

不同碳源对耐热型解脂亚罗酵母生长的影响

夏 凯^{1,2,3}, 邵惠聪¹, 陈珊珊¹, 彭艳婷¹, 黄 俊^{1,2,3}

(1. 浙江科技大学 生物与化学工程学院, 杭州 310023; 2. 浙江省农产品化学与生物加工技术重点实验室, 杭州 310023;
3. 浙江省农业生物资源生化制造协同创新中心, 杭州 310023)

摘 要: 【目的】探索不同碳源对耐热型解脂亚罗酵母生长及产赤藓糖醇的影响, 通过优化碳源组合提升耐热型解脂亚罗酵母的赤藓糖醇产量。【方法】分别以 30、34、38 °C 条件下生长的解脂亚罗酵母 CA20、解脂亚罗酵母 HT34 和解脂亚罗酵母 HT38 为研究对象, 利用含有不同碳源的培养基进行培养。培养过程中每隔 24 h 取样, 采用酶标仪检测菌液在 600 nm 处的光密度值(optical density, OD₆₀₀)。培养液中赤藓糖醇和葡萄糖质量浓度采用高效液相色谱(HPLC)检测。【结果】菌株 CA20 能利用葡萄糖、果糖、半乳糖、阿拉伯糖、木糖、麦芽糖、蔗糖、纤维二糖、甘露醇、山梨醇、甘油、可溶性淀粉和大豆油脂等碳源, 其中葡萄糖、果糖、甘露醇、山梨醇、甘油和大豆油脂为最优碳源; 菌株 HT34 对除葡萄糖和果糖以外碳源的利用能力下降, 而菌株 HT38 几乎不能利用除葡萄糖和大豆油脂以外的碳源; 培养基中同时添加葡萄糖和另一种碳源对菌株 CA20 生长的影响较小, 而同时添加葡萄糖和大豆油脂可明显促进菌株 HT34 和 HT38 的生长。此外, 大豆油脂可显著提升菌株 HT34 和 HT38 的赤藓糖醇产量和得率, 增加量最高可达 50% 左右。【结论】本研究结果为今后利用高温发酵生产赤藓糖醇提供了理论依据。

关键词: 解脂亚罗酵母; 赤藓糖醇; 耐热; 发酵

中图分类号: Q815

文献标志码: A

文章编号: 1671-8798(2024)01-0013-07

Effect of different carbon sources on growth of thermoresistant *Yarrowia lipolytica*

XIA Kai^{1,2,3}, SHAO Huicong¹, CHEN Shanshan¹, PENG Yanting¹, HUANG Jun^{1,2,3}

(1. School of Biological and Chemical Engineering, Zhejiang University of Science and Technology, Hangzhou 310023, Zhejiang, China; 2. Zhejiang Provincial Key Laboratory for Chemical and Biological Processing Technology of Farm Produce, Hangzhou 310023, Zhejiang, China; 3. Zhejiang Provincial Collaborative Innovation Center of Agricultural Biological Resources Biochemical Manufacturing, Hangzhou 310023, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] The effect of different carbon sources was investigated on the growth of

收稿日期: 2023-05-09

基金项目: 国家级大学生创新创业训练计划项目(202211057026); 浙江科技学院科研启动基金项目(F701103L11); 浙江科技学院研究生课程建设项目(2021yjskj07)

通信作者: 黄 俊(1979—), 男, 河南省信阳人, 教授, 博士, 主要从事蛋白质分子设计和定向进化及合成生物学研究。E-mail: huangjun@zust.edu.cn。

thermoresistant *Yarrowia lipolytica* and erythritol synthesis to improve the production of erythritol from thermo-resistant *Yarrowia lipolytica* by optimizing the combination of carbon sources. [Method] Culture media containing different carbon sources were used to cultivate the *Y. lipolytica* CA20, *Y. lipolytica* HT34, and *Y. lipolytica* HT38 grown at 30 °C, 34 °C, and 38 °C, respectively, during which the optical density of cell culture was detected at a wave length of 600 nm (OD_{600}) with an interval of 24 h. Meanwhile, the concentrations of erythritol and glucose were assayed by using high performance liquid chromatography (HPLC). [Result] Strain CA20 is able to use such carbon sources as glucose, fructose, galactose, arabinose, xylose, maltose, sucrose, cellobiose, mannitol, sorbitol, glycerol, soluble starch, and soybean oil to grow, among which glucose, fructose, mannitol, glycerol, and soybean oil are the optimal carbon sources; the growth of HT34 is inhibited when using carbon sources except for glucose and fructose, while HT38 can only use glucose and soybean oil to support its growth; the addition of glucose and another one carbon source exerts little effect on the growth of strain CA20, while the addition of glucose and soybean oil promotes the growth of HT34 and HT38 obviously. In addition, the addition of soybean oil can significantly improve the erythritol production and yield by HT34 and HT38, with an increase as much as 50%. [Conclusion] These findings can provide a basis for the erythritol production using high temperature fermentation.

Keywords: *Yarrowia lipolytica*; erythritol; thermo-resistant; fermentation

赤藓糖醇(erythritol)化学名为(2R,3S)-butane-1,2,3,4-丁四醇,是一种白色、无味、不吸湿、无光学活性、热稳定性好及易溶于水的四碳醇,广泛存在于水果、蔬菜和发酵食品中^[1-2]。近年来,赤藓糖醇凭借其独特的理化性质如热值低、基本上不被人体代谢、稳定性高和食用不会引起肠道不适等受到广泛关注,市场需求量持续增长。据预测,到 2025 年,其市场需求将达到 48.9 万 t 左右^[3-4]。

目前,赤藓糖醇主要由解脂亚罗酵母以葡萄糖和淀粉为原料进行发酵生产,存在生产成本低、冷却能耗大及生产效率低等问题^[5]。在国家“双碳”目标背景下,实现赤藓糖醇绿色生产势在必行。其中,如何有效降低生产成本一直备受关注。高温发酵能够实现糖化和发酵过程同步进行,并且降低冷却能耗及染菌倒灌风险,是降低生产成本的重要途径^[6-8]。高温发酵需要使用能够耐受热胁迫的菌株,这与解脂亚罗酵母最适生长温度(30 °C)相悖。

适应性进化可获得耐热型菌株,然而有研究^[9]表明高温胁迫可能会改变菌株的碳源利用谱。同时,在耐热型解脂亚罗酵母选育过程中,研究者发现热胁迫抑制细胞代谢合成赤藓糖醇^[10]。因此,如何提高细胞在高温条件下的赤藓糖醇合成能力值得探索。本课题组前期通过适应性实验室进化结合诱变选育,已获得能够在不同温度条件下生长的解脂亚罗酵母菌株。基于已有耐热型菌株,本研究旨在探明不同碳源对这些菌株生长及产赤藓糖醇的影响;并在此基础上,通过改变培养基中碳源组分提高赤藓糖醇产量,为今后高温发酵生产赤藓糖醇提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与试剂

赤藓糖醇高产菌株解脂亚罗酵母 CA20 由实验室选育获得,生长温度为 30 °C,现保藏于中国典型培养物保藏中心(CCTCC: M2022880)^[11]。耐热型解脂亚罗酵母 HT34 和 HT38,生长温度分别为 34 °C 和 38 °C,保藏于浙江科技学院生物与化学工程学院生物工程实验室。

试验中所用化学试剂,如无特殊说明,均为分析纯,采购于生工生物工程(上海)股份有限公司及国药集团化学试剂有限公司。大豆油脂(金龙鱼)购买于本地灵峰生活超市(浙江益海嘉里食品工业有限公

司)。碳源包括单糖(葡萄糖、果糖、半乳糖、阿拉伯糖和木糖)、二糖(麦芽糖、蔗糖和纤维二糖)、糖醇(甘露醇和山梨醇)及其他物质(甘油、可溶性淀粉和大豆油脂),均购于国药集团化学试剂有限公司。

菌种活化培养基(yeast extract peptone dextrose medium, YPD):D-葡萄糖,质量浓度为 20 g/L;酵母浸出粉(oxoid),质量浓度为 10 g/L;蛋白胨(oxoid),质量浓度为 5 g/L;NaCl,质量浓度为 10 g/L;KH₂PO₄,质量浓度为 0.5 g/L;培养基溶液的 pH 值为 6.0。固体培养基在液体培养基基础上添加质量浓度为 20 g/L 的琼脂粉。

试验中除碳源质量浓度变化外,其他培养基组分浓度保持不变。生长曲线测定过程中,碳源质量浓度统一为 10 g/L。赤藓糖醇发酵试验中,葡萄糖质量浓度改为 200 g/L。

1.2 主要仪器

全波长多功能酶标仪 SpectraMax iD3(美谷分子仪器(上海)有限公司)、台式高速冷冻离心机 Alleg-ra64R(美国贝克曼库尔特有限公司)、智能恒温摇床 ZQZY-78AE(温度调节精度 ± 0.1 °C)(上海知楚仪器有限公司)、高效液相色谱仪 e2695(美国沃特世公司)、Aminex HPX-87H 分析柱(300 mm \times 7.8 mm)(美国伯乐公司)、示差折光检测器 2414(美国沃特世公司)。

1.3 试验方法

1.3.1 生长曲线测定

将甘油管保存的菌种 CA20、HT34 和 HT38(-80 °C)在固体活化培养基中进行划线,之后分别置于 30、34、38 °C 条件下静置培养 3 d。挑取单菌落接种于 5 mL YPD,200 r/min 振荡培养至菌液光密度值(optical density, OD₆₀₀)为 3.0 ± 0.5 。之后以体积分数 1%的比例转接于 40 mL 新鲜的待测试培养基中,分别置于 30、34、38 °C 条件下,200 r/min 振荡培养。培养过程中每隔 24 h 取样测定菌液的 OD₆₀₀。根据单一糖组分试验结果,测试混合碳源对不同菌株生长的影响。

1.3.2 赤藓糖醇发酵试验

挑取不同菌种的单菌落于 5 mL YPD 中进行过夜活化培养,之后以体积分数 5%的比例接种于 40 mL 发酵培养基中进行为期 5 d 的连续培养,培养温度分别为 30 °C(CA20)、34 °C(HT34)和 38 °C(HT38),转速为 200 r/min,发酵结束后取样测定发酵液中赤藓糖醇和葡萄糖的质量浓度。赤藓糖醇得率(g/g)=获得的赤藓糖醇质量/消耗的葡萄糖质量。发酵培养基中碳源为葡萄糖或葡萄糖和大豆油脂,大豆油脂质量浓度分别为 10 g/L(大豆油脂 1)和 20 g/L(大豆油脂 2)。

1.3.3 赤藓糖醇及葡萄糖检测

产物和底物浓度测定采用高效液相色谱(HPLC),参照文献[11]³所述。取样后,离心收集上清液(8 000 r/min,5 min),过 0.22 μ m 滤膜,保存于 -20 °C 备用。检测条件为柱温 35 °C,进样量为 10 μ L,流动相是摩尔浓度为 0.5 mmol/L 的硫酸,流速为 0.6 mL/min。

1.3.4 数据统计分析

本研究中所涉及生物学试验均重复 3 次以上,数据差异显著性分析采用 Origin 9.0 软件中的 ANOVA 分析方法^[12],选用 Bonferroni 多重比较, $p<0.05$ 为两组数据间差异显著。图片处理采用软件 Adobe Illustrator CC 2022。

2 结果与讨论

2.1 解脂亚罗酵母在单一碳源培养基中的生长

解脂亚罗酵母 CA20 在单一碳源培养基中的生长曲线如图 1 所示。试验结果显示,在选取的 5 种单糖、3 种二糖、2 种糖醇和 3 种其他物质中,菌株 CA20 均能对它们进行利用。其中,相比半乳糖、阿拉伯糖和木糖等单糖,CA20 更易利用果糖和葡萄糖(图 1(a))。CA20 在添加麦芽糖、蔗糖或纤维二糖的培养基中生长缓慢(图 1(b)),说明菌株 CA20 对二糖的利用能力较弱。培养基中添加甘露醇可明显促进细胞

的生长,而添加山梨醇时细胞的生长效果类似于在培养基中添加葡萄糖(图 1(c))。此外,CA20 对淀粉的利用能力较弱,细胞生长缓慢,而添加大豆油脂可明显促进其细胞生长(图 1(d))。

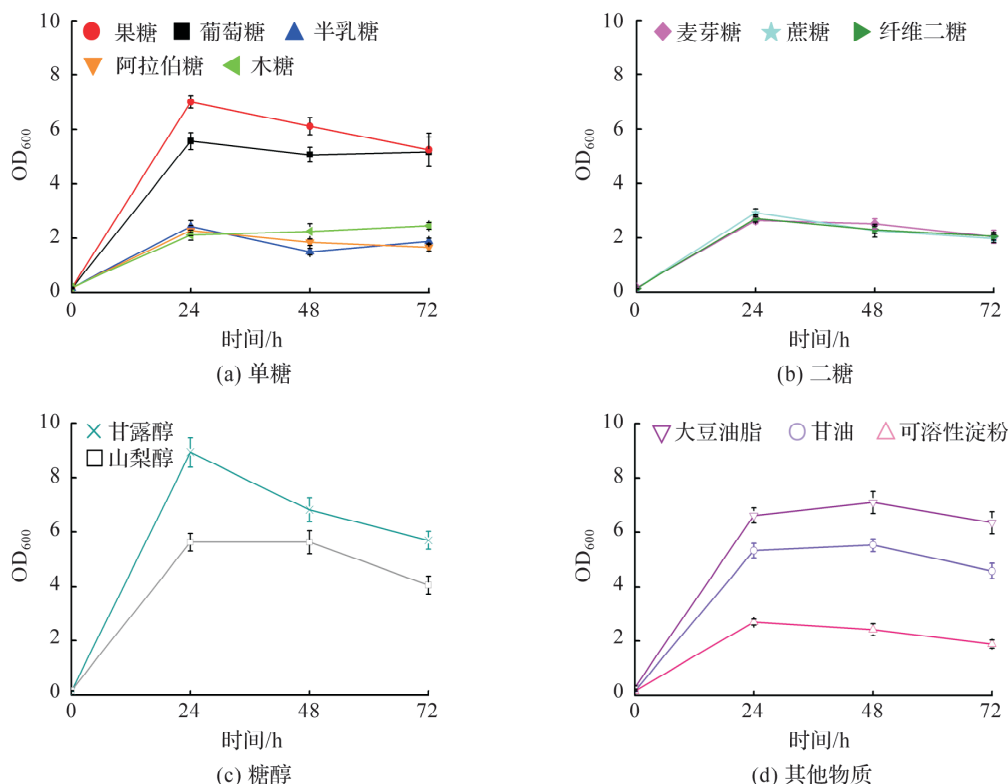


图 1 解脂亚罗酵母 CA20 的生长曲线

Fig. 1 Growth curves of *Yarrowia lipolytica* CA20

已有研究表明,解脂亚罗酵母具有较广泛的底物谱,可利用烷烃、烯烃、有机酸、脂肪酸、甘油三酯、葡萄糖、甘油和果糖等^[13]。类似地,本研究发现,解脂亚罗酵母 CA20 能很好地利用葡萄糖、果糖、甘露醇、山梨醇、甘油和大豆油脂进行生长。解脂亚罗酵母基因组中含有丰富的多糖水解酶编码基因,然而研究发现其并不能直接利用淀粉和纤维素等多糖,以及木糖和蔗糖^[14-15]。这可能是相应酶未被激活。本研究发现,菌株 CA20 能部分利用木糖、蔗糖、可溶性淀粉及纤维二糖进行生长,表明不同解脂亚罗酵母间存在差异。可见,菌株 CA20 具有较强的工业应用潜力。

解脂亚罗酵母 HT34 在单一碳源培养基中的生长曲线如图 2 所示。试验结果显示,菌株 HT34 利用果糖和葡萄糖生长时,生长速率低于菌株 CA20(图 2(a))。菌株 HT34 对半乳糖和木糖的利用优于菌株 CA20。在二糖利用方面,菌株 HT34 利用纤维二糖和麦芽糖进行生长的情况类似菌株 CA20(图 2(b))。此外,HT34 对甘露醇和山梨醇的利用能力明显下降(图 2(c))。类似现象同样出现在 HT34 对甘油和可溶性淀粉的利用上(图 2(d))。另外,菌株 HT34 可利用大豆油脂进行较好的生长。菌株 HT34 是以解脂亚罗酵母 CA20 为基础,通过适应性进化选育获得的能在 34 °C 条件下生长的耐热型解脂亚罗酵母。以上结果表明,经过耐热适应性进化,菌株 HT34 的底物利用谱发生了变化,这与已有研究结果一致^[9]。

解脂亚罗酵母 HT38 在单一碳源培养基中的生长曲线如图 3 所示。试验结果显示,解脂亚罗酵母 HT38 不能利用除葡萄糖以外的其他单糖,同时生长存在更长的延滞期(图 3(a))。对于麦芽糖、纤维二糖和蔗糖,HT38 则完全不能利用(图 3(b))。此外,菌株 HT38 同样不能利用山梨醇,而在含有甘露醇的培养基中培养延滞期高达 48 h(图 3(c))。类似地,菌株 HT38 不能利用甘油和可溶性淀粉,但可以利用大豆油脂进行较好的生长(图 3(d))。

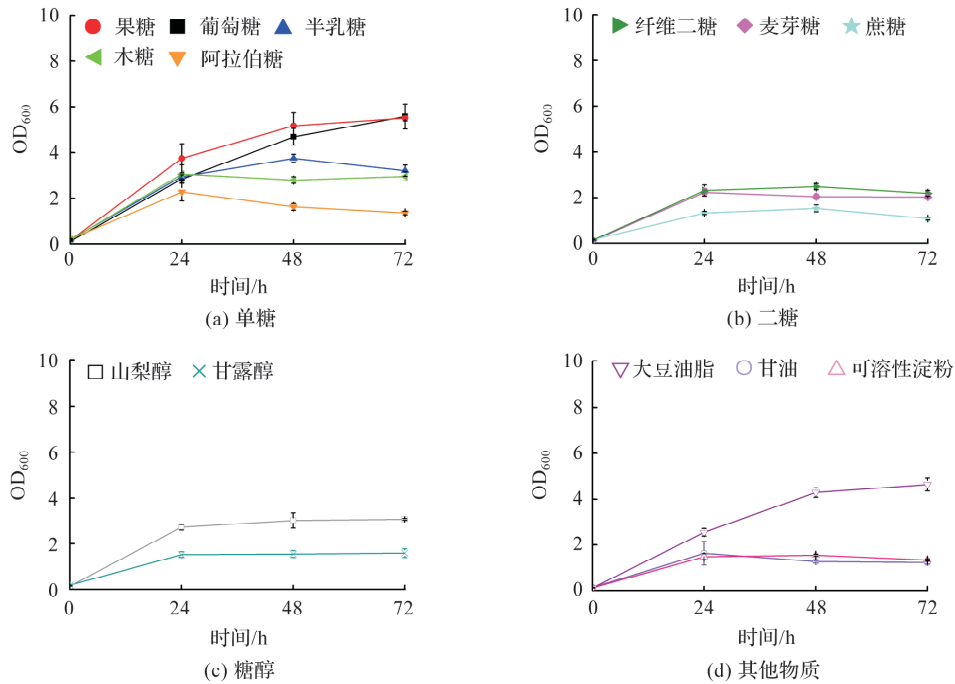


图 2 解脂亚罗酵母 HT34 的生长曲线

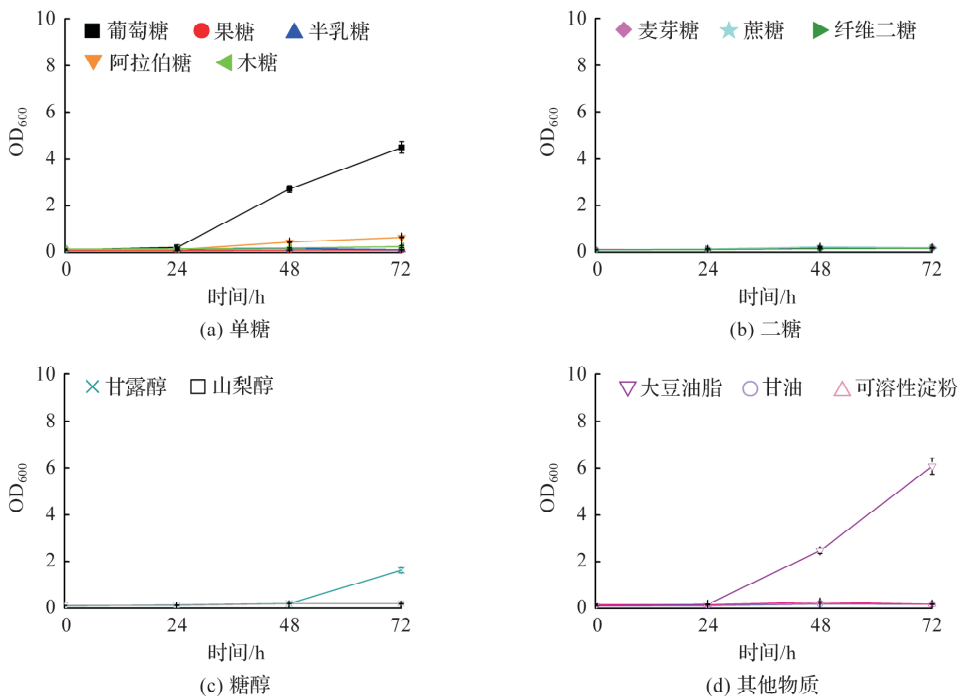
Fig. 2 Growth curves of *Yarrowia lipolytica* HT34

图 3 解脂亚罗酵母 HT38 的生长曲线

Fig. 3 Growth curves of *Yarrowia lipolytica* HT38

综上所述,菌株 CA20 在耐热适应性进化过程中碳源利用谱发生变化。随着温度的升高,细胞逐渐失去了对葡萄糖以外的单糖、二糖、糖醇及甘油和可溶性淀粉利用的能力。这可能由两方面原因导致:首先,耐热菌株选育过程以葡萄糖作为唯一碳源;其次,热胁迫抑制了细胞中涉及其他碳源代谢酶的活性。值得注意的是,耐热型解脂亚罗酵母可利用大豆油脂进行较好的生长。

2.2 解脂亚罗酵母在混合碳源培养基中的生长

组合碳源对不同菌株生长的影响如图 4 所示。试验结果显示,相比单独添加葡萄糖,培养基中同时添加葡萄糖和甘露醇、山梨醇或果糖对菌株 CA20 的生长无明显影响,而同时添加葡萄糖和甘油对 CA20

的生长产生抑制作用(图 4(a))。对于菌株 HT34,同时添加葡萄糖和山梨醇或果糖对其生长无明显影响,而添加葡萄糖和大豆油脂可促进其在 48 h 前的生长(图 4(b))。类似地,培养基中同时添加葡萄糖和大豆油脂可促进菌株 HT38 的生长(图 4(c))。综上可知,培养基中加入大豆油脂有利于耐热型解脂亚罗酵母的生长,这与使用单一碳源的结果类似。已有研究表明,通过改变细胞膜脂质组分提升细胞结构稳定性是酵母菌抵御热胁迫的重要策略^[16]。大豆油脂中含有丰富的脂肪酸成分,因此培养基中添加大豆油脂可为细胞提供丰富的脂肪酸,进而有利于细胞在热胁迫环境中生长。

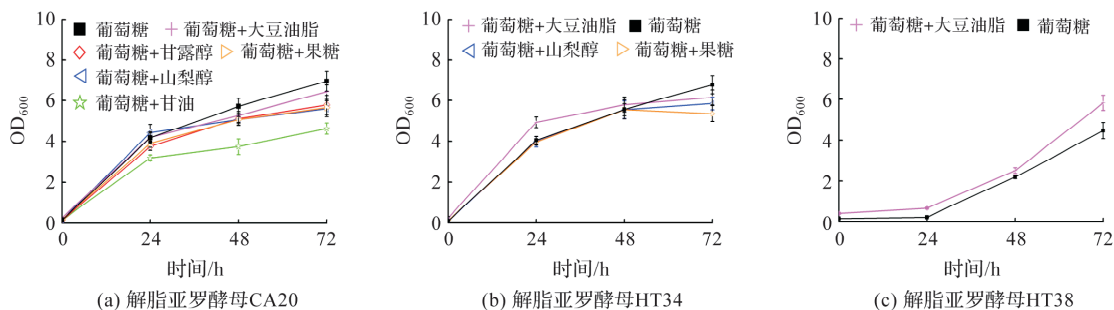
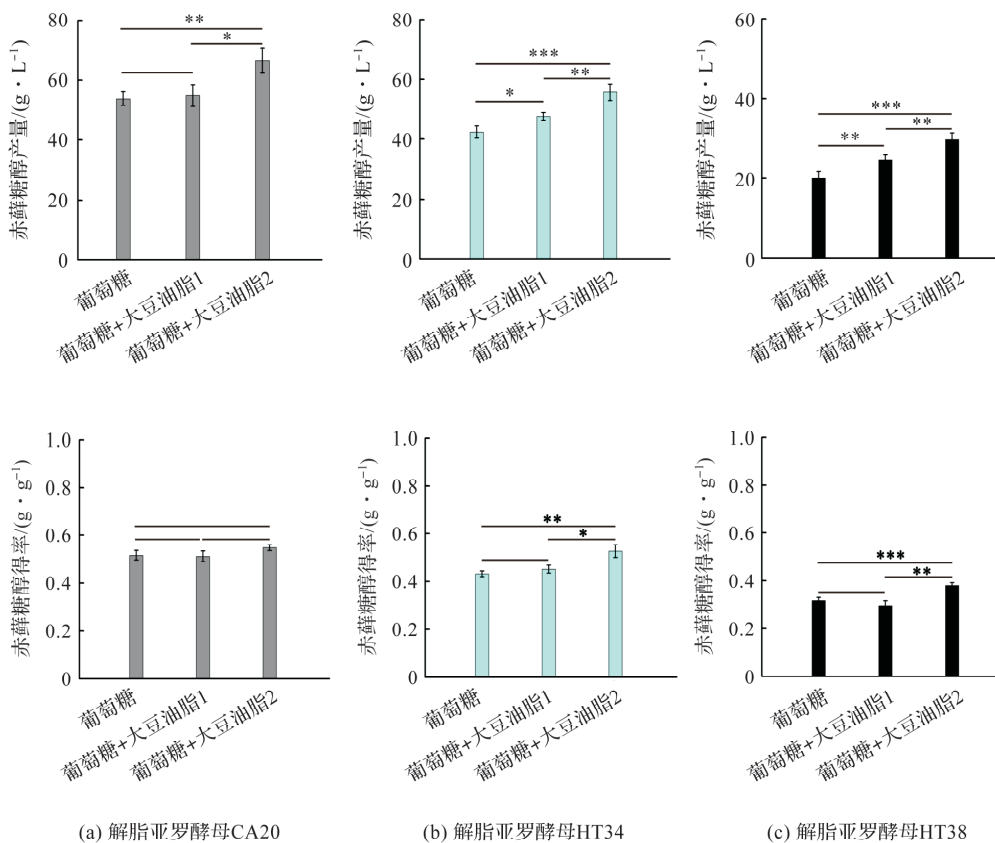


图 4 不同菌株在组合碳源培养基中的生长曲线

Fig. 4 Growth curves of different strains at media with combined carbon sources

2.3 大豆油脂对耐热型解脂亚罗酵母产赤藓糖醇的影响

不同菌株在含大豆油脂培养基中的赤藓糖醇产量和得率如图 5 所示。试验结果显示,添加 10 g/L 大豆油脂对菌株 CA20 的赤藓糖醇产量无明显促进作用($p>0.05$)(图 5(a))。添加 20 g/L 大豆油脂时赤藓糖醇产量为 66.52 g/L,显著高于不添加大豆油脂时的 53.81 g/L 和添加 10 g/L 大豆油脂时的 54.87 g/L。在不添加大豆油脂的情况下,菌株 HT34 的赤藓糖醇产量为 42.33 g/L,低于菌株 CA20 的



注: * 表示 $p<0.05$; ** 表示 $p<0.01$; *** 表示 $p<0.001$ 。

图 5 不同菌株在含大豆油脂培养基中的赤藓糖醇产量和得率

Fig. 5 Production and yield of erythritol produced by different strains using medium containing soybean oil

产量,表明热胁迫抑制细胞代谢合成赤藓糖醇。这与已有的研究报道类似^[17]。添加 10 g/L 和 20 g/L 的大豆油脂可显著提升菌株 HT34 的赤藓糖醇产量至 47.67 g/L 和 55.67 g/L(图 5(b))。类似结果同样出现在菌株 HT38 中,添加 20 g/L 的大豆油脂可提升 HT38 的产量至 29.67 g/L,显著高于不添加大豆油脂时的 20.5 g/L,产量增加比例达 44.73%(图 5(c))。

相比产量,添加大豆油脂并不能明显提升菌株 CA20 的赤藓糖醇得率(图 5(a)),然而添加 20 g/L 的大豆油脂可显著提升菌株 HT34 和 HT38 的赤藓糖醇得率(图 5(b)和(c))。添加 20 g/L 的大豆油脂时,菌株 HT34 和 HT38 的赤藓糖醇得率分别为 0.53 g/g 和 0.38 g/g,显著高于未添加时的 0.43 g/g 和 0.32 g/g,增加比例分别为 23.26%和 18.75%。综上可知,耐热型解脂亚罗酵母的赤藓糖醇产量和得率低于常温菌株 CA20,培养基中添加大豆油脂可显著提升耐热型解脂亚罗酵母的赤藓糖醇产量。

3 结 语

本研究探索了不同碳源对耐热型解脂亚罗酵母生长及代谢合成赤藓糖醇的影响。试验结果表明,适应性进化过程中,耐热菌株逐渐失去对除葡萄糖和大豆油脂以外的单糖、二糖、糖醇及甘油和可溶性淀粉的利用能力。组合添加葡萄糖和大豆油脂可显著促进耐热菌株 HT34 和 HT38 的生长及赤藓糖醇合成,其中赤藓糖醇产量和得率的增加量最大可达 44.73%和 23.25%。本研究结果为今后利用高温发酵生产赤藓糖醇提供了理论依据。

参考文献:

- [1] ERIAN A M, SAUER M. Utilizing yeasts for the conversion of renewable feedstocks to sugar alcohols: a review[J]. *Bioresource Technology*, 2022, 346: 126296.
- [2] DAZA-SERNA L, SERNA-LOAIZA S, MASI A, et al. From the culture broth to the erythritol crystals: an opportunity for circular economy[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2021, 105(11): 4467.
- [3] 中国食品科学技术学会. 赤藓糖醇的科学共识[J]. *中国食品学报*, 2022, 22(12): 405.
- [4] LIU X Y, YU X J, HE A Y, et al. One-pot fermentation for erythritol production from distillers grains by the co-cultivation of *Yarrowia lipolytica* and *Trichoderma reesei*[J]. *Bioresource Technology*, 2022, 351: 127053.
- [5] BILAL M, XU S, IQBAL H M N, et al. *Yarrowia lipolytica* as an emerging biotechnological chassis for functional sugars biosynthesis[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2021, 61(4): 535.
- [6] LU Z L, WU Y L, CHEN Y, et al. Role of spt23 in *Saccharomyces cerevisiae* thermal tolerance [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2022, 106(9/10): 3691.
- [7] DEKKER W J C, ORTIZ-MERINO R A, KALJOUW A, et al. Engineering the thermotolerant industrial yeast *Kluyveromyces marxianus* for anaerobic growth[J]. *Metabolic Engineering*, 2021, 67: 347.
- [8] LIANG P L, LI J, WANG Q H, et al. Enhancing the thermotolerance and erythritol production of *Yarrowia lipolytica* by introducing heat-resistant devices[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2023, 11: 1108653.
- [9] CASPETA L, CHEN Y, GHIACI P, et al. Altered sterol composition renders yeast thermotolerant[J]. *Science*, 2014, 346(6205): 75.
- [10] QIU X L, GU Y, DU G C, et al. Conferring thermotolerant phenotype to wild-type *Yarrowia lipolytica* improves cell growth and erythritol production[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2021, 118(8): 3117.
- [11] 刘芳美, 夏凯, 彭艳婷, 等. 复合诱变选育高产赤藓糖醇解脂亚罗酵母及其发酵工艺优化[J]. *核农学报*, 2023, 37(5): 907.
- [12] XIA K, HAN C C, XU J, et al. Toxin-antitoxin HicAB regulates the formation of persister cells responsible for the acid stress resistance in *Acetobacter pasteurianus*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2021, 105(2): 725.
- [13] PARK Y K, LEDESMA-AMARO R. What makes *Yarrowia lipolytica* well suited for industry[J]. *Trends in Biotechnology*, 2023, 41(2): 242.

- thermoelectric cooler[J]. *Energy Conversion and Management*, 2014,85:140.
- [8] AL-NIMR M D A, AL-AMMARI W A. A novel hybrid and interactive solar system consist of stirling engine/vacuum evaporator/thermoelectric cooler for electricity generation and water distillation[J]. *Renewable Energy*, 2020,153:1053.
- [9] PARSA S M, RAHBAR A, KOLEINI M H. A renewable energy-driven thermoelectric-utilized solar still with external condenser loaded by silver/nanofluid for simultaneously water disinfection and desalination[J]. *Desalination*, 2020,480:114354.
- [10] AL-MADHHACHI H, GAO M. Key factors affecting the water production in a thermoelectric distillation system[J]. *Energy Conversion and Management*, 2018,165:459.
- [11] AL-MADHHACHI H, GAO M. Effective use of thermal energy at both hot and cold side of thermoelectric module for developing efficient thermoelectric water distillation system[J]. *Energy Conversion and Management*, 2017,133:14.
- [12] NASIR M T, DIAA A, SALAH A. High productivity thermoelectric based distiller[J]. *Desalination and Water Treatment*, 2020,206:125.
- [13] JIANG H Y, FANG Q, FRANCK T X. A novel thermoelectric distiller integrated with water cooling circulation for alcohol distillation[J]. *Applied Thermal Engineering*, 2023,219:119392.
- [14] 王恒, TCHEDJI F X, 李博林, 等. 利用帕尔贴效应进行甲醇蒸馏的试验研究[J]. *浙江科技学院学报*, 2023,35(1):14.
- [15] CHU H Q, XU N, YU X Y. Review of surface modification in pool boiling application: coating manufacturing process and heat transfer enhancement mechanism[J]. *Applied Thermal Engineering*, 2022,215:119041.
- [16] LIU Z B, ZHANG L, GONG G C. Experimental study and performance analysis of a solar thermoelectric air conditioner with hot water supply[J]. *Energy and Buildings*, 2015,86:619.
- [17] CHEN W C, LIAO C Y, HUNG C. A numerical study on the performance of miniature thermoelectric cooler affected by Thomson effect[J]. *Applied Energy*, 2012, 89(1): 464.
- [18] ENESCU D, VIRJOGHE E O. A review on thermoelectric cooling parameters and performance[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2014,38: 903.
- [19] AL-NIMR M A, QANANBA K S. A solar hybrid system for power generation and water distillation[J]. *Solar Energy*, 2018,171:92.

~~~~~  
(上接第 19 页)

- [14] CELINSKA E, NICAUD J M, BIALAS W. Hydrolytic secretome engineering in *Yarrowia lipolytica* for consolidated bioprocessing on polysaccharide resources: review on starch, cellulose, xylan, and inulin[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2021,105(3):975.
- [15] RYU S, HIPPI J, TRINH C T. Activating and elucidating metabolism of complex sugars in *Yarrowia lipolytica*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2016,82(4):1334.
- [16] WANG L, YANG X, JIANG H Y, et al. Protein kinases Elm1 and Sak1 of *Saccharomyces cerevisiae* exerted different functions under high-glucose and heat shock stresses[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2022, 106(5/6):2029.
- [17] ZHANG Y, ZHANG X Y, XU Y R, et al. Engineering thermotolerant *Yarrowia lipolytica* for sustainable biosynthesis of mannitol and fructooligosaccharides[J]. *Biochemical Engineering Journal*, 2022,187:108604.