste composting: Role of SSP and *Phanerochaete chrysosporium* in mitigating nitrogen loss and efficient lignocellulose degradation[J]. *Water Environment Research*, 2025, 97(8): e70154.
- [43] PENG Xiangyu, YAN Ming, XIE Qingqing, et al. Effect of the inoculation of *Phanerochaete chrysosporium* on nitrogen migration and organic matter conversion during electrolytic manganese residue composting[J]. *Bioresource Technology*, 2023, 388: 129723.
- [44] ZENG Guangming, YU Man, CHEN Yaoning, et al. Effects of inoculation with *Phanerochaete chrysosporium* at various time points on enzyme activities during agricultural waste composting[J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101(1): 222–227.
- [45] WANG Yuyun, WEI Yuquan, ZHOU Kaiyun, et al. Regulating pH and *Phanerochaete chrysosporium* inoculation improved the humification and succession of fungal community at the cooling stage of composting[J]. *Bioresource Technology*, 2023, 384: 129291.
- [46] VOBĚRKOVÁ S, VAVERKOVÁ M D, BUREŠOVÁ A, et al. Effect of inoculation with white-rot fungi and fungal consortium on the composting efficiency of municipal solid waste[J]. *Waste Management*, 2017, 61: 157–164.
- [47] ZHAN Juan, LIU Qinghua, CHEN Junwen, et al. New insights into *Peniophora crassitunicata* and its co-inoculation with commercial microbial inoculant accelerating lignocellulose degradation and compost maturation during orchard wastes composting[J]. *Environmental Research*, 2025, 274: 121298.
- [48] GUI Jiaxi, SUN Yue, WANG Jingli, et al. Microplastics in composting of rural domestic waste: Abundance, characteristics, and release from the surface of macroplastics[J]. *Environmental Pollution*, 2021, 274: 116553.
- [49] LIU Zhihao, LIU Hongtao, WANG Lixia, et al. Decreased particle size enhances the aging behavior of microplastics during sewage sludge composting: Physicochemical properties and cadmium loading[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2025, 490: 137779.
- [50] DESHOULLES Q, LE GALL M, BENALI S, et al. Hydrolytic degradation of biodegradable poly(butylene adipate-co-terephthalate) (PBAT) - Towards an understanding of microplastics fragmentation[J]. *Polymer Degradation and Stability*, 2022, 205: 110122.
- [51] XING Ruizhi, CHEN Zewei, SUN Hanyue, et al. Free radicals accelerate in situ ageing of microplastics during sludge composting[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2022, 429: 128405.
- [52] LIU Ping, HUANG Hongli, QIN Xifeng, et al. Degradation and control strategies for microplastics during aerobic composting: A review[J]. *Process Biochemistry*, 2026, 162: 83–96.

- [53] DONG Dazhuang, GAO Wenjing, LI Lele, et al. Comprehensive understanding of microplastics in compost: Ecological risks and degradation mechanisms[J]. *Science of the Total Environment*, 2025, 958: 178104.
- [54] NIZAMUDDIN S, BALOCH A J, CHEN Chengrong, et al. Bio-based plastics, biodegradable plastics, and compostable plastics: Biodegradation mechanism, biodegradability standards and environmental stratagem[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2024, 195: 105887.
- [55] AL HOSNI A S, PITTMAN J K, ROBSON G D. Microbial degradation of four biodegradable polymers in soil and compost demonstrating polycaprolactone as an ideal compostable plastic[J]. *Waste Management*, 2019, 97: 105–114.
- [56] BALDERA MORENO Y, HERNÁNDEZ C, VARGAS A, et al. Effects of turning aeration and the initial carbon/nitrogen ratio on the biodegradation of polylactic acid under controlled conditions[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, 268: 131689.
- [57] MAO Hailong, WANG Ke, WANG Zhe, et al. Metabolic function, trophic mode, organics degradation ability and influence factor of bacterial and fungal communities in chicken manure composting[J]. *Bioresource Technology*, 2020, 302: 122883.
- [58] LIAO Lu, JIA Jia, TANG Lu, et al. Effect of ventilation modes on microplastic flow during perishable waste composting[J]. *Waste and Biomass Valorization*, 2024, 15(12): 6891–6902.
- [59] WU Feiyan, GUO Zhi, CUI Kangping, et al. Insights into characteristics of white rot fungus during environmental plastics adhesion and degradation mechanism of plastics[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2023, 448: 130878.
- [60] ECONOMOU C N, BERTOZZI S M, FERRARI G, et al. *Pleurotus ostreatus*-mediated bioremediation of polylactic acid microplastics: Unveiling a sustainable solution[J]. *ACS Omega*, 2025, 10(49): 60945–60954.
- [61] CARVALHO L, LOPES I, MAGALHÃES S, et al. Comparative biodegradation of polyethylene terephthalate by two white-rot fungi: *Trametes versicolor* and *Pleurotus sajor caju*[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2025, 533: 146892.
- [62] MUKHERJEE S, KUNDU P P. Alkaline fungal degradation of oxidized polyethylene in black liquor: Studies on the effect of lignin peroxidases and manganese peroxidases[J]. *Journal of Applied Polymer Science*, 2014, 131(17): app. 40738.
- [63] SAIRA, ABDULLAH, MAROOF L, et al. Biodegradation of low-density polyethylene (LDPE) bags by fungi isolated from waste disposal soil[J]. *Applied and Environmental Soil Science*, 2022, 2022: 8286344.
- [64] ALI M I, AHMED S, JAVED I, et al. Biodegradation of starch blended polyvinyl chloride films by isolated *Phanerochaete chrysosporium* PV1[J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2014, 11(2): 339–348.
- [65] STOLERU E, HITRUC E G, VASILE C, et al. Biodegradation of poly(lactic acid)/chitosan stratified composites in presence of the *Phanerochaete chrysosporium* fungus[J]. *Polymer Degradation and Stability*, 2017, 143: 118–129.
- [66] GÓMEZ MÉNDEZ L D, MORENO BAYONA D A, POUTOU-PIÑALES R A, et al. Biodeterioration of plasma pretreated LDPE sheets by *Pleurotus ostreatus*[J]. *PLoS One*, 2018, 13(9): e0203786.
- [67] KATO H, MIURA D, KATO M, et al. Metabolic mechanism of lignin-derived aromatics in white-rot fungi[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2024, 108(1): 532.
- [68] OKAL E J, HENG Gui, MAGIGE E A, et al. Insights into the mechanisms involved in the fungal degradation of plastics[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, 262: 115202.
- [69] WANG Lingxiao, CHANG Ruixue, REN Zhiping, et al. Mature compost promotes biodegradable plastic degradation and reduces greenhouse gas emission during food waste composting[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 926: 172081.
- [70] WANG Lingying, WANG Tianfeng, XING Zhijie, et al. Enhanced lignocellulose degradation and composts fertility of cattle manure and wheat straw composting by *Bacillus* inoculation[J]. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 2023, 11(3): 109940.
- [71] AWASTHI S K, KUMAR M, SARSAIYA S, et al. Multi-criteria research lines on livestock manure biorefinery development towards a circular economy: From the perspective of a life cycle assessment and business models strategies[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2022, 341: 130862.
- [72] ZHOU Chengyu, LI Jun, SONG Chuxuan, et al. Microbial regulation of organic solid waste composting: Lignocellulose degradation (fertilization), process gas emissions, and containment of typical pollutants[J]. *Journal of Environmental Management*, 2025, 393: 127172.
- [73] SONG Tianwen, MENG Qi, JIN Jiafeng, et al. Effect of multi-stage inoculation on the efficiency of hyperthermophilic composting of cationic polyacrylamide-containing sludge[J]. *Environmental Technology & Innovation*, 2025, 38: 104085.
- [74] 宋慈, 何中昊, 汤晶, 等. 机器学习驱动有机固废堆肥过程优化与应用[J]. *能源环境保护*, 2026, 40(2): 48–61. SONG Ci, HE Zhonghao, TANG Jing, et al. Advances in machine learning-driven optimization and applications in the organic solid waste composting process[J]. *Energy Environmental Protection*, 2026, 40(2): 48–61.