

DOI:10.13364/j.issn.1672-6510.20240142

网络首发日期: 2025-04-30; 网络首发地址: <http://link.cnki.net/urlid/12.1355.N.20250430.1440.006>

## 极端微生物合成聚羟基脂肪酸酯的研究进展

郑滢颖<sup>1</sup>, 尹芬<sup>2</sup>, 李冬娜<sup>1</sup>, 马晓军<sup>1,2</sup>

(1. 天津科技大学轻工科学与工程学院, 天津 300457; 2. 青海理工学院工学院, 西宁 810016)

**摘要:** 极端微生物能够在极端环境中生存和繁衍, 不少研究已经利用极端微生物合成聚羟基脂肪酸酯 (polyhydroxyalkanoates, PHAs), 实现了不需要灭菌、节约淡水、开放式连续的发酵过程。本文基于近几年国内外的最新研究进展, 归纳了极端微生物合成 PHAs 的研究现状和成果, 阐述极端微生物合成 PHAs 的影响因素, 探讨极端微生物在合成 PHAs 领域的发展方向。指出未来可以通过探讨代谢机制、精细化处理廉价碳源、寻找各式极端菌以及开发新型强化发酵技术进而完善极端微生物合成 PHAs 的理论与技术, 实现 PHAs 的低成本高效合成。

**关键词:** 聚羟基脂肪酸酯; 极端微生物; 影响因素; 聚合物

中图分类号: TQ323.41; Q939.9

文献标志码: A

文章编号: 1672-6510(2025)04-0012-11

## Advances in the Synthesis of Bio-Polyhydroxyalkanoates by Extremophiles

ZHENG Yingying<sup>1</sup>, YIN Fen<sup>2</sup>, LI Dongna<sup>1</sup>, MA Xiaojun<sup>1,2</sup>

(1. College of Light Industry Science and Engineering, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China; 2. Engineering School, Qinghai Institute of Technology, Xining 810016, China)

**Abstract:** Extremophiles can survive and thrive in extreme environments. A number of studies have been carried out to synthesise PHAs using extremophiles, realising an open and continuous fermentation process without the need for sterilisation, saving fresh water. Based on the latest research progress at home and abroad in recent years, this article summarises the current research status and results of PHAs synthesis by extremophiles, elucidates the influencing factors of PHAs synthesis by extremophiles, and explores the development direction of extremophiles in the field of PHAs synthesis. It points out that the theory and technology of PHAs synthesis by extremophiles can be improved by exploring the metabolic mechanism, fine-tuning the treatment of inexpensive carbon sources, searching for various extremophiles, and developing a new enhanced fermentation technology, so as to realize the low-cost and high-efficiency synthesis of PHAs.

**Key words:** polyhydroxyalkanoates; extremophiles; influencing factors; polymers

### 引文格式:

郑滢颖, 尹芬, 李冬娜, 等. 极端微生物合成聚羟基脂肪酸酯的研究进展[J]. 天津科技大学学报, 2025, 40(4): 12-22.

ZHENG Y Y, YIN F, LI D N, et al. Advances in the synthesis of bio-polyhydroxyalkanoates by extremophiles[J]. Journal of Tianjin university of science and technology, 2025, 40(4): 12-22.

生物基聚羟基脂肪酸酯 (polyhydroxyalkanoates, PHAs) 作为一种全生物合成的天然高分子基材料, 具有良好的生物相容性、生物可降解性和塑料的热加工性等诸多特点, 是替代传统塑料的理想选择<sup>[1]</sup>。目前

制备 PHAs 的方法主要是微生物发酵法, 但微生物发酵法需要依赖价格昂贵的碳源底物<sup>[2]</sup>, 并且存在灭菌成本高、不能连续发酵、耗能高、产量低等缺点, 限制了生物塑料 PHAs 的工业化生产和应用。因此, 克服

收稿日期: 2024-07-09; 修回日期: 2024-12-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(32301527); 天津市自然科学基金重点项目(23JCZDJC00620); 青海理工大学“昆仑英才”人才引进科研项目(2023-QLGKLYCX-020)

作者简介: 郑滢颖(2000—), 女, 福建人, 硕士研究生; 通信作者: 马晓军, 教授, mxj75@tust.edu.cn

目前 PHAs 合成方式的缺点是推动该领域发展的关键。极端微生物是能够在极端的环境中(如高/低温、高/低 pH、高盐度等条件)生存和繁衍的微生物<sup>[3]</sup>。它们的特殊生存机制和生物活性使它们在化工、能源、医药、化妆品、生物化学品和食品加工等领域发挥着重要作用。陈国强教授<sup>[4]</sup>提出“下一代工业生物技术”(next generation industrial biotechnology, NGIB)的概念,这一概念就是基于使用极端微生物作为底盘微生物合成 PHAs。极端微生物培养所需的极端条件,使 PHAs 合成过程可以免受大部分嗜温微生物群落的污染,实现不需要灭菌的发酵过程;并且该过程可以在连续或半连续的情况下操作,可显著提高 PHAs 生产的经济性<sup>[5]</sup>。

## 1 合成 PHAs 的极端微生物类型

根据极端微生物所处的极端环境,可将其划分为嗜盐微生物(halophiles)、嗜热微生物(thermophiles)、嗜冷微生物(psychrophiles)、嗜碱微生物(alkaliphiles)和嗜酸微生物(psychrophiles)等。有大量研究<sup>[6]</sup>发现 PHAs 的积累能够增强极端微生物对各种应激源的鲁棒性,例如渗透压波动、氧化压力、紫外线照射、高温或低温,甚至重复冷冻和随后的解冻循环。

### 1.1 嗜盐微生物

#### 1.1.1 嗜盐微生物介绍及合成 PHAs 的优势

嗜盐微生物是指能够在盐湖、海水和盐土等高盐度(NaCl 浓度 $>0.2$  mol/L)环境中生存和繁殖的微生物<sup>[7]</sup>。以嗜盐菌为底盘微生物合成 PHAs 具有以下 5 个方面的优势。第一,嗜盐菌株合成 PHAs 的过程可以在无灭菌条件、连续发酵情况下进行,且无杂菌影响<sup>[8]</sup>,这样就节省了上游加工过程中的能量和时间。第二,嗜盐菌的高细胞内渗透压,使得它们很容易通过暴露于低渗介质(如去离子水)而裂解。可以通过溶解气浮或离心的方法使细胞裂解,从而回收具有显著纯度且完整的 PHAs 颗粒。但对嗜温菌株,回收 PHAs 需要通过化学、酶或机械等繁琐方法使细胞分解<sup>[9]</sup>,利用嗜盐菌合成 PHAs 也可以使下游加工简单化。第三,以廉价的海水制备培养基,可以节约淡水资源,降低生产成本。第四,嗜盐微生物能够利用厨余垃圾、活性污泥、废弃木质资源等廉价碳源代替传统的昂贵碳源(如纯糖、挥发性脂肪酸和油等)进行发酵,降低碳源成本。第五,在合成 PHAs 过程中会有

一些副产物生成(如四氢嘧啶<sup>[10]</sup>、细菌红素<sup>[11]</sup>、抗菌盐素<sup>[12]</sup>等),同一菌株生产多种代谢物能够降低高值化合物的生产成本。

目前发现能够合成 PHAs 的嗜盐菌株种类繁多,大致可以分为嗜盐古菌和嗜盐细菌,如图 1 所示。大多数嗜盐细菌可以积累高达细胞干质量(CDW) 60%~70% 的 PHAs,在嗜盐古菌中,*Haloferax mediterranei*、*Natrinema ajinwuensis* 积累 PHAs 能力也能达 CDW 的 50% 左右。因此,以嗜盐菌为底盘微生物具有很强的 PHAs 积累能力。

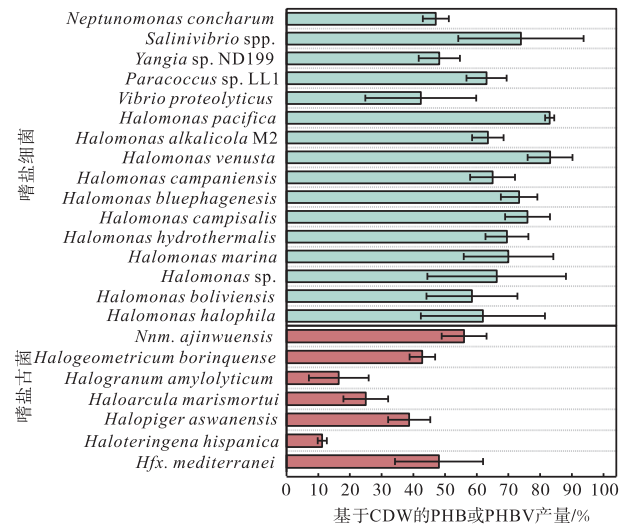


图 1 嗜盐微生物聚 3-羟基丁酸 (PHB) 或聚羟基丁酸-co-羟基戊酸共聚物 (PHBV) 积累潜力

Fig. 1 Potential for accumulation of PHB or PHBV in halophilic microorganisms

#### 1.1.2 嗜盐微生物合成 PHAs 的研究进展

在 1972 年, Kirk 和 Ginzburg 首次提出 PHAs 可由嗜盐微生物产生<sup>[13]</sup>, 后续不断发现能够合成 PHAs 的嗜盐菌株。2010 年, 科学家发现 *Halomonas* sp. KM-1 菌株能够以废甘油为唯一碳源生产 PHB<sup>[14]</sup>。Tan 等<sup>[8]</sup>从新疆的某一盐湖中成功分离出嗜盐菌株 *Halomonas* TD01, 以葡萄糖为碳源, 经过为期两周的开放实验和连续发酵后, 得到的 CDW 为 40 g/L 并且 PHB 的含量占 CDW 的 60%。Tao 等<sup>[15]</sup>以乙酸盐或丁酸盐为混合碳源, 采用补料分批培养方式培养(即当乙酸盐或丁酸盐的质量浓度降至 2 g/L 以下时, 加入适量乙酸盐或丁酸盐的储备溶液, 使其质量浓度分别达到 13 g/L、5 g/L), 结果显示, 培养 136 h 后, *Salinivibrio* spp. TGB19 消耗了 81.43 g/L 的乙酸盐和 13.41 g/L 的丁酸盐, 合成 PHB 产量为 53.23 g/L, 占 CDW 的 88.67%, 是迄今为止报道的使用挥发性脂肪

酸(VFAs)或其盐作为碳源合成 PHB 的最高产率。

为进一步提高菌株合成 PHAs 的效率,研究人员发现利用合成生物学等基因表达和基因编辑技术,可以提升菌株的 PHAs 合成效率<sup>[16]</sup>。晋彪等<sup>[17]</sup>在盐单胞菌 *Halomonas* sp. TD1.0 中分别用高拷贝和低拷贝

表达载体表达了来自枯草芽孢杆菌的乙酰辅酶 A 合成酶基因 *acs*,以提高菌株对乙酸盐的利用速率,改造后菌株合成的 PHB 占细胞干质量的 65%。表 1 概括了嗜盐微生物合成 PHAs 的研究进展。

表 1 嗜盐微生物合成 PHAs 的研究进展

Tab. 1 Advances in the synthesis of PHAs by halophilic microorganisms

菌株	NaCl 质量浓度/(g/L)	碳源	培养方式	PHAs 类型	PHAs 含量/%	参考文献
<i>Halomonas</i> sp. YJ01	60	葡萄糖	摇瓶发酵	PHBV	89.5	[18]
<i>Halomonas</i> sp. YLGW01	60	活性炭处理后的粗甘油	补料培养	PHB	60	[19]
<i>Halomonas bluephagenesis</i> WZY278	60	食物垃圾水解物	补料培养	PHB	80	[20]
敲除 <i>prpC</i> 基因的 <i>Halomonas bluephagenesis</i> TD01	60	葡萄糖	摇瓶发酵	PHBV	85	[21]
<i>Halomonas boliviensis</i>	45	麦芽糖	摇瓶发酵	PHB	58.8	[22]
<i>Halomonas pacifica</i> ASL11	17	蔗糖	摇瓶发酵	PHAs	82	[23]
<i>Halomonas halophila</i> CCM 3662	60	咖啡渣	摇瓶发酵	PHB	61.9	[24]
<i>Halomonas alkalicola</i> M2	70	竹粉水解液和碱性预处理液	开放式培养	3-羟基丁酸(3HB) 3-羟基戊酸(3HV) 3-羟基十二酸(3HDD)	67.0	[25]
<i>Halomonas hydrothermalis</i>	19.45	海藻衍生粗乙酰丙酸与生物柴油残渣	摇瓶发酵	PHBV	73.3	[26]
<i>Halomonas campisalis</i>	45	麦芽糖	摇瓶发酵	PHBV	81	[27]
<i>Salinivibrio</i> sp. TGB10	60	葡萄糖和丙酸盐	补料培养	PHBV	81.7	[28]
<i>Yangia</i> sp. ND199	45	粗甘油	补料培养	PHBV	43.6	[29]
<i>Neptunomonas concharum</i> JCM17730	27.5	丁酸盐	开放式培养	PHB	44.2	[30]
<i>Paracoccus</i> sp. LL1	10	玉米秸秆	摇瓶发酵	PHB	72.4	[31]
<i>Haloferax mediterranei</i>	144	石莼水解液	摇瓶发酵	PHBV	57.9	[1]
<i>Haloferax mediterranei</i>	156	废弃油脂	摇瓶发酵	PHBV	52	[32]

注:PHAs 含量以细胞干质量为计量基准。

## 1.2 嗜热微生物

### 1.2.1 嗜热微生物的介绍及合成 PHAs 的优势

嗜热微生物是指能在火山、温泉以及海洋热泉等高温(41~122℃)极端区域生存繁殖的微生物<sup>[7]</sup>。类似于嗜盐菌培养基中的高盐环境,高温同样可以避免其他菌株污染。因此,嗜热微生物也可以抗嗜温微生物污染。这就说明可以在无灭菌条件下进行菌株培养,简化合成工序,降低生产成本。同时,高温能加速菌株代谢过程<sup>[33]</sup>,进而提高产物合成速率。在高细胞密度(HCD)生长过程中,由细胞代谢产生的热量以及通过搅拌产生的热量可用于向发酵过程提供热量,因此可以降低嗜热微生物合成 PHAs 过程中的加热成本<sup>[34]</sup>。此外,升高培养温度可以提高底物的溶解度,降低培养介质的黏度,改善其均匀性。

有研究对嗜热微生物的可用基因组进行深入的生物信息学分析,发现 *phaC* 基因的存在是菌株具备合成 PHAs 能力的先决条件<sup>[6]</sup>。本文在前者研究的基础上总结了所有携带 *PhaC* 合酶的嗜热微生物,结果

如图 2 所示。有 6 种不同属的嗜热微生物携带Ⅲ类 *PhaC* 合酶,并且有大量嗜热微生物携带 I 类 *PhaC* 合酶。携带 *PhaC* 合酶的微生物具备合成 PHAs 的潜力,今后实验研究可以验证这些嗜热微生物能否合成 PHAs。

### 1.2.2 嗜热微生物合成 PHAs 的研究进展

*Synechococcus* sp. MA19 是一种能够合成 PHB 的光能自养型嗜热蓝细菌,最初由 Miyake 团队从火山岩中分离出来。这种生物在 50℃ 时生长最好,在以磷酸钙为磷源的培养基中发酵 260 h,得到了 2.4 g/L 的 PHB<sup>[35]</sup>,这是最早发现能够生产 PHB 的嗜热菌株。在现有研究中,多数嗜热微生物合成 PHAs 生产过程是利用摇瓶装置,较少研究利用补料分批生物反应器进行 PHAs 的合成,其中 Ibrahim 等<sup>[34]</sup>采用 42 L 循环补料分批生物反应器提高 *Chelatococcus* sp. MW10 菌株的 PHAs 生产率,在第 2 周期结束后(181 h 后)获得的 CDW 为(43.0±1.4)g/L,最高的 PHB 产量为(16.8±4.2)g/L。

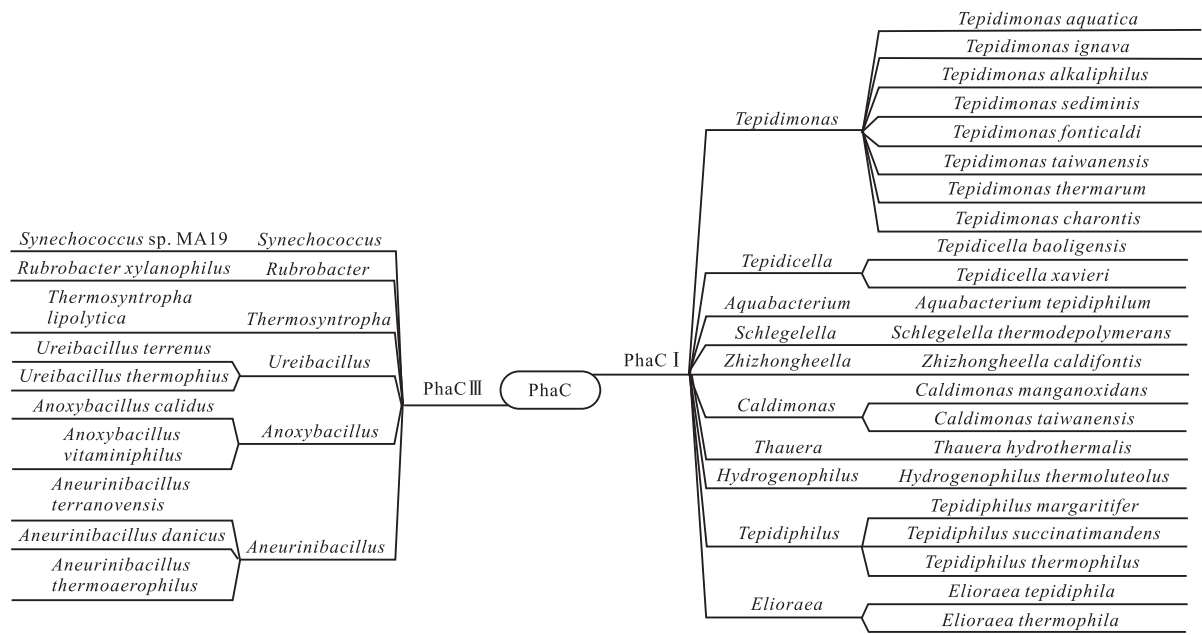


图 2 携带 PhaC 合酶的嗜热微生物

Fig. 2 Thermophilic microorganisms carrying PhaC synthase

此外有研究将结构前体引入嗜热微生物发酵体系内, 将单体单元〔如 3HV、4-羟基丁酸(4HB)或 4-羟基戊酸(4HV)等〕引入聚合物链中形成共聚的 PHAs。Rehakova 等<sup>[36]</sup>以  $\gamma$ -戊内酯(GVL)、 $\gamma$ -己内酯(GHL)、 $\delta$ -戊内酯(DVL)为结构前体分别与甘油作为混合碳源, 发现菌株 *Aneurinibacillus* spp. 可以利用混合碳源合成聚 3-羟基丁酸-3-羟基戊酸-4-羟基戊酸酯〔P(3HB-co-3HV-co-4HV)〕、聚 3-羟基丁酸-3-羟基戊酸-4-羟基己酸酯〔P(3HB-co-3HV-co-4HHx)〕、聚 3-羟基丁酸-5-羟基戊酸酯〔P(3HB-co-

5HV)〕。Obruča 等<sup>[6]</sup>发现在补充合适的前体如 1, 4-丁二醇或戊酸酯时, *Aneurinibacillus* sp. H1 能够分别将 4HB 或 3HV 亚基引入聚合物链中, 合成聚 3-羟基丁酸-4-羟基丁酸酯〔P(3HB-co-4HB)〕以及三元共聚物聚 3-羟基丁酸-3-羟基戊酸-4-羟基丁酸酯〔P(3HB-co-3HV-co-4HB)〕。通过添加结构相关的前体碳源得到的 PHAs 共聚物, 其熔融温度以及结晶度显著降低, 性能显著提高, 这有利于材料的加工及应用。表 2 概括了嗜热微生物合成 PHAs 的研究进展。

表 2 嗜热微生物合成 PHAs 的研究进展

Tab. 2 Advances in the synthesis of PHAs by thermophilic microorganisms

菌株	温度/℃	碳源	培养方式	PHAs 类型	PHAs 产量/(g/L)	参考文献
<i>Schlegelella thermodepolymerans</i>	50	木糖	摇瓶发酵	PHAs	3.2	[37]
<i>Schlegelella thermodepolymerans</i>	55	葡萄糖与木糖/戊酸盐	摇瓶发酵	PHB/PHBV	4.49/4.66	[38]
<i>Schlegelella thermodepolymerans</i>	55	稻草水解物	摇瓶发酵	PHB	3.94	[39]
<i>Aneurinibacillus</i> spp.	50	甘油与结构前体 (GVL、GHL、DVL)	摇瓶发酵	P(3HB-co-3HV-co-4HV)/ P(3HB-co-3HV-co-4HHx)/ P(3HB-co-5HV)	1.21/0.44/0.71	[36]
<i>Bacillus licheniformis</i>	50	甘油	摇瓶发酵	PHAs	2.1	[40]
<i>Aneurinibacillus</i> sp. H1	45	甘油与结构前体 1, 4-丁二醇/戊酸酯	摇瓶发酵	P(3HB-co-4HB)/ P(3HB-co-3HV-co-4HB)	—	[41]
<i>Chelatococcus</i> sp. MW10	50	葡萄糖	循环补料分批发酵 (42 L)	PHB	16.8	[34]
<i>Alphaproteobacteria</i> (6 种菌株)	50	葡萄糖或甘油	摇瓶发酵	PHB	3.5	[42]
<i>Caldimonas taiwanensis</i>	55	葡萄糖与前体戊酸盐	摇瓶发酵	PHBV	2.3	[43]
<i>Tepidimonas taiwanensis</i>	50	葡萄糖与丙酸钠	摇瓶发酵	PHBV	1.8	[44]

1.3 其他极端微生物合成 PHAs 的研究进展

与嗜盐菌和嗜热菌不同, 以其他极端菌 (嗜冷、

嗜酸、嗜碱) 为底盘微生物合成 PHAs 的研究并不多, 目前只有少数科研人员研究嗜冷、嗜酸、嗜碱微生物

合成 PHAs 的发酵工艺。

### 1.3.1 嗜冷微生物介绍及合成 PHAs 的研究进展

嗜冷微生物主要分布于冰川、冰层、冰冻湖泊、高海拔大气层以及深海等极端低温环境<sup>[25]</sup>。以嗜冷菌为合成 PHAs 的底盘菌,可以减少能量输入,并且低温对底物和产物也有稳定作用;此外,较低温度可以提高溶解氧浓度,这基本上解决了通气的问题,可以降低相关成本<sup>[45]</sup>。目前发现能够合成 PHAs 的嗜冷微生物有 *Acidovorax* sp. A1169<sup>[46]</sup>、*Paracoccus* sp. 392<sup>[47]</sup>、*Pseudomonas* UMAB-40<sup>[45]</sup>、*Polaromonas* spp. 和 *Rhodoferrax* spp.<sup>[48]</sup>。

嗜冷微生物 *Paracoccus* sp. Strain 392 不仅有合成 PHAs 所必需的所有基因 (*phaA*、*phaB* 和 *phaC*), 而且携带解聚酶 *phaZ* 以及调节蛋白基因 *phaR*, 将其在 4 °C 下培养, 最终得到含有 8.7% 3HB 和 4.5% 3HV 的 PHBV 共聚物<sup>[47]</sup>。Goh 等<sup>[45]</sup>以脂肪酸为底物, 以 *Pseudomonas* UMAB-40 为底盘嗜冷微生物, 在 5 °C 下合成的 PHAs 产量占 CDW 的 48%; 并且发现该菌株可以不使用相关碳源合成长链 PHAs (mcl-PHAs), 这与 *Haloferax mediterranei* 类似<sup>[49]</sup>, 推测可能与其在寒冷中生存的能力有关, 后续研究可以探讨该菌株在寒冷环境中的适应机制。Grzesiak 等<sup>[46]</sup>在 15 °C 下, 以 10 g/L 果糖为唯一碳源, 利用 *Acidovorax* sp. A1169 合成 2 g/L 的 PHB, 添加前体碳源戊醇后可以合成 1.40 g/L 的 PHAs, 其中 3HV 单体在 PHBV 中的物质的量占比为 4%。后续研究还发现 *Polaromonas* spp. 和 *Rhodoferrax* spp. 等嗜冷菌体内也携带有 *phaC* 基因并推测其有合成 PHAs 的潜力<sup>[48]</sup>。

### 1.3.2 嗜酸微生物介绍及合成 PHAs 的研究进展

能够在硫质温泉、矿山、酸性工业废水等酸性环境中生长繁殖的微生物称为嗜酸微生物<sup>[50]</sup>。目前发

现的 *Delftia acidovorans* 嗜酸菌能够在弱酸性环境中合成 PHBV, 并且该菌株有很强的抵御丙酸、戊酸等其他羧酸毒性的能力, 这有可能与其在酸性环境中的生存代谢能力有关<sup>[5]</sup>。另外, *Acidisoma silvae* sp. HW T2.11、*Acidisoma cellulositytica* sp. HW T5.17 能够在 pH 为 2.0 ~ 6.5 的环境中合成 PHB<sup>[51]</sup>。

Loo 等<sup>[5]</sup>以戊酸盐为碳源在弱酸性环境中培养 *Delftia acidovorans*, 最终得到 3HV 单体在 PHBV 中的物质的量占比为 90%。其余关于嗜酸菌的研究目前主要停留在基因测定阶段, 并未进行发酵实验<sup>[51]</sup>。

### 1.3.3 嗜碱微生物介绍及合成 PHAs 的研究进展

嗜碱微生物在 pH ≥ 9 时生长最佳, 它们主要分布于热液喷口、深海沉积物、碱性温泉、碱性盐湖以及富含碳酸盐的土壤等碱性环境<sup>[3]</sup>。在碱性盐湖或盐碱地中可以发现许多嗜碱微生物同时也耐高盐, 被称为嗜盐嗜碱微生物。目前发现能够合成 PHAs 的嗜碱菌株大部分兼具嗜盐特点, 例如 *Halomonas alkalicola* M2<sup>[25]</sup>和 *Halomonas campisalis* MCM B-365<sup>[52]</sup>。

目前能够合成 PHAs 的嗜碱微生物大多从盐碱地中筛选分离, 这些菌株通常兼具嗜碱与嗜盐双重极端特性。Luo 等<sup>[25]</sup>将竹粉进行碱性预处理, 利用处理后得到的碱性预处理液和固体木质纤维素作为混合碳源, 使菌株合成 PHAs 的最高产量为 5.9 g/L。Yue 等<sup>[53]</sup>以葡萄糖为碳源, 在 pH = 10 的碱性环境中培养 *Halomonas campaniensis* LS21, 最终得到了 4.7 g/L 的 PHB。有研究者利用透射电子显微镜发现 *Halomonas campisalis* MCM B-365 中存在 PHB 包涵体<sup>[22]</sup>。这些菌株都是在开放式非无菌发酵工艺下合成产物, 说明它们有很强大的抗杂菌污染能力, 未来可以寻找该类型菌株, 拓宽 PHAs 合成菌株的选择范围。

其他极端微生物合成 PHAs 的研究进展见表 3。

表 3 其他极端微生物合成 PHAs 的研究进展  
Tab. 3 Advances in the synthesis of PHAs by other extremophiles

菌株	极端条件	是否有 PhaC	是否发现有	PHAs 类型及产量	参考文献
		基因存在	PHAs 积累		
<i>Acidovorax</i> sp. A1169	15 °C	是	是	2 g/L PHB	[46]
<i>Paracoccus</i> sp. Strain 392	4 °C	是	是	PHBV (8.7% 3HB 和 4.5% 3HV)	[47]
<i>Pseudomonas</i> UMAB-40	5 °C	是	是	合成的 PHAs 占 CDW 的 48%	[45]
<i>Polaromonas</i> spp. 和 <i>Rhodoferrax</i> spp.	14 °C	是	否	有合成 PHAs 的潜力	[48]
<i>Delftia acidovorans</i>	pH = 5	是	是	PHBV (3HV 在 PHBV 中的物质的量占比为 90%)	[5]
<i>Acidisoma silvae</i> sp. nov.	pH = 5	是	否	有合成 PHAs 的潜力	[51]
<i>Acidisoma cellulositytica</i> sp. nov.	pH = 5	是	否	有合成 PHAs 的潜力	[51]
<i>Halomonas alkalicola</i> M2	pH = 10.0, 70 g/L NaCl	是	是	5.9 g/L PHAs	[25]
<i>Halomonas campisalis</i> MCM B-365	pH = 9, 4 mol/L NaCl	是	是	PHB	[52]
<i>Halomonas campaniensis</i> LS21	pH = 10	是	是	4.7 g/L PHB	[53]

## 2 极端微生物合成 PHAs 的主要路径

PHAs 生物合成可分为两个步骤: 首先从结构相关的碳源或不相关的碳源通过固有代谢产生羟酰辅酶 A, 之后通过 PHA 合酶将羟酰辅酶 A 聚合成 PHAs。到目前为止, 研究发现的野生极端微生物合成 PHAs 单体的主要路径有 4 种<sup>[54]</sup>, 分别是: 乙酰辅酶 A 直接合成 PHB 途径、脂肪酸从头合成途径、 $\beta$ -脂肪酸氧化循环途径以及丙酸代谢合成 3HV 途径。极端微生物合成 PHAs 的主要路径如图 3 所示。

(1) 乙酰辅酶 A 直接合成 PHB 途径。大多数情况下, scl-PHA 主要通过该途径产生。糖类物质先转

化为丙酮酸, 进而转化为乙酰辅酶 A, 一部分乙酰辅酶 A 在  $\beta$ -酮基硫解酶(PhaA)催化下生成乙酰乙酰辅酶 A, 再经过乙酰乙酰辅酶 A 还原酶(PhaB)转化为 3-羟基丁酰辅酶 A, 用于 PHAs 的合成<sup>[55]</sup>。另一部分乙酰辅酶 A 进入三羧酸循环(TCA 循环), 为细菌生长提供能量, 另外合成的琥珀酰辅酶 A 在经过相关酶催化下能够合成 4-羟基丁酰辅酶 A, 最终在 PHA 合酶的作用下合成 PHAs<sup>[54]</sup>。

(2) 脂肪酸从头合成途径。脂肪酸在该路径中会生成中间产物 R-3-羟基酰基-ACP(酰基载体蛋白), 该中间产物通过 3-羟基酰基辅酶 A 转酰酶(PhaG)催化下合成 3-羟基酰基辅酶 A 后被 PhaC 合成 PHAs<sup>[50]</sup>。

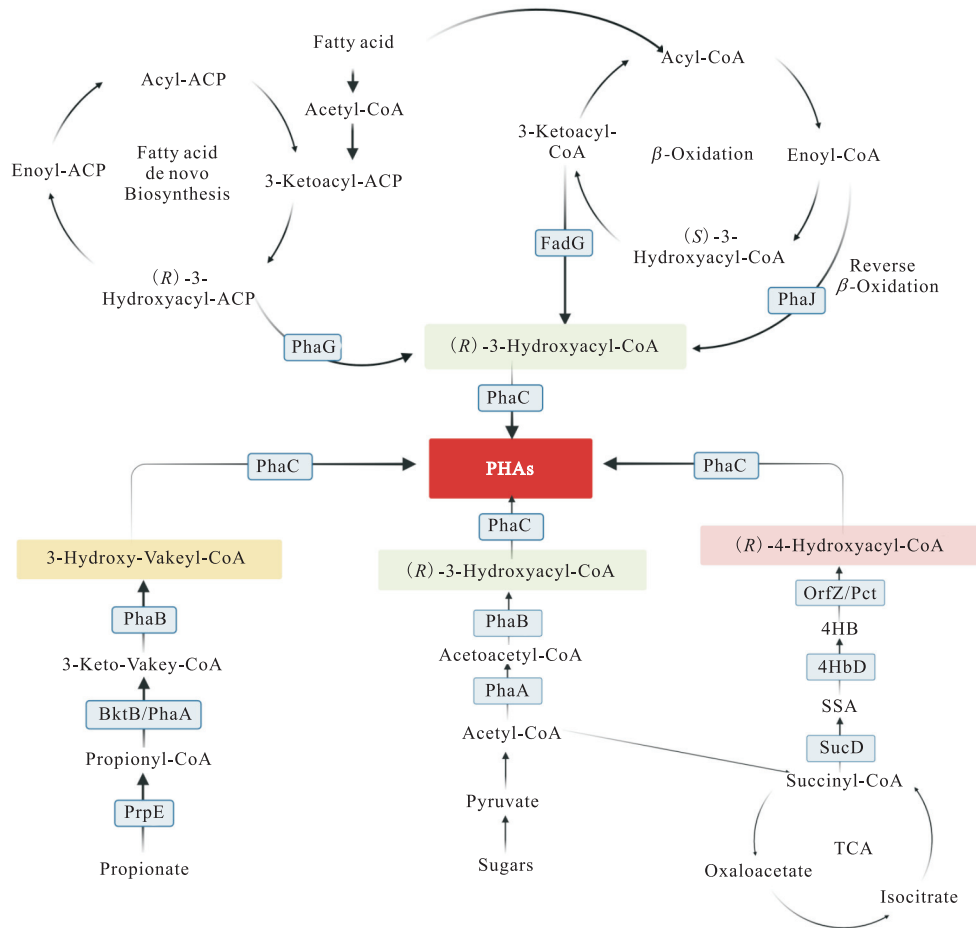


图 3 极端微生物合成 PHAs 的主要路径

Fig. 3 Key pathways for PHAs biosynthesis in extremophiles

(3)  $\beta$ -脂肪酸氧化循环途径。该途径中脂肪酸通过  $\beta$  氧化转化为烯酰辅酶 A, 在经过烯酰辅酶 A 水合酶(PhaJ)的催化作用合成 3-羟基酰基辅酶 A, 最后通过 PHA 合酶催化合成 PHAs。另外, 烯酰辅酶 A 能够转化为 3-酮脂酰辅酶 A 通过酰基辅酶 A 脱氢

酶(FadG)作用合成 3-羟基酰基辅酶 A 进而合成 PHAs<sup>[6]</sup>。

(4) 丙酸代谢合成 3HV 途径。丙酸会先转化为丙酸盐并进入细胞内, 通过丙酰辅酶 A 合成酶(PrpE)转化为丙酰辅酶 A, 在 PhaA 或  $\beta$ -酮硫解酶 B(BktB)

和 PhaB 的作用下生成 3-羟基戊酰辅酶 A<sup>[56]</sup>。

### 3 极端微生物合成 PHAs 的影响因素

#### 3.1 NaCl 质量浓度

NaCl 是维持微生物细胞内外渗透压平衡以及细胞膜稳定性的重要因素。对嗜盐微生物而言,盐环境不仅会影响细胞壁的完整性,还会影响其合成 PHAs 的含量<sup>[57]</sup>。Wang 等<sup>[58]</sup>考察 NaCl 质量浓度(60 ~ 100 g/L)对 *Halomonas* sp. Y3 合成 PHAs 的影响,结果显示在 70 g/L NaCl 下,合成 PHB 的最高产量占 CDW 的(74.33 ± 1.88)%。Rodríguez-contreras 等<sup>[59]</sup>在某盐湖中分离出一株 *Bacillus megaterium* uyuni S29, 探讨其最适 NaCl 质量浓度,发现在含有 45 g/L NaCl 的培养基中,该菌株细胞生长量和 PHB 产量均获得了最佳结果,并且该菌株即使在 250 g/L 的高盐环境下仍能产生 PHB,最终提出嗜盐菌是采用“盐入”和“盐出”策略适应不同的盐度的观点。对此有学者<sup>[60]</sup>对其观点进行补充,指出“盐入”机制主要包括利用 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>反向转运蛋白在细胞质中积累细胞内盐,使胞内外等渗而不脱水;在强光和低氧条件下,通过视紫红质的质子泵作用生成 ATP,驱动逆向转运蛋白以维持渗透平衡。“盐出”机制主要是嗜盐微生物在细胞内积累低相对分子质量、高水溶性、高浓度的相容性溶质以维持渗透平衡。这为深入了解嗜盐菌在高渗环境中的适应机制以及合成 PHAs 的代谢机制提供理论依据。

NaCl 的质量浓度也会影响聚合物的热性质和相对分子质量。Kucera 等<sup>[24]</sup>探讨 *Halomonas halophila* 在不同 NaCl 质量浓度(20 ~ 100 g/L)下合成的 PHB 的热稳定性,研究结果显示,在 NaCl 质量浓度为 20 g/L 时产生的 PHB 有最高的热稳定性,在提高 NaCl 质量浓度后热分解温度下降了 3.8 ~ 14.2 °C。Sato 等<sup>[61]</sup>发现 *Halomonas halophila* 在低盐度(20、40 g/L NaCl)下合成的 PHAs 的相对分子质量低于高盐度(60、80、100 g/L NaCl)下合成的 PHAs 的相对分子质量,这与 Kucera 等<sup>[24]</sup>的研究结果相同。

综上所述,NaCl 是维持微生物生长繁殖的重要因素,特别是对嗜盐微生物而言,探讨其最适 NaCl 质量浓度是很有必要的。合适的 NaCl 质量浓度可使极端微生物合成产率高、性能良好的 PHAs。

#### 3.2 pH

在极端微生物发酵过程中,环境 pH 通过影响极

端微生物的细胞内结构、酶活性和代谢途径,直接影响了它们的生长、繁殖。过高或者过低的 pH 都会降低 PHAs 的合成速率。

El-malek 等<sup>[23]</sup>从盐湖水样中分离筛选出盐单胞菌 *Halomonas pacifica* ASL10,在特定条件下发酵培养后发现在 pH 为 7 的时候,产物中 PHAs 的含量最高。Zhou 等<sup>[37]</sup>对 *Schlegelella thermodepolymerans* 合成 PHAs 的最佳 pH 进行探讨,最终发现初始 pH 为 7 时产物中 PHAs 的含量最高。通常情况下,中性是 PHAs 生产和细胞生长的最佳条件,但是嗜酸和嗜碱的微生物则需要另作论述。Loo 等<sup>[5]</sup>以 10.0 g/L 戊酸钠为唯一碳源,研究培养基初始 pH 对 *Delftia acidovorans* 合成 PHBV 的含量和组成的影响,发现当初始 pH 为 5 时,获得的 3HV 单体在 PHBV 中的物质的量占比为 90%,pH 为 7 时达到其合成 PHAs 含量的最大值;pH 的变化导致 3HV 组分含量具有更宽的范围(32% ~ 90%),控制 pH 对定向合成某种高比例 PHAs 单体有着重要意义,但在中性环境中合成 PHAs 的酶活性最好,这与嗜酸微生物最适生长 pH 环境存在差异。Luo 等<sup>[25]</sup>研究在 pH 为 7 ~ 11 的培养环境中 *Halomonas alkalicola* M2 合成 PHAs 含量的变化,发现该嗜碱微生物在 pH 为 8、10 和 11 下表现出高生长速率,在 pH 为 10 时达到 PHAs 合成含量的峰值,其产量和含量分别为 0.34 g/L 和 50.48%。

综上所述,在极端微生物合成 PHAs 的过程中,大多数极端菌参与 PHAs 合成的酶的活性在中性环境最高<sup>[62]</sup>,嗜酸微生物也能在中性条件下合成 PHAs,这可能与菌株代谢有关<sup>[5]</sup>,但对嗜碱微生物来说,碱性环境并没有影响 PHAs 合成酶的活性,相反能够合成更高含量的 PHAs。

#### 3.3 温度

在极端微生物合成 PHAs 的过程中,温度对极端微生物的酶活性以及代谢途径有一定的影响。Tang 等<sup>[63]</sup>在造纸厂黑液中分离出一株 *Halomonas* sp. Y3 菌株,为得到该菌株最佳培养温度,实验设置了 6 个温度梯度(25、30、35、40、45、50 °C),研究显示该菌株可以在所有温度下生长,最佳温度为 30 ~ 35 °C。与 Tan 等<sup>[64]</sup>提出的 *Halomonas* spp.最适生长温度在 30 ~ 35 °C 之间的观点一致。但对嗜热与嗜冷微生物而言,最适生长温度并不在该范围内。Zhou 等<sup>[37]</sup>探讨以木糖为唯一底物时嗜热菌 *Schlegelella thermodepolymerans* 合成 PHAs 的最适温度,结果显示 *Schlegelella thermodepolymerans* 生长的最佳温度约

为 50 °C, 并且在该温度下能够合成 PHAs, 最高 PHAs 含量为 80%。同时, Ibrahim 等<sup>[34]</sup>也在 50 °C 下利用 *Chelatococcus* sp. MW10 成功合成 PHAs。 *Paracoccus* sp. 392 能够在 4 °C 下合成含有 8.7% 3HB 和 4.5% 3HV 的 PHBV 共聚物<sup>[47]</sup>。 *Pseudomonas* UMAB-40 能够在 5 °C 下合成 mcl-PHA<sup>[45]</sup>。

大多数研究都表明, 当合成温度为 25 ~ 35 °C 时, 更有利于极端微生物同化作用的酶促反应进行, 进而积累更高产量的 PHAs。但由于嗜热与嗜冷菌株最适生长温度超出该范围, 因此需要对该类型菌株进行最适温度的讨论, 了解其 PHAs 合成酶的最适温度以及代谢机制, 使其合成较高产量的 PHAs。

### 3.4 碳源

使用纯糖、纯酸等价格昂贵的有机物作为碳源, 不仅生产成本过高, 而且还存在“与人争粮, 与粮争地”的问题。所以, 当前越来越多研究尝试采用廉价碳源作为发酵底物, 以降低 PHAs 的生产成本。PHAs 生产中常见的廉价底物如图 4<sup>[65]</sup>所示。

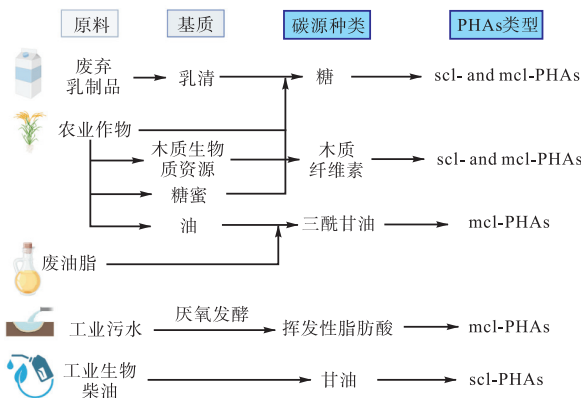


图 4 PHAs 生产中常见的廉价底物

Fig. 4 Common and inexpensive substrates in the production of PHAs

木质生物质是自然界中的可再生资源, 其经过预处理水解可以转化为葡萄糖、木糖、阿拉伯糖等低碳糖, 这些物质可以作为菌株合成 PHAs 的廉价碳源。有研究者<sup>[25]</sup>分离出一种木质素降解菌株 *Halomonas alkalicola* M2, 这种菌株表现出极端的嗜碱嗜盐性, 可以将碱性预处理后的竹粉水解产物与碱性预处理液作为共底物积累 PHAs, 最终得到 5.9 g/L 的 PHAs。木质纤维素在预处理过程产生的大量抑制剂会对微生物生长产生抑制作用<sup>[66]</sup>, 并且水解液中的多组分糖类间存在的碳分解代谢物阻遏效应也会影响生物合成 PHAs 的产率<sup>[67]</sup>。因此, 如何提高木质资源的利用率, 减少预处理过程产生的抑制剂, 实现木

质资源高值化利用十分重要。Wang 等<sup>[58]</sup>设计了两种培养基在不同时间段进料, 利用补料分批进料方式, 成功减轻葡萄糖分解代谢产物对木糖的摄取抑制, 经过 72 h 的发酵, 获得的 PHB 产量占 CDW 的 66.35%, 木糖吸收率达到 73.58%。另外, 厨余垃圾和活性污泥通过厌氧发酵生成 VFAs 也可以作为合成 PHAs 的廉价碳源。Wang 等<sup>[32]</sup>研究发现 *Haloferax mediterranei* 可以将食物垃圾经过厌氧发酵后得到的羧酸盐作为发酵底物转化成 PHBV, 培养 144 h 后产量约为 0.258 g/L。García-torreiroa 等<sup>[68]</sup>利用 VFAs 作为碳源底物, 对 *Halomonas boliviensis* 合成 PHAs 的结果进行分析, 研究显示以含有乙酸、丙酸、丁酸和戊酸的 VFAs 混合物为碳源, 菌株可以在摇瓶实验和 2 L 生物反应器中分别产生 17.5% 和 8.5% 的 3HV (该百分数代表 3HV 在 PHBV 中的物质的量占比); 但厌氧发酵获得的 VFAs 浓度较低且有效碳源回收率不高。因此, 未来可以研究如何对厌氧发酵产生的 VFAs 及营养物质进行精制, 以提高有效碳源回收率和 VFAs 的浓度<sup>[69]</sup>。

综上所述, 极端微生物能够使用廉价碳源合成 PHAs。廉价碳源大多由多组分糖或酸构成, 极端微生物会对混合碳源进行优先选择性吸收, 之后的研究可以通过探讨极端微生物对其中单一碳源的吸收情况, 调控共聚 PHAs 中各个单体含量, 进而提高碳源利用率。此外, 在对廉价碳源进行预处理时也可能会有抑制物产生, 研究如何降低抑制物对菌株的抑制作用对提高 PHAs 产率也十分重要。

## 4 结语与展望

极端微生物生长环境差异较大, 其合成 PHAs 的研究成熟度也各不相同。对嗜盐微生物而言, 目前已筛选出大量能够合成 PHAs 的嗜盐菌株, 并已将其投入发酵合成实验中。同时, 已研发新技术强化嗜盐微生物合成 PHAs, 包括基因改造技术<sup>[21]</sup>、NGIB、静电磁场强化合成技术<sup>[70]</sup>。另外, 对嗜热微生物的开发仅次于嗜盐微生物, 但强化嗜热微生物合成 PHAs 的研究较少, 而其他类型的极端微生物大多数停留在基因测定阶段。总体而言, 极端微生物不但可以在无菌条件下实现 PHAs 的高效合成, 而且能够在极端环境中直接以廉价或废弃资源为碳源合成 PHAs, 在工业化生产中具有很大优势。

目前, 以极端菌为底盘微生物合成 PHAs 应关注

以下几个方面。首先,由于极端微生物的特殊属性,多种极端微生物的最适生长环境与最适 PHAs 合成环境有所不同,但具体原因尚不明确,对极端微生物生存、繁殖以及代谢机制的了解还不够全面,未来研究应深入探讨参与 PHAs 生物合成过程的调控基因和蛋白质,为后续提高 PHAs 产率提供理论基础。其次,虽然廉价碳源能够降低 PHAs 的合成成本,但其组成复杂且可能存在抑制物,合成浓度可能较低,有效碳源的回收率不高,因此研究如何降低抑制物影响、如何提高合成廉价底物浓度、如何提高有效碳源回收率等对极端微生物合成 PHAs 领域以及废物回收利用再利用领域有重要帮助。最后,目前发现的 PHAs 类型有 150 多种,但许多性能良好的 PHAs 共聚物产率都很低,因此寻找体内含有多种 PHA 合酶类型(PhaC I、II、III、IV类)的极端微生物、开发新的强化发酵工艺能为提高 PHAs 产率和性能、拓宽 PHAs 应用市场奠定基础。

#### 参考文献:

- [1] GHOSH S, GNAIM R, GREISERMAN S, et al. Macroalgal biomass subcritical hydrolysates for the production of polyhydroxyalkanoate (PHA) by *Haloferax mediterranei*[J]. *Bioresource technology*, 2019, 271: 166–173.
- [2] GHOLAMI A, MOHKAM M, RASOUL-AMINI S, et al. Industrial production of polyhydroxyalkanoates by bacteria: opportunities and challenges[J]. *Minerva biotecnologica*, 2016, 28(1): 59–74.
- [3] BECKER J, WITTMANN C. Microbial production of extremolytes: high-value active ingredients for nutrition, health care, and well-being[J]. *Current opinion in biotechnology*, 2020, 65: 118–128.
- [4] CHEN G Q, JIANG X R. Next generation industrial biotechnology based on extremophilic bacteria[J]. *Current opinion in biotechnology*, 2018, 50: 94–100.
- [5] LOO C Y, SUDESH K. Biosynthesis and native granule characteristics of poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) in *Delftia acidovorans*[J]. *International journal of biological macromolecules*, 2007, 40(5): 466–471.
- [6] OBRUČA S, DVOŘÁK P, SEDLÁČEK P, et al. Polyhydroxyalkanoates synthesis by halophiles and thermophiles: towards sustainable production of microbial bioplastics[J]. *Biotechnology advances*, 2022, 58: 107906.
- [7] 庄滢潭, 刘芮存, 陈雨露, 等. 极端微生物及其应用研究进展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2022, 52(2): 204–222.
- [8] TAN D, XUE Y S, AIBAI DULA G, et al. Unsterile and continuous production of polyhydroxybutyrate by *Halomonas* TD01[J]. *Bioresource technology*, 2011, 102(17): 8130–8136.
- [9] KOLLER M. Established and advanced approaches for recovery of microbial polyhydroxyalkanoate (PHA) biopolyesters from surrounding microbial biomass[J]. *The Eurobiotech journal*, 2020, 4(3): 113–126.
- [10] MA H, ZHAO Y P, HUANG W Z, et al. Rational flux-tuning of *Halomonas bluephagenesis* for co-production of bioplastic PHB and ectoine[J]. *Nature communications*, 2020, 11(1): 3313.
- [11] GIANI M, GARBAYO I, VÍLCHEZ C, et al. Haloarchaeal carotenoids: healthy novel compounds from extreme environments[J]. *Marine drugs*, 2019, 17(9): 524.
- [12] KAUR R, TIWARI S K. Purification and characterization of a new Halocin HA4 from *Haloferax larsenii* HA4 isolated from a salt lake[J]. *Probiotics and antimicrobial proteins*, 2021, 13: 1458–1466.
- [13] KIRK R G, GINZBURG M. Ultrastructure of two species of *Halobacterium*[J]. *Journal of ultrastructure research*, 1972, 41(1/2): 80–94.
- [14] KAWATA Y, AIBA S. Poly(3-hydroxybutyrate) production by isolated *Halomonas* sp. KM-1 using waste glycerol[J]. *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*, 2010, 74(1): 175–177.
- [15] TAO G B, TIAN L Y, PU N, et al. Efficient production of poly-3-hydroxybutyrate from acetate and butyrate by halophilic bacteria *Salinivibrio* spp. TGB4 and TGB19[J]. *International journal of biological macromolecules*, 2022, 221: 1365–1372.
- [16] 姚建, 苟敏, 汤岳琴. “绿色塑料”聚羟基脂肪酸酯生物合成研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(6): 1662–1671.
- [17] 晋彪, 张静, 洪坤强, 等. 嗜盐单胞菌利用乙酸盐合成 PHB 的研究[J]. *化学工业与工程*, 2022, 39(5): 119–126.
- [18] YIN J, YANG J C, YU X Q, et al. Enhanced poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) production from high-concentration propionate by a novel halophile *Halomonas* sp. YJ01: detoxification of the 2-methylcitrate cycle[J]. *Bioresource technology*, 2023, 388: 129738.
- [19] KIM B, OH S J, HWANG J H, et al. Polyhydroxybutyrate production from crude glycerol using a highly ro-

- bust bacterial strain *Halomonas* sp. YLGW01[J]. International journal of biological macromolecules, 2023, 236: 123997.
- [20] JI M K, ZHENG T R, WANG Z Y, et al. PHB production from food waste hydrolysates by *Halomonas bluephagenesis* Harboring PHB operon linked with an essential gene[J]. Metabolic engineering, 2023, 77: 12–20.
- [21] QIN Q, LING C, ZHAO Y Q, et al. CRISPR/Cas9 editing genome of extremophile *Halomonas* spp.[J]. Metabolic engineering, 2018, 47: 219–229.
- [22] QUILLAGUAMÁN J, HASHIM S, BENTO F, et al. Poly( $\beta$ -hydroxybutyrate) production by a moderate halophile, *Halomonas boliviensis* LC1 using starch hydrolysate as substrate[J]. Journal of applied microbiology, 2005, 99(1): 151–157.
- [23] EL-MALEK F A, FARAG A, OMAR S, et al. Polyhydroxyalkanoates (PHA) from *Halomonas pacifica* ASL10 and *Halomonas salifodiane* ASL11 isolated from Mariout salt lakes[J]. International journal of biological macro-molecules, 2020, 161: 1318–1328.
- [24] KUCERA D, PERNICOVÁ I, KOVALCIK A, et al. Characterization of the promising poly(3-hydroxybutyrate) producing halophilic bacterium *Halomonas halophila*[J]. Bioresource technology, 2018, 256: 552–556.
- [25] LUO C B, LI H C, LI D Q, et al. Efficiently unsterile polyhydroxyalkanoate production from lignocellulose by using alkali-halophilic *Halomonas alkalicola* M2[J]. Bioresource technology, 2022, 351: 126919.
- [26] ANUPAM B A B, SONAM D S D, KHUSHBU B K B, et al. Microbial synthesis of polyhydroxyalkanoate using seaweed-derived crude levulinic acid as co-nutrient[J]. International journal of biological macromolecules, 2015, 72: 487–494.
- [27] KULKARNI S O, KANEKAR P P, NILEGAONKAR S S, et al. Production and characterization of a biodegradable poly(hydroxybutyrate-co-hydroxyvalerate) (PHB-co-PHV) copolymer by moderately haloalkalitolerant *Halomonas campisalis* MCM B-1027 isolated from Lonar Lake, India[J]. Bioresource technology, 2010, 101(24): 9765–9771.
- [28] TAO G B, TAN B W, LI Z J. Production of polyhydroxyalkanoates by a moderately halophilic bacterium of *Salinivibrio* sp. TGB10[J]. International journal of biological macromolecules, 2021, 186: 574–579.
- [29] VAN-THUOC D, HUU-PHONG T, MINH-KHUONG D, et al. Poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) production by a moderate halophile *Yangia* sp. ND199 using glycerol as a carbon source[J]. Applied biochemistry and biotechnology, 2015, 175: 3120–3132.
- [30] PU N, HU P, SHI L L, et al. Microbial production of poly(3-hydroxybutyrate) from volatile fatty acids using the marine bacterium *Neptunomonas concharum*[J]. Bioresource technology reports, 2020, 11: 100439.
- [31] SAWANT S S, SALUNKE B K, KIM B S. Degradation of corn stover by fungal cellulase cocktail for production of polyhydroxyalkanoates by moderate halophile *Paracoccus* sp. LL1[J]. Bioresource technology, 2015, 194: 247–255.
- [32] WANG K, ZHANG R H. Production of polyhydroxyalkanoates (PHA) by *Haloferax mediterranei* from food waste derived nutrients for biodegradable plastic applications[J]. Journal of microbiology and biotechnology, 2020, 31(2): 338.
- [33] KRÜGER A, SCHÄFFERS C, SCHRÖDER C, et al. Towards a sustainable biobased industry: highlighting the impact of extremophiles[J]. New biotechnology, 2018, 40: 144–153.
- [34] IBRAHIM M H A, STEINBÜCHEL A. High-cell-density cyclic fed-batch fermentation of a poly(3-hydroxybutyrate)-accumulating thermophile, *Chelatococcus* sp. strain MW10[J]. Applied and environmental microbiology, 2010, 76(23): 7890–7895.
- [35] NISHIOKA M, NAKAI K, MIYAKE M, et al. Production of poly- $\beta$ -hydroxybutyrate by thermophilic cyanobacterium, *Synechococcus* sp. MA19, under phosphate-limited conditions[J]. Biotechnology letters, 2001, 23: 1095–1099.
- [36] REHAKOVA V, PERNICOVA I, KOURILOVA X, et al. Biosynthesis of versatile PHA copolymers by thermophilic members of the genus *Aneurinibacillus*[J]. International journal of biological macromolecules, 2023, 225: 1588–1598.
- [37] ZHOU W, COLPA D I, PERMENTIER H, et al. Insight into polyhydroxyalkanoate (PHA) production from xylose and extracellular PHA degradation by a thermophilic *Schlegelella thermodepolymerans*[J]. Resources, conservation and recycling, 2023, 194: 107006.
- [38] KOURILOVA X, PERNICOVA I, SEDLAR K, et al. Production of polyhydroxyalkanoates (PHA) by a thermophilic strain of *Schlegelella thermodepolymerans* from

- xylose rich substrates[J]. *Bioresource technology*, 2020, 315: 123885.
- [39] KOURILOVA X, NOVACKOVA I, KOLLER M, et al. Evaluation of mesophilic *Burkholderia sacchari*, thermophilic *Schlegelella thermodepolymerans* and halophilic *Halomonas halophila* for polyhydroxyalkanoates production on model media mimicking lignocellulose hydrolysates[J]. *Bioresource technology*, 2021, 325: 124704.
- [40] PERNICOVA I, NOVACKOVA I, SEDLACEK P, et al. Application of osmotic challenge for enrichment of microbial consortia in polyhydroxyalkanoates producing thermophilic and thermotolerant bacteria and their subsequent isolation[J]. *International journal of biological macromolecules*, 2020, 144: 698–704.
- [41] SEDLACEK P, PERNICOVA I, NOVACKOVA I, et al. Introducing the newly isolated bacterium *Aneurinibacillus* sp. H1 as an auspicious thermophilic producer of various polyhydroxyalkanoates (PHA) copolymers-2: material study on the produced copolymers[J]. *Polymers*, 2020, 12(6): 1298.
- [42] IBRAHIM M H A, WILLEMS A, STEINBÜCHEL A. Isolation and characterization of new poly(3HB)-accumulating star-shaped cell-aggregates-forming thermophilic bacteria[J]. *Journal of applied microbiology*, 2010, 109(5): 1579–1590.
- [43] SHEU D S, CHEN W M, YANG J Y, et al. Thermophilic bacterium *Caldimonas taiwanensis* produces poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) from starch and valerate as carbon sources[J]. *Enzyme and microbial technology*, 2009, 44(5): 289–294.
- [44] KOURILOVA X, PERNICOVA I, VIDLAKOVA M, et al. Biotechnological conversion of grape pomace to poly(3-hydroxybutyrate) by moderately thermophilic bacterium *Tepidimonas taiwanensis*[J]. *Bioengineering*, 2021, 8(10): 141.
- [45] GOH Y S, TAN I K P. Polyhydroxyalkanoate production by Antarctic soil bacteria isolated from Casey Station and Signy Island[J]. *Microbiological research*, 2012, 167(4): 211–219.
- [46] GRZESIAK J, GAWOR J, ROGALA M M, et al. Genetic engineering of low-temperature polyhydroxyalkanoate production by *Acidovorax* sp. A1169, a psychrophile isolated from a subglacial outflow[J]. *Extremophiles*, 2023, 27(3): 25.
- [47] ERONEN-RASIMUS E, HULTMAN J, HAI T, et al. Sea-ice bacteria *Halomonas* sp. strain 363 and *Paracoccus* sp. strain 392 produce multiple types of poly-3-hydroxyalkanoic acid (PHA) storage polymers at low temperature[J]. *Applied and environmental microbiology*, 2021, 87(17): e00929-21.
- [48] ROGALA M M, GAWOR J, GROMADKA R, et al. Biodiversity and habitats of polar region polyhydroxyalkanoic acid-producing bacteria: bioprospection by popular screening methods[J]. *Genes*, 2020, 11(8): 873.
- [49] KOLLER M, HESSE P, BONA R, et al. Potential of various archae- and eubacterial strains as industrial polyhydroxyalkanoate producers from whey[J]. *Macromolecular bioscience*, 2007, 7(2): 218–226.
- [50] OBULISAMY P K, MEHARIYA S. Polyhydroxyalkanoates from extremophiles: a review[J]. *Bioresource technology*, 2021, 325: 124653.
- [51] MIESZKIN S, POUDEUR E, UROZ S, et al. *Acidisoma silvae* sp. nov. and *Acidisoma cellulositytica* sp. nov., two acidophilic bacteria isolated from decaying wood, hydrolyzing cellulose and producing poly-3-hydroxybutyrate[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(10): 2053.
- [52] JOSHI A A, KANEKAR P P, KELKAR A S, et al. Moderately halophilic, alkali-tolerant *Halomonas campisalis* MCM B-365 from Lonar Lake, India[J]. *Journal of basic microbiology*, 2007, 47(3): 213–221.
- [53] YUE H T, LING C, YANG T, et al. A seawater-based open and continuous process for polyhydroxyalkanoates production by recombinant *Halomonas campaniensis* LS21 grown in mixed substrates[J]. *Biotechnology for biofuels*, 2014, 7: 108.
- [54] CHOI S Y, CHO I J, LEE Y, et al. Microbial polyhydroxyalkanoates and nonnatural polyesters[J]. *Advanced materials*, 2020, 32(35): 1907138.
- [55] 晋彪. 强化 *Halomonas* sp. TD01 利用乙酸盐合成聚羟基丁酸酯和 3-羟基丙酸的研究[D]. 天津: 天津大学, 2021.
- [56] 陶观宝. 盐弧菌合成聚羟基脂肪酸酯的研究[D]. 北京: 北京化工大学, 2021.
- [57] ZOU Y J, YANG L F, WANG L, et al. Cloning and characterization of a  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter gene of the moderately halophilic bacterium *Halobacillus aindgensis* AD-6<sup>T</sup>[J]. *The journal of microbiology*, 2008, 46: 415–421.