

## 特约评述

DOI: 10.12211/2096-8280.2024-093

## 微生物油脂与植物油脂的合成生物制造

苏娟娟<sup>1,2</sup>, 郑家文<sup>1,2</sup>, 苗润泽<sup>1,3</sup>, 韩鹏<sup>1,3</sup>, 王士安<sup>1,2</sup>, 李福利<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院青岛生物能源与过程研究所, 太阳能光电转化与利用全国重点实验室, 山东省一碳炼制工程研究中心, 青岛新能源山东省实验室, 山东 青岛 266101; <sup>2</sup> 山东能源研究院, 山东 青岛 266101; <sup>3</sup> 中国海洋大学, 山东 青岛 266100)

**摘要:** 油脂及脂肪酸衍生物是食品、生物能源、材料以及医药化工的基础原料, 需求量大。当前我国油脂供给高度依赖进口油料作物, 受限于耕地资源, 仅依靠农业种植难以满足需求。合成生物技术的发展为油脂生产提供了新途径, 其中微生物油脂合成技术具有原料来源广、生产周期短、不占用耕地等优势, 成为缓解油脂资源供应压力的战略选择。本文从大宗油脂和高值油脂的角度, 系统综述了微生物油脂和植物油脂合成生物制造的研究现状, 分析了植物油脂和微生物油脂的经济性差异, 并总结了油脂分离提取及检测技术。未来, 从商业化成熟度考量, 高值油脂在短期内有望快速发展, 而大宗油脂在中远期具有广阔前景。通过合成生物技术构建高效油脂合成的微生物细胞工厂, 推动全链条低成本生物炼制技术, 有望创新油脂生产方式, 促进油脂产业多元化发展。

**关键词:** 微生物油脂; 植物油脂; 生物制造; 高值油脂; 大宗油脂; 分离提取

中图分类号: Q816 文献标志码: A

## Biosynthesis and manufacture of microbial oils and vegetable oils

SU Juanjuan<sup>1,2</sup>, ZHENG Jiawen<sup>1,2</sup>, MIAO Runze<sup>1,3</sup>, HAN Peng<sup>1,3</sup>,  
WANG Shi'an<sup>1,2</sup>, LI Fuli<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup> Qingdao Institute of Bioenergy and Bioprocess Technology, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Photoelectric Conversion and Utilization of Solar Energy, Shandong C<sub>1</sub> Refinery Engineering Research Center, Qingdao New Energy Shandong Laboratory, Qingdao 266101, Shandong, China; <sup>2</sup> Shandong Energy Institute, Qingdao 266101, Shandong, China; <sup>3</sup> Ocean University of China, Qingdao 266100, Shandong, China)

**Abstract:** Oils and fatty acid derivatives are essential raw materials across various industries, including food, bioenergy, functional materials, and pharmaceutical chemicals, with significant global demand. Currently, China heavily relies on imported oilseed crops, and the cultivation of oil crops is constrained by limited arable land, making it difficult to meet the growing demand for oils. The development of synthetic biology offers a promising solution, particularly through the microbial oil synthesis technology, which utilizes renewable resources to produce oils, presenting a strategic alternative to traditional oil production methods. The work provides a comprehensive overview of

收稿日期: 2024-12-05 修回日期: 2025-03-28

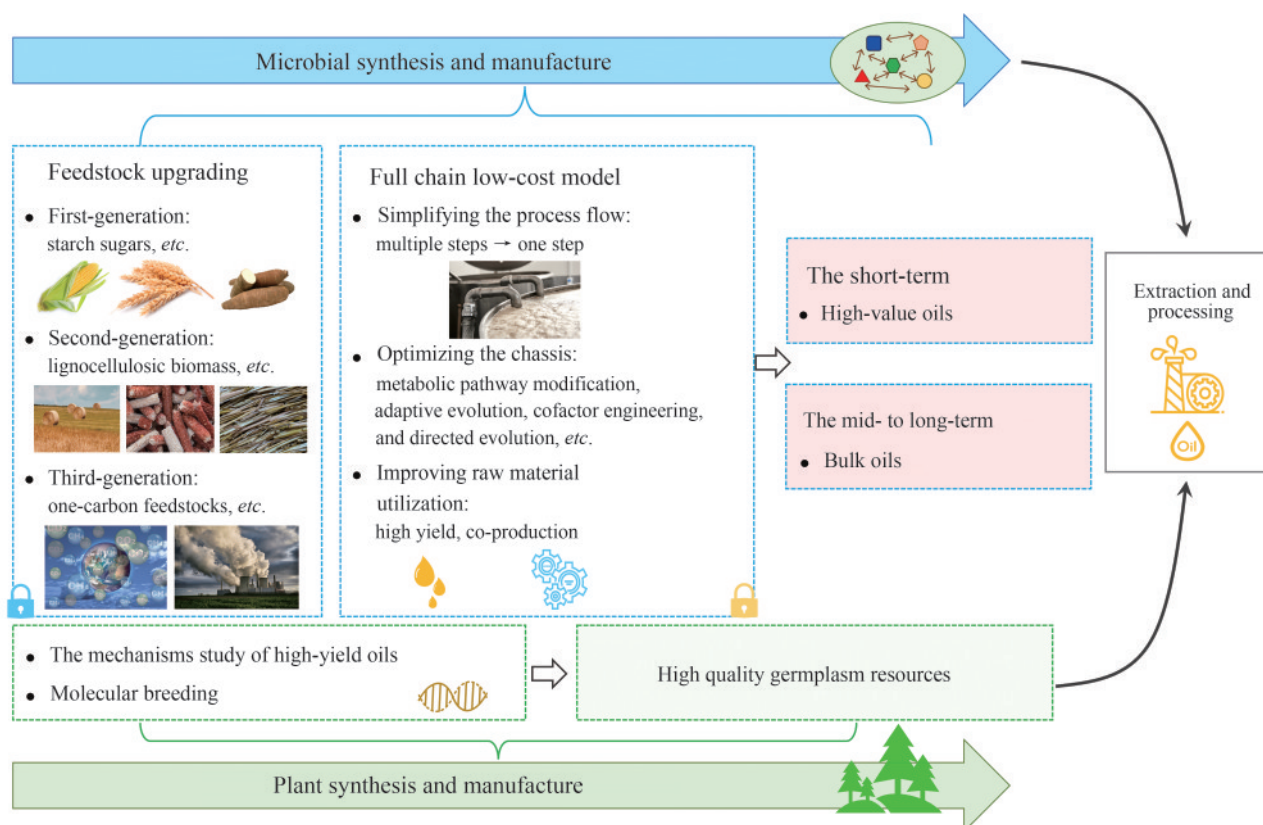
基金项目: 国家重点研发计划 (2023YFA0914400)

引用本文: 苏娟娟, 郑家文, 苗润泽, 韩鹏, 王士安, 李福利. 微生物油脂与植物油脂的合成生物制造[J]. 合成生物学, 2025, 6(5): 1167-1183

Citation: SU Juanjuan, ZHENG Jiawen, MIAO Runze, HAN Peng, WANG Shi'an, LI Fuli. Biosynthesis and manufacture of microbial oils and vegetable oils[J].

Synthetic Biology Journal, 2025, 6(5): 1167-1183

the current research progress in the biosynthesis and biomanufacturing of microbial oils and vegetable oils. It highlights the commercial demonstration cases of microbial synthesis for high-value oils, including arachidonic acid (ARA), eicosapentaenoic acid (EPA), and docosahexaenoic acid (DHA). It also presents the industrial demonstration cases of bulk oil synthesis, such as biorefining technology that utilizes lignocellulosic materials. The economic differences between vegetable oils and microbial oils are analyzed, emphasizing the challenges and opportunities in cost reduction and scalability. Additionally, the review summarizes the technologies for oil separation, extraction, and detection, which are critical for improving the efficiency and quality of oil production. Looking ahead, high-value oils are expected to undergo rapid development in the short term, driven by their applications in health, nutrition, and specialty chemicals. In the medium to long term, microbial bulk oils hold great potential, especially through the utilization of non-food feedstocks such as lignocellulosic biomass and industrial waste, enabling the transition to a circular economy in the oil industry. The integration of synthetic biology tools, including genetic engineering, metabolic pathway optimization, and high-throughput screening, will be essential for constructing efficient microbial cell factories capable of producing oils with high yields and tailored compositions. Furthermore, the development of low-cost, full-chain biorefining technologies will be crucial for overcoming the economic barriers to large-scale microbial oil production. By addressing these challenges, microbial oils have the potential to revolutionize traditional oil production methods, offering sustainable and environmentally friendly alternatives to meet the increasing global demand for oils. This review underscores the importance of continued research and innovation in synthetic biology and biomanufacturing to unlock the full potential of microbial and plant oils in various industrial applications.



**Keywords:** microbial oils; vegetable oils; biomanufacturing; high-value oils; bulk oils; separation and extraction

油脂是食品、生物能源、材料及医药化工等行业的大宗基础原料。我国油脂资源短缺，大豆作为主要的进口油料作物，连续多年进口依存度超过80%<sup>[1]</sup>。传统的植物油脂生产方式依赖于油料作物，受耕地资源的限制，难以填补巨大的资源缺口。微生物发酵法制备油脂，已成为油脂可持续获取的新路线，开发微生物油脂有望减少对植物油脂的依赖。本文总结了微生物油脂和植物油脂合成生物制造的研究现状及面临的挑战，分析了突破微生物油脂技术经济性障碍的路径及研究重点。

## 1 油脂合成生物技术概述

### 1.1 油脂的类型及用途

油脂是由甘油三酯及其衍生物组成的疏水性化合物，根据来源可分为植物油脂、动物油脂和微生物油脂。其在食品、能源、材料及医药领域的广泛应用，驱动了合成生物制造技术的快速发展。

#### 1.1.1 植物油脂及用途

植物油脂是当前全球油脂供给的主要来源，其生产依赖于油料作物的规模化种植。植物油脂主要来源于油料作物的种子或果实，根据植物分类学特征可分为草本科、禾本科、藤本科及木本科四类。其中，草本植物油因高含油量及丰富的不饱和脂肪酸，成为食用油、食品添加剂及工业润滑剂的核心原料。花生、油菜籽和芝麻的平均含油量超过40%<sup>[2-4]</sup>；不饱和脂肪酸以油酸、亚油酸和亚麻酸为主，含量可达80%<sup>[5]</sup>。木本植物油如棕榈油、橄榄油和茶油，则以单不饱和脂肪酸为主，例如茶油的不饱和脂肪酸含量高达90%，油酸含量超过80%<sup>[6-7]</sup>。木本植物油具有抗氧化稳定性高、烟点高等特性，广泛用于高温烹饪、化妆品及生物柴油生产。

#### 1.1.2 动物油脂及用途

动物油脂主要包括陆生动物脂肪（如猪油、牛油）以及水生动物油（如鱼油）。动物脂肪主要由饱和脂肪酸（棕榈酸、硬脂酸）构成，常温下呈固态，广泛用于烘焙、油炸及肥皂制造；鱼油

等富含二十碳五烯酸（eicosapentaenoic acid, EPA）、二十二碳六烯酸（docosahexenoic acid, DHA）等长链多不饱和脂肪酸，是婴幼儿配方奶粉、心血管保健品及抗炎药物的关键原料<sup>[8-9]</sup>。然而，鱼油资源受限于海洋捕捞总量及生态可持续性，其供应稳定性面临严峻挑战。

#### 1.1.3 微生物油脂及用途

产油微生物通常指能够累积超过细胞干重20%油脂的微生物，具有独特的代谢特征，在高碳氮比条件下，细胞内乙酰辅酶A和NADPH向脂肪酸和甘油三酯合成途径的代谢通量高<sup>[10-11]</sup>。产油微生物涉及酵母、霉菌、微藻和细菌等类群（表1）。

酵母是研究较为深入的产油微生物类群。目前已经鉴定的有数十种，其中解脂耶氏酵母（*Yarrowia lipolytica*）、斯达氏油脂酵母（*Lipomyces starkeyi*）、圆红冬孢酵母（*Rhodospiridium toruloides*）和产油丝孢酵母（*Cutaneotrichosporon oleaginosus*）展现了各自的优势<sup>[16-17]</sup>。在遗传背景和遗传工具方面，解脂耶氏酵母最具优势，圆红冬孢酵母次之，而斯达氏油脂酵母和产油丝孢酵母的遗传工具相对较少<sup>[20]</sup>。在底物代谢方面，除了解脂耶氏酵母，其他三种酵母都能代谢木糖，尤其是产油丝孢酵母，代谢木糖不存在分解代谢物阻遏，并且其木糖代谢效率与葡萄糖代谢类似<sup>[21]</sup>；圆红冬孢酵母和产油丝孢酵母对木质纤维素水解液抑制物具有较强的耐受性，并且能够代谢抑制物和木质素来源的芳香族化合物<sup>[18]</sup>。此外，产油丝孢酵母还能够有效代谢粗甘油。

霉菌也是一类重要的产油微生物，能够通过发酵过程积累大量油脂，尤其是多不饱和脂肪酸。例如，高山被孢霉（*Mortierella alpina*）油脂中富含花生四烯酸（arachidonic acid, ARA）；卷枝毛霉（*Mucor circinelloides*）油脂中富含 $\gamma$ -亚麻酸（gamma-linolenic acid, GLA），且遗传改造工具相对丰富、底物利用广泛，代谢工程潜力大<sup>[26, 35]</sup>。

异养微藻利用有机碳源合成油脂的机理与酵母等常规微生物相似，脂肪酸组成主要以十六碳和十八碳脂肪酸为主；不同的是，微藻油脂中也含有较高比例的多不饱和脂肪酸，这使得其在高值油脂生产中具有重要价值，代表性菌株包括小球藻（*Chlorella vulgaris*）和三角褐指藻（*Phaeodactylum*

表1 典型产油微生物及其特征

Table 1 Summary of oil-producing microbial resources and their characteristics

微生物种类	常见产油菌种	油脂含量/% (占干重比例)	主要脂肪酸组成	特征	参考文献
酵母菌	解脂耶氏酵母 <i>Y. lipolytica</i>	通常在20%~45%之间, 特定条件下可超过90%	油酸、棕榈酸、 棕榈油酸	遗传改造技术成熟;底物利用谱广,可代谢乙 酸、脂肪酸、油脂、正烷烃;抗逆性较强	[12-15]
	圆红冬孢酵母 <i>R. toruloides</i>	通常在40%~60%之间, 可超过70%	油酸、棕榈酸、硬脂酸	遗传工具相对丰富,可利用农林废弃物产油	[16-19]
	产油丝孢酵母 <i>C. oleaginosus</i>	通常大于50%	油酸、棕榈酸、硬脂酸	代谢木糖能力强;能利用木质纤维素水解液及 工业废弃物	[16-18, 20-21]
	斯达氏油脂酵母 <i>L. starkeyi</i>	通常为30%~60%, 可超过70%	油酸、棕榈酸、硬脂酸	能够代谢木糖;遗传工具较少	[16-17, 20]
霉菌	高山被孢霉 <i>M. alpina</i>	通常在40%~60%之间, 可超过70%	油酸、棕榈酸、 花生四烯酸	商业化生产花生四烯酸(ARA)的主要菌株	[22-24]
	卷枝毛霉 <i>M. circinelloides</i>	通常为25%~53%	亚油酸、油酸、 $\gamma$ -亚麻酸	$\gamma$ -亚麻酸(GLA)含量高;调控机制研究较多;遗 传改造技术相对丰富;代谢工程潜力大;可利用葡 萄糖、乙酸等作碳源	[25-26]
藻类	裂殖壶菌 <i>A. limacinum</i>	通常在30%~50%之间, 可超过60%	DHA、棕榈酸	生长速度快、发酵密度高;高产DHA;油脂类型 适合婴幼儿补充	[27-28]
	小球藻 <i>C. vulgaris</i>	通常为41%~58%	棕榈酸、油酸、亚油酸、 $\alpha$ -亚麻酸、 $\gamma$ -亚麻酸	$\alpha$ -亚麻酸(ALA)和 $\gamma$ -亚麻酸含量高,适宜用于 食品补充剂;能够用来处理城市及工业废水	[29-30]
	三角褐指藻 <i>P. tricornutum</i>	通常为18%~57%	EPA、棕榈酸、 棕榈油酸	EPA产量高,不饱和脂肪酸含量尤其是 $\omega$ -3/ $\omega$ -6 比值高,油脂营养价值较好	[29,31]
	细菌	浑浊红球菌 <i>R. opacus</i>	通常在20%~40%之间, 可超过50%	棕榈酸、十七烷酸、 油酸	超长链脂肪酸产量高;可利用木质纤维素水解 液及工业废弃物
	甲基微菌 <i>M. buryatense</i>	通常为10%~30%	中短链脂肪酸	可以甲烷作为碳源合成脂肪酸,生物转化一碳 化合物潜力大	[34]

*tricornutum*)等<sup>[27-29]</sup>。相较于常规微生物,异养微藻的生长速度更快,且油脂积累速率相对更高。例如富油栅藻(*Scenedesmus acuminatus*)中试发酵条件下的细胞干重可达283.5 g/L,具有明显的生物量积累优势<sup>[36]</sup>。

细菌中,红球菌(*Rhodococcus*)是一类能够利用木质纤维素水解液及工业废弃物合成油脂的细菌,其中浑浊红球菌(*R. opacus*)多用于合成甘油三酯、脂肪酸及其衍生物,游离长链脂肪酸和超长链脂肪酸的产量可以超过50 g/L<sup>[11, 32]</sup>;甲基微菌(*Methylomicrobium buryatense*)可以利用甲烷合成脂肪酸及其衍生物<sup>[34]</sup>。

与植物油脂和动物油脂相比,微生物油脂具有原料来源广、发酵生产不受季节限制、易规模化生产和管理等优点。目前,微生物来源的功能油脂,如ARA、EPA、DHA等,已经商业化应用<sup>[37]</sup>。微生物发酵法生产棕榈油酸、神经酸、山萘酸、GLA等单/多不饱和脂肪酸,以及磷脂、糖

脂等脂肪酸衍生物,也具有应用开发价值<sup>[38-41]</sup>。微生物油脂也是生产生物柴油、航空燃油和生物聚合物单体的重要前体材料,尤其是以资源丰富的木质纤维素生物质为原料<sup>[42]</sup>。

## 1.2 植物油脂与微生物油脂的经济性

经济性是决定合成生物技术市场竞争力和应用潜力的关键指标。植物油脂和微生物油脂作为两种重要的可再生油脂资源,由于生产方式、资源需求和成本结构的差异,两者的经济性存在显著差异(表2)。

基于对各项指标的综合分析与比较,植物油脂的生产成本较低,这主要得益于成熟的种植和加工技术。根据马来西亚棕榈油局(Malaysian Palm Oil Board, MPOB)的报告测算,棕榈油的生产成本可低于4000 CNY/t,是目前生产成本最低的植物油脂<sup>[52]</sup>;菜籽油的生产成本最高,根据

表2 植物油脂和微生物油脂的经济性分析

Table 2 Analysis of economic difference between vegetable oil and microbial oil

指标	植物油脂	微生物油脂	参考文献
生产成本	较低,主要依赖于油料作物(大豆、油菜、棕榈等)的规模种植和成熟的提取工艺;生产成本主要包括种子、化肥、农药、土地租赁和劳动力等	较高,主要涉及菌种培养、发酵设备、碳源(葡萄糖、甘油等)和下游提取工艺;能源消耗和技术投入较高	[43]
原料来源	主要来源于植物种子,如大豆、油菜籽、油棕等	可利用淀粉糖、工农业废弃物、非粮糖质原料和碳水化合物	[43-44]
生产周期	长,一般为几个月到几年	短,一般为几天到几周	[45]
资源利用	生产易受土地、水和气候变化的影响,大规模种植可能导致土地资源占用和生态破坏	生产不受土地和气候限制,可在发酵罐中全年生产,但需要大量碳源和营养物质;生产过程产生的废弃物需妥善处理	[45]
产量	产量较高,尤其是油棕等高产植物; 举例:大豆的油脂产量通常为170~240 g/kg(约17%~23%)	产量相对较低,可通过优化发酵条件提高; 举例:解脂耶氏酵母工程改造菌株的油脂产量可达55~100 g/L,优化菌株及发酵条件可进一步提升;易规模化生产	[46-49]
技术成熟度	生产技术成熟,已实现大规模商业化应用	属于新兴技术,目前的生产规模和效率仍不及植物油脂;下游提取和纯化工艺仍需优化	[50]
市场应用	广泛应用于食品、生物燃料和化工领域,市场需求稳定;市场竞争激烈,利润空间有限	主要用于高附加值产品(如ARA、DHA)和特种油脂生产,市场需求增长迅速,但规模相对较小	[50-51]

2021年加拿大油菜籽市场报告“Canola Oil Production Costs”统计数据预测,菜籽油的生产成本不小于7000 CNY/t;大豆油和葵花籽油的生产成本介于两者之间。微生物油脂的生产依赖发酵工艺和碳源,目前成本较高,由于尚缺乏规模化生产,难以严格核算成本,但依据中试规模的核算,行业内通常认为目前微生物油脂的生产成本高于20000 CNY/t。根据行业调研分析,近年来,裂殖壶菌产业化生产DHA的单位成本随着技术进步和工艺优化有所下降,2020年的单位成本约为52000 CNY/t。异养微藻发酵的培养条件较常规微生物更为复杂,需要碳源、氮源、pH、温度、溶氧等条件的精准控制及严格的无菌条件,这无疑增加了一定的生产成本<sup>[53]</sup>。

基于此,本文从大宗油脂和高值油脂产品的角度分别总结植物油脂和微生物油脂的发展现状,总结各自的优势和面临的挑战,进而对其未来发展方向进行展望。

## 2 大宗油脂的合成生物制造

### 2.1 油料作物与大宗油脂

大宗油脂是指在生产规模、消费量和市场影

响力等方面占据主导地位的油脂,油料作物是大宗油脂的主要来源。世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)<sup>[54]</sup>最新报告显示,截至2024年,全球油料作物占地约5.4亿公顷,约为农业总面积的37%。近年来,随着生物技术的发展,尤其是基因工程技术的发展,结合常规的育种手段,为油料作物提供了高质量的种子,在一定程度上也提高了大宗油脂的产量。然而,对于油脂的需求仍在进一步增加,IUCN的报告指出,目前有28%的油料作物被用于生物柴油、动物饲料和工业原料。即使将产出的植物油完全用于食品工业,到2050年全球植物油产量仍需提高14%左右才能满足约97亿人口的需求。目前大豆油、棕榈油和菜籽油占据全球植物油市场的主导地位,根据联合国粮食及农业组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO)2022年的统计数据,其总产量超过全球油脂的75%,其中:美国、巴西和阿根廷是主要的大豆油生产国;印度尼西亚和马来西亚是全球最大的棕榈油生产国;中国、加拿大和欧盟国家主导菜籽油生产。

大豆是一种豆科蔬菜作物,近年来,我国对豆油和豆粕的需求量迅速增加。此外,大豆还是重要的蛋白质来源,在食品和制药工业有重要应

用<sup>[55]</sup>。根据美国农业部的数据，截至2024年10月，世界大豆油的产量约为6.6亿吨。大豆油含量约占大豆种子重量的17%~23%，这相较其他油料作物的比例偏低，如花生种子的含油量约为45%。目前在提升大豆总含油量方面的进展有限，主要原因是需要做到在提升油脂含量的同时，不影响其蛋白含量<sup>[56]</sup>。因此，受两用价值的影响，在不进一步扩大种植面积的情况下，大豆油产量难以得到显著提升。但随着研究的不断深入，尤其是分子技术、各类组学技术的不断发展，提高大豆含油量的研究也取得了不错的进展。据报道，将拉曼伞形霉来源的二酰甘油酰基转移酶2A (DGAT2A) 在大豆中表达，可使大豆种子的含油量提升1.5%，重要的是，得到的转基因大豆的产量和蛋白质含量均未受到显著影响<sup>[57]</sup>。目前，已经在大豆种子中鉴定出多个油脂合成相关的重要转录因子，如GmbZIP123可调节蔗糖转运体和细胞壁转化酶的表达来调控糖转运；GmDofs可通过激活乙酰辅酶A羧化酶 (ACCase) 或长链脂酰辅酶A合成酶 (LACS) 等途径参与脂肪酸合成调控；GmMYB73能够抑制油分累积负调控因子GL2 (Glabra 2) 的表达，从而解除对磷脂酶PLD $\alpha$ 1的抑制，促进甘油二酯和甘油三酯的合成<sup>[58-61]</sup>。

棕榈油是最重要的植物大宗油脂之一，占世界植物油产量的约36%<sup>[62]</sup>。截至2024年10月，全球棕榈油产量已超过8亿吨，其中印度尼西亚产量最高，为4650万吨，其次是马来西亚，这主要是因为油棕树大多生长在热带地区。相比其他植物油，棕榈油在产量和生产成本上均具有绝对优势。因此，目前关于棕榈油的研究更多集中在生物精炼与可持续发展方面，而非产量提升。棕榈油的高产量使其成为制备生物柴油的理想原料，这就需要研究高选择性催化剂，以及配套的催化反应器设计与运行的相关问题<sup>[63]</sup>；此外，大规模开采棕榈油还会引发环境问题，如森林砍伐导致的气候异常和生物多样性破坏，以及在生产棕榈油时产生的大量木质纤维素类工业废弃物。解决这些问题需要相关的政策或战略来引导棕榈油生产的可持续发展<sup>[64]</sup>。

总体而言，以油料作物为原料的大宗油脂生产仍然是生物制造油脂的主要来源。然而，目前

提升油脂产量的有效方法依然是扩大种植面积，而盲目扩大种植面积势必会带来严重的环境问题。此外，由于气候、地形等地理因素，并非所有国家和地区均适合大规模的油料作物种植。因此，迫切需要寻求一种方法来缓解日益增长的油脂需求压力。

## 2.2 微生物发酵法制备大宗油脂

随着合成生物学的快速发展，以产油微生物为底盘，利用可再生原料合成微生物油脂，成为油脂获取的新路径。天然微生物油脂的脂肪酸组成和植物油脂相似<sup>[65]</sup>，以十六碳和十八碳脂肪酸为主，可在一定程度上替代植物油脂。早在20世纪，就已有关于微生物油脂技术的相关研究。然而，长期以来，大宗油脂微生物发酵法的生产成本仍高于大豆、棕榈等植物生产油脂<sup>[66]</sup>。因此，微生物油脂技术的研究热度逐渐降低。但随着油脂需求压力日益增加，以及对绿色清洁能源和高质量油脂的需求，微生物油脂重新进入了人们的视野。最早在1985年，英国就出现了商业化生产微生物油脂的实例<sup>[67]</sup>。作为首个可食用的微生物油脂，这款油脂更重要的意义在于证明了微生物油脂的安全性。目前已经研究了多种类型的真核微生物，如假丝酵母菌属、耶氏酵母属、红冬孢酵母菌属和油脂酵母菌属，均具有较强的油脂积累能力，其细胞油脂含量可达80%<sup>[68]</sup>；细菌类则包括节杆菌属、不动杆菌属、红球菌属和芽孢杆菌属等。尽管大肠杆菌一般不被认为是产油菌株，但通过基因工程改造与表达调控，也能积累相当量的油脂<sup>[69]</sup>。

最初，研究微生物生产油脂的原料主要为葡萄糖或淀粉质原料，然而这类原料不仅成本较高，且当大量用于油脂生产时，容易引起“与人争粮”的问题，不利于经济社会的发展。因此，微生物油脂的发酵技术应该更关注于工农业废弃物（如木质纤维、粗甘油等）或者非粮糖质原料（如木薯、菊芋、糖蜜等）<sup>[70]</sup>。通过将农林废弃物和工业废弃资源转化为油脂等高附加值化学品，有望解决微生物制备大宗油脂原料成本高的问题，也可以利用产油微生物“吃糖储油”的特殊表型，建

立工业化生产油脂的生物炼制技术，提供大宗油脂的新型获取方式。据报道，研究人员利用工业副产品粗甘油为原料，添加硫酸铵和吐温 20，通过黏红酵母 (*R. glutinis* TISTR5159) 积累油脂和类胡萝卜素，细胞的脂质含量最高可达 61%，类胡萝卜素的产量可达到 135 mg/L<sup>[71]</sup>；以甜高粱甘蔗渣为底物，使用曲状隐球酵母 (*Cryptococcus curvatus* ATCC20509) 生产油脂的最高产量可达细胞干重的 73%<sup>[72]</sup>。

随着定向进化、高通量筛选、多组学测序等技术的发展，脂质生物炼制技术正逐步突破传统技术壁垒，微生物大宗油脂生产存在的问题也有望解决。目前，基于微生物油脂的生物炼制技术，已成为生物质利用研究的重要方向，近年来有不少综述文献阐述其重要性、意义及面临的挑战<sup>[68, 73-75]</sup>。通过微生物发酵法将生物质转化为油脂，包括两个关键要素：第一，产油微生物需具备高效的五碳糖和六碳糖代谢能力；第二，产油微生物需具备生物质抑制物的耐受性<sup>[70, 75]</sup>。基于此，微生物脂质生物炼制技术需要全链条创新，涵盖从原料预处理、生物质糖制备、菌种研发、发酵过程控制、下游产物分离到产品应用的贯通式研究。大连理工大学团队发现了多种抗逆性强、底物谱宽泛、发酵性状优良的产油酵母，并创制了综合性状显著改善的工程菌株，建立了秸秆“一锅法”制油脂技术体系，实现了纤维素和半纤维素协同利用合成油脂<sup>[19]</sup>。华东理工大学、南京理工大学等相关团队开创了以玉米秸秆等为原料的干法生物炼制过程技术，在能耗和排放指标上取得突破；采用适应性进化及生物脱毒技术，显著改善了利用秸秆糖发酵产油的技术指标<sup>[76-78]</sup>。目前，基于生物质利用的脂质生物炼制技术仍存在一些共性问题，例如：全链条研究偏少、原料转化率低、工艺复杂影响放大、废水固废排放量大等，这些问题的解决将助力微生物油脂实现规模化应用。

第三代生物炼制技术是通过合成生物学改造微生物，使之利用一碳化合物（包括甲醇、甲酸、CO<sub>2</sub>、CO、甲烷等）高效生产燃料和化学品。一碳原料的生物转化面临多方面的挑战，例如：甲醇价格仍然较贵，生物转化成本高；甲酸的细胞

毒性大，微生物代谢困难；CO<sub>2</sub>和甲烷生物催化困难，已知最快的 CO<sub>2</sub>固定酶（Crotonyl-CoA 羧化酶/还原酶）的催化效率尚未达到工业标准，等等<sup>[79-80]</sup>。尽管如此，将一碳化合物作为新一代生物制造的关键原料，在实现“碳中和”和经济可持续发展方面仍具有巨大潜力。目前，生物转化一碳化合物原料产油脂与单细胞蛋白研究已取得一定的进展，但贯穿菌种遗传改造、代谢途径改造、发酵控制与放大的全过程仍亟需深入研究，以取得理论和技术突破<sup>[81]</sup>。

### 3 高值油脂的合成生物制造

高值油脂是指具有高营养价值、优异的功能特性或高经济价值的油脂产品，如多不饱和脂肪酸、天然抗氧化物质和特定的脂质分子等。这些油脂不仅用于食品，还广泛应用于医药、化妆品、润滑剂、燃料等领域。

#### 3.1 油料作物高值油脂的合成

油料作物是目前主要的植物油来源，植物油不仅是食品和能源的重要来源，更因富含多不饱和脂肪酸等高附加值成分，在营养保健、医药和工业等领域备受关注。代谢工程与合成生物技术的快速发展，为定向设计油料作物的油脂合成通量、提升高值油脂产量提供了新的解决方案。

传统作物如大豆、油菜的脂肪酸以油酸、亚油酸等十八碳脂肪酸为主，而EPA、DHA、ALA和GLA等高值油脂的生成需要引入外源酶系，因此代谢通量的调控是油料作物高值油脂合成的决定性因素。通过在大豆中共表达高山被孢霉来源的 $\Delta 6$ -去饱和酶、 $\Delta 5$ -去饱和酶和 $\Delta 6$ -延长酶，以及裂殖壶菌来源的 $\Delta 5$ -去饱和酶和巴夫藻 (*Pavlova* sp.) 来源的特异性 $\Delta 5$ -延长酶，首次在油料作物中实现了DHA的合成<sup>[82-83]</sup>。

遗传学和基因编辑技术的发展，使得改变植物油功能和含量的方法变得更加丰富。Hudson等<sup>[84]</sup>总结了一份大豆脂肪酸生物合成基因的遗传变异清单，探讨了基因组数据对改进或改变大豆含油量及油质特性的积极影响，并基于基因组序

列数据描述了潜在的产油基因突变体，为大豆的生物技术改造提供了重要参考。此外，有关紫苏油脂积累关键酶及调控机制的研究，对揭示紫苏脂质生物合成途径和 $\alpha$ -亚麻酸的形具有重要作用<sup>[85-87]</sup>。

尽管技术进展显著，油料作物高值油脂产业仍面临多重瓶颈。其一，植物油脂合成网络的复杂调控机制尚未完全解析，许多研究是基于拟南芥等模式生物开展的，这使得代谢工程改造的难度较大；其二，转基因作物的环境风险与监管政策限制了商业化进程；其三，种植模式需要与可持续发展的目标相协调。

### 3.2 微生物高值油脂的合成

微生物发酵是一种前景广阔的油脂生产方式，尤其是在生产高值油脂方面具有巨大潜力。通过基因工程、代谢工程等手段，不仅能够提高生产效率，还可以实现对油脂成分的定向调控。然而，大多油料作物缺乏合适的延长酶和去饱和酶，导致植物油中缺少长链多不饱和脂肪酸。同时，使用动物来源的鱼油等高值油脂又会造成过度捕捞行为，且获取较为困难<sup>[58]</sup>。因此，微生物在高值

油脂的生产中具有天然优势。图1展示了微生物合成多种长链/超长链不饱和脂肪酸的代谢途径。目前，微生物生产ARA、EPA和DHA已实现商业化，微生物合成GLA、神经酸、糖脂等也逐渐受到重视。

DHA是一种对大脑发育和视网膜健康具有重要作用的 $\omega$ -3脂肪酸，目前微生物合成已经成为DHA的重要来源。破囊壶菌科的某些物种，如裂殖壶菌能够高产富含DHA的油脂，并且具有生长速度快、发酵密度高、DHA和EPA比例适合婴幼儿食用等优势，因此被广泛用作DHA生产菌株。相关研究报道，在裂殖壶菌中过表达氧压防御途径中的硫氧还蛋白还原酶、乙醛脱氢酶、谷胱甘肽过氧化物酶和葡萄糖-6-磷酸脱氢酶基因，可以提高胞内活性氧的清除能力，使油脂和DHA的产量分别提高80%和114%<sup>[27]</sup>。目前，裂殖壶菌的产油量已达到100 g/L，DHA产量可超过50 g/L，细胞浓度(>200 g/L)和生产率(>0.55 g/L)完全可以满足大规模生产的要求<sup>[28]</sup>。

研究发现，当作为单一的多不饱和脂肪酸补充时，DHA会很容易转化为EPA，这对婴儿的营养不利<sup>[57]</sup>。而如果将ARA和DHA一同服用，ARA会阻断DHA向EPA的转化，因此DHA与

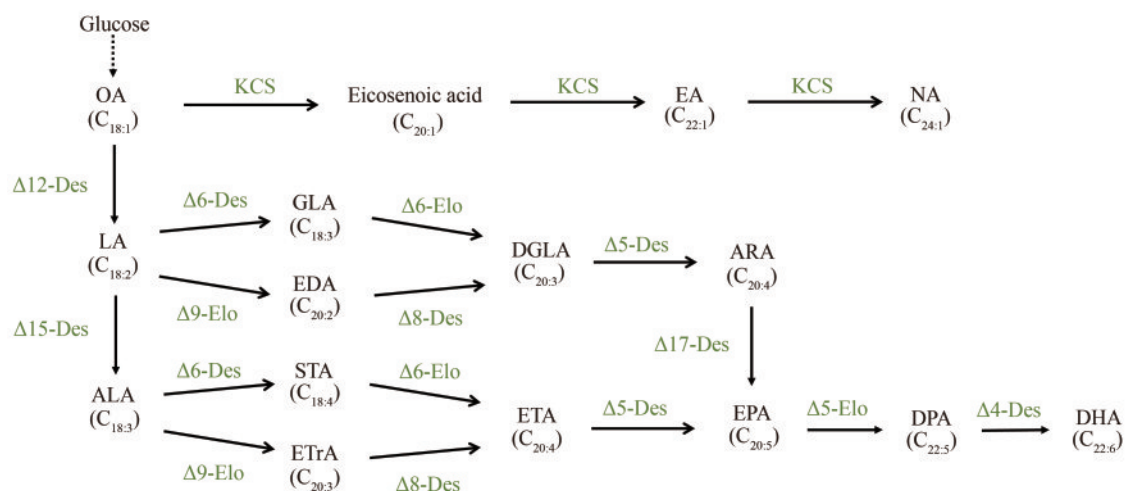


图1 微生物合成多种长链/超长链不饱和脂肪酸的代谢途径

(OA—油酸; LA—亚油酸; ALA— $\alpha$ -亚麻酸; GLA— $\gamma$ -亚麻酸; EDA—花生二烯酸; DGLA—二高- $\gamma$ -亚麻酸; STA—硬脂酸; ETrA—二十碳三烯酸; ETA—二十碳四烯酸; DPA—二十二碳五烯酸; Des—去饱和酶; Elo—延长酶; KCS—3-酮酰-CoA 合酶。虚线代表多步反应)

Fig. 1 Metabolic pathways for microbial synthesis of various long-chain/very long-chain unsaturated fatty acids

(OA—Oleic acid; LA—Linoleic acid; ALA—Alpha-linolenic acid; GLA—Gamma-linolenic acid; EDA—Eicosadienoic acid; DGLA—Dihomogamma-linolenic acid; STA—Stearidonic acid; ETrA—Eicosatrienoic acid; ETA—Eicosatetraenoic acid; DPA—Docosapentaenoic acid; Des—Desaturase; Elo—Elongase; KCS—3-Ketoacyl-CoA synthase. The dashed line represents a multi-step reaction.)

ARA的组合将是婴儿膳食或其他营养品的最佳选择<sup>[88]</sup>。早在1987年就出现了ARA的微生物生产工艺,以高山被孢霉为底盘,以马铃薯、葡萄糖和氯化钙作培养基,可生产13.3 g/kg培养基的ARA,占总脂肪酸的49.2%<sup>[22]</sup>。如今,高山被孢霉已成为商业化生产ARA的主要菌株。各种合成生物学手段被应用于代谢工程改造以提升ARA产量,其中Sakuradani等<sup>[23-24]</sup>通过筛选*M. alpina* 1S-4的突变体,研究其相关的生物合成酶基因,最终使ARA的产量提升至20 g/L。

目前,微生物生产EPA的技术已相对成熟,并已开发出相应的商业产品。杜邦公司以解脂耶氏酵母为底盘,通过脂肪酸延长酶和去饱和酶的筛选、强启动子表达、多拷贝表达、酰基转移酶高表达、敲除*PEX10*基因等多种策略的组合,最终获得EPA含量占总油脂50%,产量占细胞干重25%的工程菌株<sup>[89-90]</sup>。南京师范大学黄和团队<sup>[91]</sup>开发了AI赋能的高效菌种设计和编程技术,最终获得的解脂耶氏酵母工程菌株EPA含量占总油脂的59%,在50 L发酵罐中的产量达到27.5 g/L。

毋庸置疑,代谢工程和合成生物学的发展为微生物油脂的定制化合成提供了关键的元件和技术平台,但该技术仍面临诸多挑战。以高值长链/超长链不饱和脂肪酸的合成为例,主要的技术难点包括:①合成过程往往涉及多步延长和去饱和酶促反应,酶的协同与竞争关系增加了代谢途径的复杂性及调控难度。②代谢途径之间的底物竞争和目标产物代谢流的定向分配,是提升目标产物产量的关键。③代谢途径关键酶底物特异性差、理性调控难。例如, $\Delta 6$ -脂肪酸去饱和酶的底物具有底物非专一性,可以亚油酸和 $\alpha$ -亚麻酸作为底物,限制了一系列 $\omega$ -6/ $\omega$ -3多不饱和脂肪酸的合成。④高浓度的脂肪酸及其衍生物可能会对微生物细胞产生毒性,提高细胞对产物的耐受性是规模化生产中的一大挑战<sup>[92-93]</sup>。

## 4 油脂的分离提取及检测

### 4.1 油脂的分离提取方法

油脂分离提取是获得天然油脂、植物油和微

生物油脂的关键步骤。油脂作为食品工业的重要原料,其种类和质量直接影响食品的风味、口感、营养价值及安全性<sup>[94-95]</sup>,高效的分离提取技术是食品油脂产业发展的基础。不仅如此,许多植物油富含不饱和脂肪酸、维生素及其他生物活性成分,功能油脂的功效性研究及应用,对提取纯度和质量都有很高的要求<sup>[96]</sup>。此外,高纯度、低污染、低成本的油脂提取技术在生物柴油等绿色可再生能源领域也扮演重要角色<sup>[97]</sup>。

#### 4.1.1 传统油脂分离提取方法

(1) 机械压榨法 是比较传统的植物油脂提取方法,技术相对成熟。首先通过螺旋压榨机或液压压榨机施加压力将油脂从油菜籽、大豆、花生等油料作物的细胞中释放出来,再经过过滤和精炼除去杂质。根据压榨前是否需要热处理,可分为热榨法和冷榨法,前者对于油料中的维生素、甾醇和类胡萝卜素等生物活性物质损失较大,但能够提升出油率;后者能够最大程度保存油脂原有的营养价值,且一般不需要精炼,但出油率相对较低<sup>[98-99]</sup>。微生物油脂的生产工艺如图2所示,其中油脂的提取也需要传统的物理方法进行预处理,以破坏细胞壁,可通过珠磨法、高压均质化和超声处理等方式完成。珠磨法通过细珠高速旋转来物理研磨细胞,珠磨对含油酵母和微藻细胞破碎具有较好的效果,并成功应用于多种胞内产品的下游加工<sup>[100-101]</sup>。高压均质化是利用高速冲击撞击环产生的巨大剪切力将细胞破碎的物理方法,被广泛应用于微藻和酵母细胞壁的破碎<sup>[102]</sup>。微生物具有致密的细胞壁结构,因此选择合适的预处理方法来破坏其细胞完整性可以提高油脂分离提取效率。

(2) 溶剂萃取法 是使用有机溶剂与微生物细胞混合,通过溶剂对油脂的溶解作用萃取细胞内油脂的技术。溶剂萃取法适用于油脂含量不高、热敏感或不能承受高压过程的植物,也是目前最常用的微生物油脂提取方法之一。溶剂萃取法的优点在于操作简单,溶剂选择范围广,但不同的溶剂会影响细胞油脂得率,通常使用正己烷、氯仿、乙醚、乙醇等有机溶剂萃取。在对藻类油脂提取中,采用有机溶剂回流萃取的方法,乙醇在9种溶剂中出油率最高,被证明是最佳的溶剂<sup>[103]</sup>。

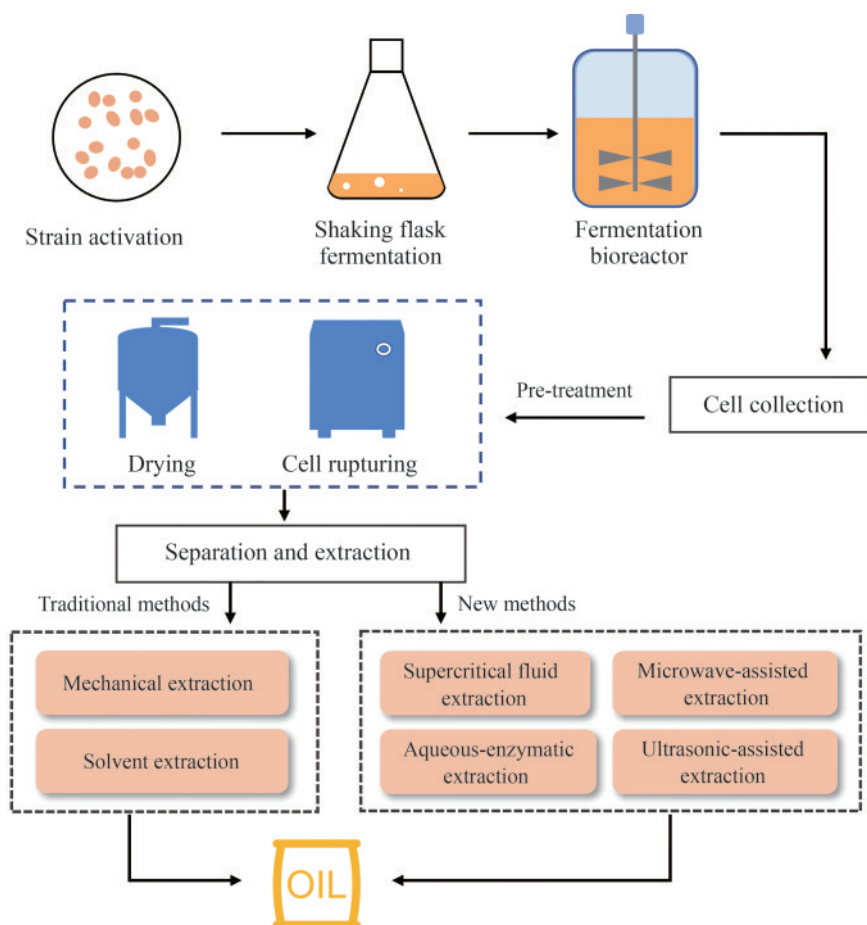


图2 微生物油脂生产工艺

Fig. 2 Production process of microbial oil

溶剂萃取的提取效率通常较高，但缺点在于提取过程溶剂的使用会带来安全和环境方面的问题。

#### 4.1.2 新型油脂分离提取方法

虽然传统油脂提取方法具有较长的应用历史，但在效率、环境友好以及对最终产品的影响等方面存在一定的局限性。随着技术的进步，新型油脂提取方法不断涌现，包括超临界流体萃取法、水酶法、微波和超声辅助萃取等方法，新型提取方法在提高油脂提取效率的同时减少了环境污染，体现出高效、环保等优势。

(1) 超临界流体萃取法 (supercritical fluid extraction, SFE) 利用超临界流体 (如  $\text{CO}_2$  和  $\text{N}_2$  等) 的溶解能力和流动性来提取目标化合物<sup>[104]</sup>。在萃取过程中，超临界流体被加热并加压，使其处于超临界状态，然后通过样品床，目标化合物被溶解在超临界流体中，之后降低压力或温度，使超临界流体回归气态从而将提取物分离，进而

通过调节温度和压力选择萃取不同的成分。由于流体能够快速渗透进入细胞，因此有效降低了提取时间，且超临界流体萃取温度低，可最大程度上保留化合物的活性成分<sup>[105]</sup>。通过超临界流体二氧化碳 (SF- $\text{CO}_2$ ) 萃取法可以从翅果油树 (*Elaeagnus mollis* Diels) 种子、达拜树 (*Canarium odontophyllum*) 和微藻脂质中分别提取油脂<sup>[106-108]</sup>。

(2) 水酶法 (aqueous-enzymatic extraction, AEE) 通过酶解破坏细胞壁释放油脂，利用非油成分对油和水亲和力的差异，实现油和其他成分同时分离，因使用酶作为催化剂，有效降低了环境负担。由于酶解条件温和，不仅可以降低能耗，还有助于保持产品的活性成分<sup>[109]</sup>。赵宗保团队<sup>[110-111]</sup>采用来源于淡紫拟青霉 (*Paecilomyces lilacinus*) 的  $\beta$ -1,3-葡甘露聚糖酶 Man5C 处理圆红冬孢酵母细胞，再经过乙酸乙酯萃取，获得高达 96% 的油脂提取率。该方法在室温及常压条件下

操作,且提取前无需脱水,显著降低了提取油脂的能耗和成本。

(3) 微波辅助萃取法 (microwave-assisted extraction, MAE) 利用微波辐射加热样品,促进溶剂与样品之间的相互作用。微波能量使得样品内部产生极化和离子运动,导致细胞内液体温度升高,随后水蒸发并对细胞壁施加压力,导致细胞壁的破裂,释放出细胞内的油脂成分<sup>[97]</sup>。MAE已被广泛研究用于脂质的提取,与传统提取方法相比,MAE回收效率高,反应时间短,溶剂用量少。例如,在对具有坚韧细胞壁的微藻油脂提取时,索氏萃取可能需要长达15 h,而MAE只需几分钟,但提取油所用的溶剂减少了10倍<sup>[112]</sup>。

(4) 超声辅助萃取法 (ultrasonic-assisted extraction, UAE) 是一种利用超声波的空化效应、热效应和机械作用从细胞基质中释放出油的方法。该方法允许在温和的加工条件下萃取,提高了提取效率和油脂的稳定性,已被用于从油籽等油料作物中提取油<sup>[113]</sup>。据报道,利用超声辅助萃取从黑莓种子中提油的效率可达 $87\% \pm 0.34\%$ ,且不会影响油的成分<sup>[114]</sup>。使用UAE技术可以显著提高微生物油脂的提取产量并降低能耗。利用UAE从含油酵母中完全回收脂质,在25 °C下15 min即可完成,而常规氯仿-甲醇提取方法需要在60 °C下12 h才能完成<sup>[115]</sup>。通过对微波辅助萃取和超声辅助萃取工艺参数的优化和对新材料的探索,可以进一步提高提取效率,并降低对环境的影响。随着新材料、新技术的不断涌现,油脂提取分离技术将继续发展,以满足全球对高品质油脂日益增长的需求。

综上,保质降本为油脂提取工艺发展的关键原则,低附加值底物到细胞内脂质的高转化率及低能耗的高提取效率,是推动微生物油脂与植物油脂产业并行发展或实现油脂获取方式战略性突破的可行性策略。

## 4.2 油脂的检测方法

传统的油脂检测方法主要包括重量法和滴定法,重量法是将所提取油脂中的溶剂成分蒸发,通过称重计算油脂质量,更适用于固体和半固体

样品;滴定法是通过酸碱反应来测定油脂的酸值、过氧化值等指标,间接推算油脂含量,适合快速估算和定量分析<sup>[116]</sup>。传统油脂检测方法操作简单但精度有限。

油脂的精确定性和定量分析通常需要借助高精度的仪器设备。气相色谱法是应用最为广泛的油脂检测方法,该方法利用油脂成分在气相色谱柱中的分离特性,通过检测器测定各组分含量;进一步联合质谱检测的气质联用技术,能够快速、灵敏地对油脂组分进行定性和定量检测,该方法具有高灵敏度(检测限达0.01 µg/mL)和强特异性,但样品需要较复杂的甲酯化等前处理<sup>[117-118]</sup>。近年来,高通量油脂检测技术取得了显著进展,极大提升了油脂检测的效率和准确性。高光谱成像(hyperspectral imaging, HSI)技术将光谱和成像系统结合,近红外高光谱成像(near-infrared-HIS, NIR-HSI)技术利用近红外光谱和成像系统,均能够快速、非破坏性地获取样品的空间和光谱信息,进而联合机器学习进行高效的光谱处理与建模,为大规模植物油脂、微生物油脂等的检测提供了便利<sup>[119-121]</sup>。近年来,拉曼光谱技术也被应用于油脂含量检测及成分分析,该技术基于拉曼散射效应来分析物质的分子结构,辅以高性能光学元件及探测器,实现无损、高效的光谱信号采集与分析<sup>[122-124]</sup>。然而,拉曼信号易受到荧光、溶剂等的干扰,且拉曼光谱技术的灵敏度尚不能实现对低丰度油脂分子的精准分辨,但随着技术的不断进步,高精度的拉曼光谱技术有望在油脂检测技术中发挥更大作用。

总的来讲,不同的油脂检测方法都有其适用范围与优缺点。根据不同的研究需求选择或开发适配的油脂检测方法,确保实验结果的准确性和可靠性,是油脂合成生物制造的关键环节。

## 5 挑战与展望

随着全球人口增长和消费模式的变化,油脂需求持续上升,这对油脂生产提出了更高的要求。合成生物制造通过设计和构建生物系统,为植物油脂和微生物油脂产业提供了新的技术路径,本文从该视角下总结了两大产业面临的挑战并对未

来发展进行展望。

植物油脂在全球农业链中具有举足轻重的作用，它不仅是营养的关键来源，也是平衡生态保护和经济增长的重要因素。目前，植物油脂产业的发展面临多方面的问题。首先，植物油脂的传统生产模式依赖油料作物，受限于土地、气候等因素。再者，传统育种和栽培技术的提升空间有限，在提质增产上较难实现突破。此外，大规模扩张种植面积会威胁粮食供给安全，也会导致化肥、农药等的过度使用，引发土壤退化和生态破坏。合成生物制造为植物油脂产业突破上述挑战带来了新的机遇。未来发展中，一方面，随着作物转基因应用法规申报的推进，通过基因编辑和工程技术提高油料作物的油脂含量、定向改良脂肪酸组成，开发兼具油脂生产、碳固定和土壤修复等多重功能的新型油料作物，均是值得期待的发展方向；另一方面，可利用植物细胞或组织培养生产油脂，发展高效、可控的植物细胞工厂，以摆脱对传统种植的依赖；进一步，将合成生物技术与生态农业的发展相结合，推动绿色可持续植物油脂产业发展的新局面。

与植物油脂相比，天然微生物油脂在脂肪酸组成上具有相似性，且在可改造性、生产场所、培养周期等方面展现出优势，但同样面临多方面的挑战。菌种培育、发酵工艺、碳源（如葡萄糖、甘油）和下游提取工艺诸环节的高成本，很大程度上限制了微生物油脂的大规模发展。不仅如此，合成生物技术在微生物油脂领域的应用尚处于早期，技术成熟度和创新性都有待提升。未来发展中，利用合成生物技术构建高效合成油脂的微生物细胞工厂，提升油脂产量和质量，是必不可少的环节。随着研究的深入，高附加值脂类产品的健康功效更加明确，加上民众健康理念的提升，使其在商业化竞争中显现出优势。因此，推动高值油脂的产业化是微生物油脂产业迅速发展的重要方向。与此同时，需不断完善基因编辑、代谢调控、高通量筛选及发酵优化平台，拓展微生物油脂产品的研发和应用，以满足日益增长的市场需求。从长远考虑，微生物大宗油脂发展潜力巨大，尤其是利用木质纤维素、工业有机废料和一碳化合物等非粮原料，发展全链条低成本的油脂

生物炼制技术，有望改变传统的植物油脂生产模式，推动油脂产业向循环经济转型。增加全链条研究，简化工艺流程，提高底盘底物利用率及转化效率等综合经济性能，是微生物油脂由高值化向大宗化发展所必须解决的问题。

共性关键技术的发展也是未来油脂产业发展的核心之一。一方面，基于人工智能，可开发针对不同底盘的机器学习模型，发展油脂定制化和智能化合成系统；基于大数据分析，可高效整合多组学数据，深度解析油脂合成调控网络。另一方面，搭建自动化、高通量的油脂生物合成创新平台，可实现实验操作自动化与高通量，进而结合智能化平台可实现数据的高效和深度挖掘。此外，学科交融与合作也是必不可少的方面，未来促进合成生物学与化学工程、材料科学、环境科学等学科的交叉合作，有利于开发新型油脂产品和生产工艺。通过产学研的密切合作，可以预见，在合成生物制造的推动下，微生物油脂和植物油脂产业发展前景与应用场景广阔，能够为可持续发展和绿色制造提供新的解决方案。

## 参 考 文 献

- [1] 俞立波, 鲁统宇, 孙建明. 预期视角下我国大豆价格影响因素研究[J]. 中国物价, 2024(10): 13-18.  
YU L B, LU T Y, SUN J M. Study on the influencing factors of domestic soybean price from the perspective of expectancy[J]. China Price Journal, 2024(10): 13-18.
- [2] ABDELGHANY A M, ZHANG S R, AZAM M, et al. Profiling of seed fatty acid composition in 1025 Chinese soybean accessions from diverse ecoregions[J]. The Crop Journal, 2020, 8(4): 635-644.
- [3] WU Y, ZHOU R S, WANG Z G, et al. The effect of refining process on the physicochemical properties and micronutrients of rapeseed oils[J]. PLoS One, 2019, 14(3): e0212879.
- [4] LI M H, LUO J N, NAWAZ M A, et al. Phytochemistry, bioaccessibility, and bioactivities of sesame seeds: an overview [J]. Food Reviews International, 2024, 40(1): 309-335.
- [5] MUHAMMAD ANJUM F, NADEEM M, ISSA KHAN M, et al. Nutritional and therapeutic potential of sunflower seeds: a review[J]. British Food Journal, 2012, 114(4): 544-552.
- [6] CAO H P, GONG W F, RONG J, et al. Editorial: Woody oil crops: key trait formation and regulation[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1328990.
- [7] ZHANG F H, LI Z, ZHOU J Q, et al. Comparative study on

- fruit development and oil synthesis in two cultivars of *Camellia oleifera*[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 348.
- [8] YI M Y, YOU Y, ZHANG Y R, et al. Highly valuable fish oil: formation process, enrichment, subsequent utilization, and storage of eicosapentaenoic acid ethyl esters[J]. Molecules, 2023, 28(2): 672.
- [9] MISHRA B, AKHILA MV A, THOMAS A, et al. Formulated therapeutic products of animal fats and oils: future prospects of zootherapy[J]. International Journal of Pharmaceutical Investigation, 2020, 10(2): 112-116.
- [10] ATHENAKI M, GARDELI C, DIAMANTOPOULOU P, et al. Lipids from yeasts and fungi: physiology, production and analytical considerations[J]. Journal of Applied Microbiology, 2018, 124(2): 336-367.
- [11] ALVAREZ H M, HERNÁNDEZ M A, LANFRANCONI M P, et al. *Rhodococcus* as biofactories for microbial oil production [J]. Molecules, 2021, 26(16): 4871.
- [12] BLAZECK J, HILL A, LIU L Q, et al. Harnessing *Yarrowia lipolytica* lipogenesis to create a platform for lipid and biofuel production[J]. Nature Communications, 2014, 5: 3131.
- [13] 徐鹏. 纪念王义翹教授: 解脂耶氏酵母替代植物油脂的技术瓶颈及展望[J]. 合成生物学, 2021, 2(4): 509-527.
- XU P. In memory of Prof. Daniel I. C. Wang: engineering *Yarrowia lipolytica* for the production of plant-based lipids: technical constraints and perspectives for a sustainable cellular agriculture economy[J]. Synthetic Biology Journal, 2021, 2(4): 509-527.
- [14] LARROUDE M, ROSSIGNOL T, NICAUD J M, et al. Synthetic biology tools for engineering *Yarrowia lipolytica*[J]. Biotechnology Advances, 2018, 36(8): 2150-2164.
- [15] CHRISTEN S, SAUER U. Intracellular characterization of aerobic glucose metabolism in seven yeast species by <sup>13</sup>C flux analysis and metabolomics[J]. FEMS Yeast Research, 2011, 11(3): 263-272.
- [16] SPAGNUOLO M, YAGUCHI A, BLENNER M. Oleaginous yeast for biofuel and oleochemical production[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2019, 57: 73-81.
- [17] XUE S J, CHI Z, ZHANG Y, et al. Fatty acids from oleaginous yeasts and yeast-like fungi and their potential applications[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2018, 38(7): 1049-1060.
- [18] YAEGASHI J, KIRBY J, ITO M, et al. *Rhodospiridium toruloides*: a new platform organism for conversion of lignocellulose into terpene biofuels and bioproducts[J]. Biotechnology for Biofuels, 2017, 10: 241.
- [19] LI Y H, ZHAO Z B, BAI F W. High-density cultivation of oleaginous yeast *Rhodospiridium toruloides* Y4 in fed-batch culture[J]. Enzyme and Microbial Technology, 2007, 41(3): 312-317.
- [20] GÖRNER C, REDAI V, BRACHARZ F, et al. Genetic engineering and production of modified fatty acids by the non-conventional oleaginous yeast *Trichosporon oleaginosus* ATCC 20509[J]. Green Chemistry, 2016, 18(7): 2037-2046.
- [21] YAGUCHI A, ROBINSON A, MIHEALSICK E, et al. Metabolism of aromatics by *Trichosporon oleaginosus* while remaining oleaginous[J]. Microbial Cell Factories, 2017, 16(1): 206.
- [22] TOTANI N, WATANABE A, OBA K. An improved method of arachidonic acid production by *Mortierella alpina*[J]. Journal of Japan Oil Chemists' Society, 1987, 36(5): 328-331.
- [23] TAKENO S, SAKURADANI E, TOMI A, et al. Transformation of oil-producing fungus, *Mortierella alpina* 1S-4, using Zeocin, and application to arachidonic acid production[J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2005, 100(6): 617-622.
- [24] SAKURADANI E, ANDO A, SHIMIZU S, et al. Metabolic engineering for the production of polyunsaturated fatty acids by oleaginous fungus *Mortierella alpina* 1S-4[J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2013, 116(4): 417-422.
- [25] ZHANG X Y, LI B, HUANG B C, et al. Production, biosynthesis, and commercial applications of fatty acids from oleaginous fungi[J]. Frontiers in Nutrition, 2022, 9: 873657.
- [26] AHMAD FAZILI A B, SHAH A M, ZAN X Y, et al. *Mucor circinelloides*: a model organism for oleaginous fungi and its potential applications in bioactive lipid production[J]. Microbial Cell Factories, 2022, 21(1): 29.
- [27] HAN X, LI Z H, WEN Y, et al. Overproduction of docosahexaenoic acid in *Schizochytrium* sp. through genetic engineering of oxidative stress defense pathways[J]. Biotechnology for Biofuels, 2021, 14(1): 70.
- [28] BARCLAY W, WEAVER C, METZ J, et al. Development of a docosahexaenoic acid production technology using *Schizochytrium*: historical perspective and update[M/OL]// COHEN Z, RATLEDGE C. 2nd Edition. Single cell oils. Amsterdam: Elsevier, 2010: 75-96. (2015-09-18)[2025-03-01]. <https://doi.org/10.1016/B978-1-893997-73-8.50008-6>.
- [29] MATOS Â P, FELLER R, MOECKE E H S, et al. Chemical characterization of six microalgae with potential utility for food application[J]. Journal of the American Oil Chemists' Society, 2016, 93(7): 963-972.
- [30] RIZWAN M, MUJTABA G, MEMON S A, et al. Exploring the potential of microalgae for new biotechnology applications and beyond: a review[J]. Renewable and Sustainable Energy Reviews, 2018, 92: 394-404.
- [31] XUE Z H, YU Y, YU W C, et al. Development prospect and preparation technology of edible oil from microalgae[J]. Frontiers in Marine Science, 2020, 7: 402.
- [32] KIM H M, CHAE T U, CHOI S Y, et al. Engineering of an oleaginous bacterium for the production of fatty acids and fuels

- [J]. *Nature Chemical Biology*, 2019, 15(7): 721-729.
- [33] GIENKA I, GADASZEWSKA M, BŁAŻEJAK S, et al. Evaluation of lipid biosynthesis ability by *Rhodotorula* and *Sporobolomyces* strains in medium with glycerol[J]. *European Food Research and Technology*, 2017, 243(2): 275-286.
- [34] GARG S, WU H, CLOMBURG J M, et al. Bioconversion of methane to C-4 carboxylic acids using carbon flux through acetyl-CoA in engineered *Methylomicrobium buryatense* 5GB1C[J]. *Metabolic Engineering*, 2018, 48: 175-183.
- [35] KIKUKAWA H, SAKURADANI E, ANDO A, et al. Arachidonic acid production by the oleaginous fungus *Mortierella alpina* 1S-4: a review[J]. *Journal of Advanced Research*, 2018, 11: 15-22.
- [36] JIN H, ZHANG H, ZHOU Z W, et al. Ultrahigh-cell-density heterotrophic cultivation of the unicellular green microalga *Scenedesmus acuminatus* and application of the cells to photoautotrophic culture enhance biomass and lipid production [J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2020, 117(1): 96-108.
- [37] JOVANOVIĆ S, DIETRICH D, BECKER J, et al. Microbial production of polyunsaturated fatty acids: high-value ingredients for aquafeed, superfoods, and pharmaceuticals[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2021, 69: 199-211.
- [38] SU H, SHI P H, SHEN Z S, et al. High-level production of nervonic acid in the oleaginous yeast *Yarrowia lipolytica* by systematic metabolic engineering[J]. *Communications Biology*, 2023, 6: 1125.
- [39] PFLEGER B F, GOSSING M, NIELSEN J. Metabolic engineering strategies for microbial synthesis of oleochemicals [J]. *Metabolic Engineering*, 2015, 29: 1-11.
- [40] YAN Q, PFLEGER B F. Revisiting metabolic engineering strategies for microbial synthesis of oleochemicals[J]. *Metabolic Engineering*, 2020, 58: 35-46.
- [41] KHAN I, HUSSAIN M, JIANG B Z, et al. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids: metabolism and health implications[J]. *Progress in Lipid Research*, 2023, 92: 101255.
- [42] LENNEN R M, PFLEGER B F. Microbial production of fatty acid-derived fuels and chemicals[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2013, 24(6): 1044-1053.
- [43] RAHIM M A, AYUB H, SEHRISH A, et al. Essential components from plant source oils: a review on extraction, detection, identification, and quantification[J]. *Molecules*, 2023, 28(19): 6881.
- [44] GALLEGO-GARCÍA M, SUSMOZAS A, NEGRO M J, et al. Challenges and prospects of yeast-based microbial oil production within a biorefinery concept[J]. *Microbial Cell Factories*, 2023, 22(1): 246.
- [45] UKEGBU P O, ONWUZURUIKE U A, OBASI N E. Production of edible oil from microorganisms[M]//BABALOLA O O. Food security and safety. Cham: Springer International Publishing, 2021: 563-592. (2021-09-21)[2025-03-01]. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-50672-8\\_29](https://doi.org/10.1007/978-3-030-50672-8_29).
- [46] JIN H, YANG X, ZHAO H B, et al. Genetic analysis of protein content and oil content in soybean by genome-wide association study[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1182771.
- [47] DUAN Z B, LI Q, WANG H, et al. Genetic regulatory networks of soybean seed size, oil and protein contents[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1160418.
- [48] QIAO K J, IMAM ABIDI S H, LIU H J, et al. Engineering lipid overproduction in the oleaginous yeast *Yarrowia lipolytica* [J]. *Metabolic Engineering*, 2015, 29: 56-65.
- [49] QIAO K J, WASYLENKO T M, ZHOU K, et al. Lipid production in *Yarrowia lipolytica* is maximized by engineering cytosolic redox metabolism[J]. *Nature Biotechnology*, 2017, 35(2): 173-177.
- [50] CORTÉS-PEÑA Y R, WOODRUFF W, BANERJEE S, et al. Integration of plant and microbial oil processing at oilcane biorefineries for more sustainable biofuel production[J]. *GCB Bioenergy*, 2024, 16(11): e13183.
- [51] LUDWICZAK A, ZIELIŃSKI T, SIBIŃSKA E, et al. Comparative analysis of microbial contamination in diesel fuels using MALDI-TOF MS[J]. *Scientific Reports*, 2025, 15: 4525.
- [52] GHULAM KADIR A P. Oil palm economic performance in Malaysia and R&D progress in 2019[J]. *Journal of Oil Palm Research*, 2020: 159-190.
- [53] PARK S B, LEE Y R, YUN J H, et al. Towards maximizing biomass and lipid productivity: high-throughput screening assay for prospecting heterotrophic growth for new microalgal isolates[J]. *Microbial Cell Factories*, 2024, 23(1): 299.
- [54] MEIJAARD E M, VIRAH-SAWMY M, NEWING H S, et al. Exploring the future of vegetable oils[M]. Gland, Switzerland: IUCN; SNSB, 2024.
- [55] SONG X P, HANSEN M C, POTAPOV P, et al. Massive soybean expansion in South America since 2000 and implications for conservation[J]. *Nature Sustainability*, 2021, 4(9): 784-792.
- [56] CLEMENTE T E, CAHOON E B. Soybean oil: genetic approaches for modification of functionality and total content [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(3): 1030-1040.
- [57] LARDIZABAL K, EFFERTZ R, LEVERING C, et al. Expression of *Umbelopsis ramanniana* DGAT2A in seed increases oil in soybean[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(1): 89-96.
- [58] SONG Q X, LI Q T, LIU Y F, et al. Soybean GmbZIP123 gene enhances lipid content in the seeds of transgenic *Arabidopsis* plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(14): 4329-4341.
- [59] WANG H W, ZHANG B, HAO Y J, et al. The soybean

- Dof-type transcription factor genes, GmDof4 and GmDof11, enhance lipid content in the seeds of transgenic *Arabidopsis* plants[J]. *The Plant Journal*, 2007, 52(4): 716-729.
- [60] LIU Y F, LI Q T, LU X, et al. Soybean GmMYB73 promotes lipid accumulation in transgenic plants[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 73.
- [61] 刘虹洁, 王金星, 刘昭军, 等. 大豆种子蛋白和油脂含量调控的研究进展[J]. *热带亚热带植物学报*, 2022, 30(6): 791-800.  
LIU H J, WANG J X, LIU Z J, et al. Research progress on protein and oil contents of soybean seeds[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2022, 30(6): 791-800.
- [62] TOKEL D, ERKENCIOGLU B N. Production and trade of oil crops, and their contribution to the world economy[M/OL]// TOMBULOGLU H, UNVER T, TOMBULOGLU G, et al. *Oil crop genomics*. Cham: Springer International Publishing, 2021: 415-427. (2021-09-21) [2025-03-01]. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-70420-9\\_20](https://doi.org/10.1007/978-3-030-70420-9_20).
- [63] CHEW T L, BHATIA S. Catalytic processes towards the production of biofuels in a palm oil and oil palm biomass-based biorefinery[J]. *Bioresource Technology*, 2008, 99(17): 7911-7922.
- [64] TAN K T, LEE K T, MOHAMED A R, et al. Palm oil: addressing issues and towards sustainable development[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2009, 13(2): 420-427.
- [65] BELLOU S, TRIANTAPHYLLOIDOU I E, AGGELI D, et al. Microbial oils as food additives: recent approaches for improving microbial oil production and its polyunsaturated fatty acid content[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2016, 37: 24-35.
- [66] SCHÖRKEN U, KEMPERS P. Lipid biotechnology: industrially relevant production processes[J]. *European Journal of Lipid Science and Technology*, 2009, 111(7): 627-645.
- [67] RATLEDGE C. Yeasts, moulds, algae and bacteria as sources of lipids[M/OL]//KAMEL B S, KAKUDA Y. *Technological advances in improved and alternative sources of lipids*. Boston, MA: Springer, 1994: 235-291 [2025-03-01]. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2109-9\\_9](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2109-9_9).
- [68] HASSANE A M A, ELDIRHY K S H, SAHA D, et al. Oleaginous fungi: a promising source of biofuels and nutraceuticals with enhanced lipid production strategies[J]. *Archives of Microbiology*, 2024, 206(7): 338.
- [69] MENG X, YANG J M, XU X, et al. Biodiesel production from oleaginous microorganisms[J]. *Renewable Energy*, 2009, 34(1): 1-5.
- [70] 赵宗保, 胡翠敏. 能源微生物油脂技术进展[J]. *生物工程学报*, 2011, 27(3): 427-435.  
ZHAO Z B, HU C M. Progress in bioenergy-oriented microbial lipid technology[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2011, 27(3): 427-435.
- [71] SAENGE C, CHEIRSILP B, SUKSAROGUE T T, et al. Potential use of oleaginous red yeast *Rhodotorula glutinis* for the bioconversion of crude glycerol from biodiesel plant to lipids and carotenoids[J]. *Process Biochemistry*, 2011, 46(1): 210-218.
- [72] LIANG Y N, TANG T Y, SIDDARAMU T, et al. Lipid production from sweet sorghum bagasse through yeast fermentation[J]. *Renewable Energy*, 2012, 40(1): 130-136.
- [73] BANERJEE S, SINGH V. Economic and environmental bottlenecks in the industrial-scale production of lipid-derived biofuels from oleaginous yeasts: a review of the current trends and future prospects[J]. *GCB Bioenergy*, 2024, 16(7): e13173.
- [74] QADEER S, KHALID A, MAHMOOD S, et al. Utilizing oleaginous bacteria and fungi for cleaner energy production[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2017, 168: 917-928.
- [75] INFANTE E G, GOMIDE F T F, SECCHI A R, et al. Diesel production from lignocellulosic residues: trends, challenges and opportunities[J]. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining*, 2024, 18(5): 1711-1738.
- [76] ZHANG B, KHUSHIK F A, ZHAN B R, et al. Transformation of lignocellulose to starch-like carbohydrates by organic acid-catalyzed pretreatment and biological detoxification[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2021, 118(10): 4105-4118.
- [77] LIU G, ZHANG Q, LI H X, et al. Dry biorefining maximizes the potentials of simultaneous saccharification and co-fermentation for cellulosic ethanol production[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2018, 115(1): 60-69.
- [78] LIU Q, LU M P, JIN C, et al. Ultra-centrifugation force in adaptive evolution changes the cell structure of oleaginous yeast *Trichosporon cutaneum* into a favorable space for lipid accumulation[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2022, 119(6): 1509-1521.
- [79] COTTON C A, EDLICH-MUTH C, BAR-EVEN A. Reinforcing carbon fixation: CO<sub>2</sub> reduction replacing and supporting carboxylation[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2018, 49: 49-56.
- [80] LI A P, CAO X P, FU R Z, et al. Biocatalysis of CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub>: key enzymes and challenges[J]. *Biotechnology Advances*, 2024, 72: 108347.
- [81] 赵亮, 李振帅, 付丽平, 等. 生物转化一碳化合物原料产油脂与单细胞蛋白研究进展[J]. *合成生物学*, 2024, 5(6): 1300-1318.  
ZHAO L, LI Z S, FU L P, et al. Progress in biomufacturing of lipids and single cell protein from one-carbon compounds[J]. *Synthetic Biology Journal*, 2024, 5(6): 1300-1318.
- [82] KINNEY A J, CAHOON E B, DAMUDE H G, et al. Production of very long chain polyunsaturated fatty acids in oilseed plants: US 13/044984[P]. 2011-11-03.

- [83] RUIZ-LÓPEZ N, SAYANOVA O, NAPIER J A, et al. Metabolic engineering of the omega-3 long chain polyunsaturated fatty acid biosynthetic pathway into transgenic plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(7): 2397-2410.
- [84] HUDSON K A, HUDSON M E. Genetic variation for seed oil biosynthesis in soybean[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2021, 39(4): 700-709.
- [85] ZHOU B, FEI W J, YANG S Q, et al. Alteration of the fatty acid composition of *Brassica napus* L. via overexpression of phospholipid: diacylglycerol acyltransferase 1 from *Sapium sebiferum* (L.) Roxb[J]. *Plant Science*, 2020, 298: 110562.
- [86] FENYK S, WOODFIELD H K, ROMSDAHL T B, et al. Overexpression of phospholipid: diacylglycerol acyltransferase in *Brassica napus* results in changes in lipid metabolism and oil accumulation[J]. *The Biochemical Journal*, 2022, 479(6): 805-823.
- [87] WU D, ZHANG K, LI C Y, et al. Genome-wide comprehensive characterization and transcriptomic analysis of *AP2/ERF* gene family revealed its role in seed oil and ALA formation in *Perilla* (*Perilla frutescens*) [J]. *Gene*, 2023, 889: 147808.
- [88] SINCLAIR A J, JAYASOORIYA A. Nutritional aspects of single cell oils: applications of arachidonic acid and docosahexaenoic acid oils[M/OL]//COHEN Z, RATLEDGE C. 2nd Edition. Single cell oils. Amsterdam: Elsevier, 2010: 351-368. (2015-09-18)[2025-03-01]. <https://doi.org/10.1016/B978-1-893997-73-8.50020-7>.
- [89] XIE D M, JACKSON E N, ZHU Q. Sustainable source of omega-3 eicosapentaenoic acid from metabolically engineered *Yarrowia lipolytica*: from fundamental research to commercial production[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, 99(4): 1599-1610.
- [90] XUE Z X, SHARPE P L, HONG S P, et al. Production of omega-3 eicosapentaenoic acid by metabolic engineering of *Yarrowia lipolytica*[J]. *Nature Biotechnology*, 2013, 31(8): 734-740.
- [91] DU F, LI Z J, LI X, et al. Optimizing multicopy chromosomal integration for stable high-performing strains[J]. *Nature Chemical Biology*, 2024, 20(12): 1670-1679.
- [92] CUI J, CHEN H Q, TANG X, et al.  $\Delta 6$  Fatty acid desaturases in polyunsaturated fatty acid biosynthesis: insights into the evolution, function with substrate specificities and biotechnological use[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2020, 104(23): 9947-9963.
- [93] CHAKRABORTY P, KUMAR R, KARN S, et al. Recent trends in metabolic engineering for microbial production of value-added natural products[J]. *Biochemical Engineering Journal*, 2025, 213: 109537.
- [94] RANI H, SHARMA S, BALA M. Technologies for extraction of oil from oilseeds and other plant sources in retrospect and prospects: a review[J]. *Journal of Food Process Engineering*, 2021, 44(11): e13851.
- [95] ZENG W Q, LIU X D, CHAO Y, et al. The effect of extraction methods on the components and quality of *Camellia oleifera* oil: focusing on the flavor and lipidomics[J]. *Food Chemistry*, 2024, 447: 139046.
- [96] ZHANG F, ZHU F, CHEN B L, et al. Composition, bioactive substances, extraction technologies and the influences on characteristics of *Camellia oleifera* oil: a review[J]. *Food Research International*, 2022, 156: 111159.
- [97] KAPOORE R V, BUTLER T O, PANDHAL J, et al. Microwave-assisted extraction for microalgae: from biofuels to biorefinery[J]. *Biology*, 2018, 7(1): 18.
- [98] GRAJZER M, SZMALCEL K, KUŹMIŃSKI Ł, et al. Characteristics and antioxidant potential of cold-pressed oils-possible strategies to improve oil stability[J]. *Foods*, 2020, 9(11): 1630.
- [99] SYMONIUK E, WRONIAK M, NAPIÓRKOWSKA K, et al. Oxidative stability and antioxidant activity of selected cold-pressed oils and oils mixtures[J]. *Foods*, 2022, 11(11): 1597.
- [100] POSTMA P R, MIRON T L, OLIVIERI G, et al. Mild disintegration of the green microalgae *Chlorella vulgaris* using bead milling[J]. *Bioresource Technology*, 2015, 184: 297-304.
- [101] MEULLEMIESTRE A, BREIL C, ABERT-VIAN M, et al. Microwave, ultrasound, thermal treatments, and bead milling as intensification techniques for extraction of lipids from oleaginous *Yarrowia lipolytica* yeast for a biojetfuel application [J]. *Bioresource Technology*, 2016, 211: 190-199.
- [102] EKPENI L E N, BENYOUNIS K Y, NKEM-EKPENI F F, et al. Underlying factors to consider in improving energy yield from biomass source through yeast use on high-pressure homogenizer (hph)[J]. *Energy*, 2015, 81: 74-83.
- [103] LIU C Z, WUFUER A, KONG L P, et al. Organic solvent extraction-assisted catalytic hydrothermal liquefaction of algae to bio-oil[J]. *RSC Advances*, 2018, 8(55): 31717-31724.
- [104] WRONA O, RAFIŃSKA K, MOŹEŃSKI C, et al. Supercritical fluid extraction of bioactive compounds from plant materials[J]. *Journal of AOAC International*, 2017, 100(6): 1624-1635.
- [105] DANLAMI J M, ARSAD A, AHMAD ZAINI M A, et al. A comparative study of various oil extraction techniques from plants[J]. *Reviews in Chemical Engineering*, 2014, 30(6): 605-626.
- [106] WANG C X, DUAN Z H, FAN L P, et al. Supercritical CO<sub>2</sub> fluid extraction of *Elaeagnus mollis* Diels seed oil and its antioxidant ability[J]. *Molecules*, 2019, 24(5): 911.
- [107] KHOO H E, AZLAN A, ABD KADIR N A A. Fatty acid

- profile, phytochemicals, and other substances in *Canarium odontophyllum* fat extracted using supercritical carbon dioxide [J]. *Frontiers in Chemistry*, 2019, 7: 5.
- [108] CHENG C H, DU T B, PI H C, et al. Comparative study of lipid extraction from microalgae by organic solvent and supercritical CO<sub>2</sub>[J]. *Bioresource Technology*, 2011, 102(21): 10151-10153.
- [109] GAO Y H, DING Z S, LIU Y F, et al. Aqueous enzymatic extraction: a green, environmentally friendly and sustainable oil extraction technology[J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2024, 144: 104315.
- [110] JIN G J, YANG F, HU C M, et al. Enzyme-assisted extraction of lipids directly from the culture of the oleaginous yeast *Rhodospiridium toruloides*[J]. *Bioresource Technology*, 2012, 111: 378-382.
- [111] 张珺璐,吕力婷,梁世玉,等. 基于酵母油脂技术的生物质炼制[J]. *中国科学:化学*, 2025,55(1): 28-36.  
ZHANG J L, LYU L T, LIANG S Y, et al. Yeast lipid technology for biomass refinery[J]. *Scientia Sinica Chimica*, 2025, 55(1): 28-36.
- [112] CRAVOTTO G, BOFFA L, MANTEGNA S, et al. Improved extraction of vegetable oils under high-intensity ultrasound and/or microwaves[J]. *Ultrasonics Sonochemistry*, 2008, 15(5): 898-902.
- [113] THILAKARATHNA R C N, SIOW L F, TANG T K, et al. A review on application of ultrasound and ultrasound assisted technology for seed oil extraction[J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2023, 60(4): 1222-1236.
- [114] MATEI P L, DELEANU I, BREZIOIU A M, et al. Ultrasound-assisted extraction of blackberry seed oil: optimization and oil characterization[J]. *Molecules*, 2023, 28(6): 2486.
- [115] ZHANG X L, YAN S, TYAGI R D, et al. Ultrasonication assisted lipid extraction from oleaginous microorganisms[J]. *Bioresource Technology*, 2014, 158: 253-261.
- [116] LU Y C, XIONG R X, TANG Y C, et al. An overview of the detection methods to the edible oil oxidation degree: recent progress, challenges, and perspectives[J]. *Food Chemistry*, 2025, 463: 141443.
- [117] ECKER J, SCHERER M, SCHMITZ G, et al. A rapid GC-MS method for quantification of positional and geometric isomers of fatty acid methyl esters[J]. *Journal of Chromatography B, Analytical Technologies in the Biomedical and Life Sciences*, 2012, 897: 98-104.
- [118] PATEL M K, DAS S, THAKUR J K. GC-MS-based analysis of methanol: chloroform-extracted fatty acids from plant tissues [J]. *Bio-protocol*, 2018, 8(18): e3014.
- [119] ZHONG H Q, CHAI J Y, YU C L, et al. Rapid detection of oil content in *Camellia oleifera* kernels based on hyperspectral imaging and machine learning[J]. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2025, 137: 106899.
- [120] YUAN W D, ZHOU H P, ZHANG C, et al. Prediction of oil content in *Camellia oleifera* seeds based on deep learning and hyperspectral imaging[J]. *Industrial Crops and Products*, 2024, 222: 119662.
- [121] SONG A R, WANG C Y, WEN W L, et al. Predicting the oil content of individual corn kernels combining NIR-HSI and multi-stage parameter optimization techniques[J]. *Food Chemistry*, 2024, 461: 140932.
- [122] HE Y H, WANG X X, MA B, et al. Ramanome technology platform for label-free screening and sorting of microbial cell factories at single-cell resolution[J]. *Biotechnology Advances*, 2019, 37(6): 107388.
- [123] PRADO E, EKLOUH-MOLINIER C, ENEZ F, et al. Prediction of fatty acids composition in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* by using Raman micro-spectroscopy[J]. *Analytica Chimica Acta*, 2022, 1191: 339212.
- [124] SASAKI R, TODA S, SAKAMOTO T, et al. Simultaneous imaging and characterization of polyunsaturated fatty acids, carotenoids, and microcrystalline guanine in single *Aurantiochytrium limacinum* cells with linear and nonlinear Raman microspectroscopy[J]. *The Journal of Physical Chemistry B*, 2023, 127(12): 2708-2718.



**通讯作者:** 王士安(1980—),男,研究员,博士生导师。研究方向为酵母菌生物技术,重点“因菌制宜”开展酵母合成油脂和蛋白研究。  
E-mail: wangsa@qibebt.ac.cn



**共同通讯作者:** 李福利(1975—),男,研究员,博士生导师。研究方向为工业微生物技术,重点开展生物能源和化学品的合成生物技术研究。  
E-mail: lifl@qibebt.ac.cn



**第一作者:** 苏娟娟(1991—),女,助理研究员。研究方向为产油酵母定制化合成功能油脂。  
E-mail: suj@qibebt.ac.cn