

气体发酵技术研究进展与产业化展望

马跃超¹, 岳群华², 吕子健², 佟淑环¹, 晁伟^{1*}

1 北京首钢朗泽科技股份有限公司, 北京

2 河北首朗新能源科技有限公司, 河北 唐山

马跃超, 岳群华, 吕子健, 佟淑环, 晁伟. 气体发酵技术研究进展与产业化展望[J]. 微生物学报, 2026, 66(9): 4567-4589.

MA Yuechao, YUE Qunhua, LYU Zijian, TONG Shuhuan, CHAO Wei. Advances and industrial prospects of gas fermentation technology[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2026, 66(9): 4567-4589.

摘要: 面对碳预算收紧与地缘资源博弈的双重压力, 传统制造业的发展遭遇多重瓶颈, 亟需向可持续发展模式转型。微生物气体发酵技术利用工业尾气、气化合成气以及天然气等原料, 生产绿色生物燃料、精细化学品以及微生物蛋白等多元化产品, 兼具碳利用率高、反应条件温和、环境友好等优势, 是实现温室气体资源化利用与减排的关键技术。本文系统综述微生物气体发酵技术的研究与产业化进展, 首先分析比较 3 代生物质发酵原料的应用特性与局限性, 阐明微生物气体发酵的技术优势; 其次总结不同气体发酵微生物的核心代谢途径、生长偏好与产物合成特征; 从商业化规模的角度全面梳理原料气预处理、气液传质、多级连续发酵、原位产物回收等核心工艺的技术要点、关键限制因素及其对发酵过程的影响; 同时聚焦国内外产业化案例, 详细剖析不同企业的核心菌种特性、代表性技术路线和产品结构。最后, 针对当前工业化气体发酵产业存在的技术短板和发展需求, 展望未来发展方向, 主要包括菌种性能改良、发酵设备升级、过程控制智能化和经济效益提升等方面, 旨在为微生物气体发酵技术的规模化、产业化落地提供理论参考与技术支持。

关键词: 产乙酸菌; 厌氧发酵; 工业尾气; 合成气; 气体发酵

资助项目: 国家重点研发计划(2024YFA0918100)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2024YFA0918100).

*Corresponding author. E-mail: chaowei@sgltne.com

Received: 2026-06-30; Accepted: 2026-08-08; Published online: 2026-08-18

Advances and industrial prospects of gas fermentation technology

MA Yuechao¹, YUE Qunhua², LYU Zijian², TONG Shuhuan¹, CHAO Wei^{1*}

¹ Beijing Shougang LanzaTech Technology Co., Ltd., Beijing, China

² Hebei Shoulang New Energy Technology Co., Ltd., Tangshan, Hebei, China

Abstract: Against the dual constraints of shrinking carbon budgets and geopolitical rivalry for resource supplies, traditional manufacturing is confronted with various bottlenecks and needs to transform into a sustainable development mode imperatively. Microbial gas fermentation adopts feedstocks including industrial off-gas, gasification syngas, and natural gas to produce diversified products such as green biofuels, fine chemicals, and microbial proteins. With the advantages of high carbon utilization efficiency, mild reaction conditions, and environmental friendliness, it plays a vital role in carbon resource recycling and emission reduction of greenhouse gases. This paper systematically reviews the research and industrial progress in microbial gas fermentation. First, the performance and limitations of three generations of biomass feedstocks are analyzed and compared, and the technical advantages of microbial gas fermentation are illustrated. Secondly, the core metabolic pathways, growth preferences, and product synthesis characteristics of different gas-fermenting microorganisms are summarized. For commercial application, this study comprehensively sorts out the technical characteristics and limiting factors of industrial gas fermentation processes including feed gas pretreatment, gas-liquid mass transfer, multistage continuous fermentation, and *in-situ* product recovery, as well as their impacts on the fermentation process. Meanwhile, this work reviews global and domestic industrial cases, and elaborates on the characteristics of core microbial strains, typical technical routes, and product structures of various enterprises. In addition, in view of the technical shortcomings and further development needs of industrial gas fermentation, feasible strategies are proposed, mainly including strain performance improvement, fermentation equipment upgrading, intelligent process control, and improvement of economic benefits. This review aims to provide pivotal insights into the scaled-up and industrial application of microbial gas fermentation technology.

Keywords: acetogenic bacteria; anaerobic fermentation; industrial off-gas; syngas; gas fermentation

在全球人口持续增长、工业化进程不断深化的背景下，化石资源的日渐枯竭与温室气体引发的气候变化导致传统制造业正面临来自能源配给、原料供应以及环境治理等多方面的压力^[1-2]。利用可再生原料替代化石基原料已成为全球能源结构与工业体系向可持续发展转型的必然选择^[3]。生物制造技术以酶、单一微生物细胞工厂或复合微生物菌群体系作为催化剂，利

用可再生原料生产具有高商业价值的化学品、生物材料或微生物蛋白等，为破解化石资源枯竭与环境恶化双重约束提供了一条兼具经济性与可持续性的技术路径，推动世界经济模式由依赖不断扩大规模的传统化工制造产业向小规模集成型绿色低碳产业链转型^[4-5]。

微生物气体发酵技术作为合成生物学与生物制造交叉领域的代表性技术，随着基因编辑

工具、高通量育种策略、精准发酵过程控制及装备制造技术的快速迭代, 逐渐发展并形成了包含原料预处理-工程菌株选育-发酵工艺优化-产物分离纯化-产物后加工等技术模块的完整体系; 在特定环境条件(如厌氧条件)下, 联合采用等离子体诱变、适应性进化及胞内突变元件等策略构建突变株文库, 结合生物传感器与高通量检测分析技术可实现气体发酵微生物底盘的高通量定向选育与性能优化; 同时, 成熟的核酸转化方法及多样化的基因编辑工具能够满足对该类底盘微生物的理性改造需求, 支撑高性能工程菌株的构建; 在气体发酵过程评价中, 通过智能化调配气源组成可高效模拟各类工业尾气、气化合成气或天然气原料, 并结合在线检测技术实时监测气体底物利用效率及代谢产物分布, 从而评估工程菌株在不同工业场景下的生长代谢水平与环境适应性; 进一步地, 整合多组学分析、大数据挖掘及代谢模型构建等手段可实现对微生物胞内代谢活动及工业气体发酵过程的精准预测, 为气体发酵工业微生物育种及发酵过程的精细调控提供多层次的参考

依据(图 1)^[6-8]。气体发酵技术利用工业尾气、农林副产品与生活垃圾产生的废气以及天然气等富含一碳气体(CO 、 CO_2 、 CH_4 等)的原料生产具有高经济价值的多元化产品, 包括绿色生物燃料, 如生物乙醇^[9]、可持续航空燃料(sustainable aviation fuel, SAF)^[10]、生物甲烷^[11]; 高附加值化学品, 如 3-羟基丙酸^[12]、2,3-丁二醇^[13]、正丁醇^[14]; 微生物蛋白, 如单细胞蛋白(single-cell protein, SCP)^[15]、多肽^[16]等; 以及高分子材料, 如聚羟基脂肪酸酯(polyhydroxyalkanoates, PHA)^[17]、聚乙烯^[18]等。气体发酵过程兼具反应条件温和、碳转化率高、无需复杂的原料预处理以及环境友好等优势, 在实现一碳资源化利用的同时可有效减少工业尾气及温室气体排放, 目前已成为全球生物制造领域的研究热点与产业布局重点^[19-21]。本文从微生物气体发酵的特征和优势出发, 总结不同微生物的气体发酵特性和产物结构, 并从工业化视角系统性地探讨气体发酵技术流程和限制因素, 以期可为可再生原料的绿色高值转化和微生物气体发酵的产业化落地提供理论依据。

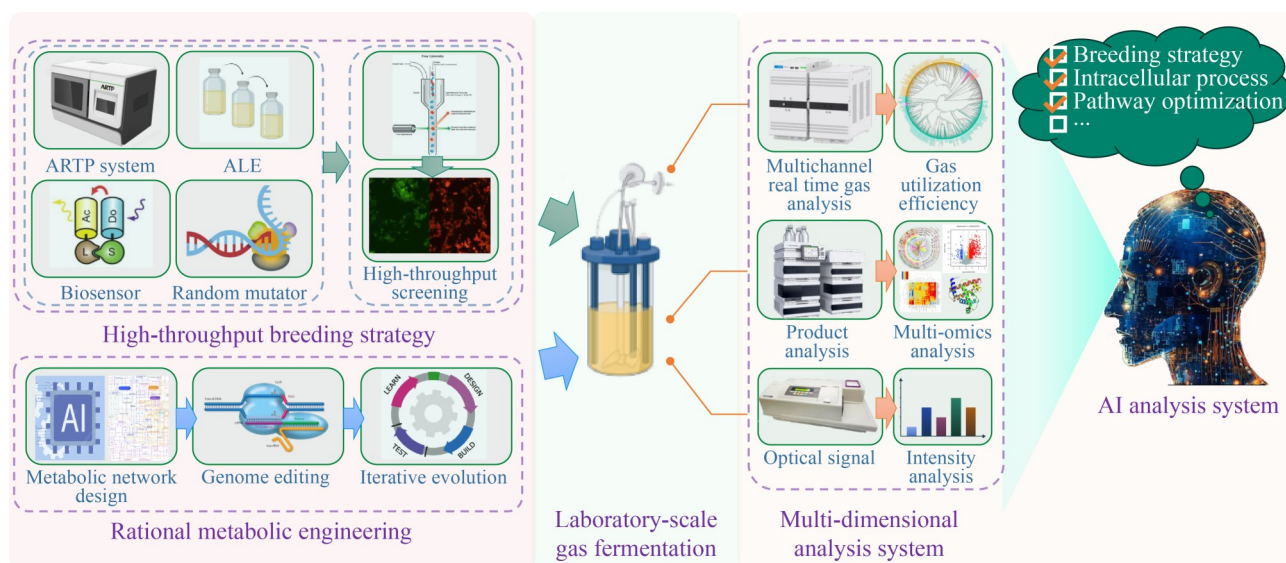


图1 气体发酵微生物育种策略及发酵性能表征

Figure 1 Microbial strain engineering strategies and performance characterization for gas fermentation. ARTP: Atmospheric and room temperature plasma; ALE: Adaptive laboratory evolution.

1 微生物气体发酵

1.1 气体发酵的优势

早期的工业生物制造过程主要以粮食或可食用的糖类为碳源,其原料包括淀粉、糖蜜、蔗糖、乳清等,这类原料主要来源于玉米、大豆、甘蔗、牛奶等产品的加工过程,不仅易于批量获取、相对廉价,还能被微生物高效利用,被称作“第一代生物质原料”,尽管其存在占用耕地、影响粮食安全等问题,此类碳源仍然是当前工业生物制造过程中最广泛使用的碳源^[22-24]。富含木质纤维素的非粮食原料(如秸秆、玉米芯残渣、木屑、能源作物等)具有糖含量高、成本低、易获得、可再生等特点,尤其在环境问题和粮食安全越来越被各国政府重视的社会环境下,被视为粮食类原料的理想替代物,因此也被称作“第二代生物质原料”^[25-26]。木质纤维素主要由纤维素、半纤维素和木质素组成,必须经过物理破碎、浸泡、脱毒、水解等预处理过程将高分子糖类聚合物转化为单糖,才能被大多数微生物利用^[27]。自然界中一些能够合成纤维素水解酶的厌氧嗜热微生物,如热解纤维梭菌(*Clostridium thermocellum*)^[28]、粪堆梭菌(*Clostridium stercorarium*)^[29]、贝氏热解纤维素菌(*Caldicellulosiruptor bescii*)^[30]等,可分泌多酶复合体,高效水解纤维素或半纤维素,并将其逐级降解成为可利用的单糖,但该类菌株无法降解木质素,导致部分碳资源未能实现资源化利用。

对含木质纤维素的材料进行气化处理可将其中包括木质素在内的绝大多数有机碳转化为一碳气体形式,进而生成含有氢气(H₂)、一氧化碳(CO)、二氧化碳(CO₂)及氮气(N₂)的混合气体,即合成气^[19,23]。相较于水解工艺,气化处理不仅能显著提升碳利用率,还具有流程更简单、成本更低廉的突出优势。微生物气体发酵利用合成气资源生产高值产物,不仅实现了可再生材料与废弃物的资源化利用,还能有效摆脱对化

石燃料的依赖、减少二氧化碳排放,而合成气的来源广泛,除木质纤维素气化以外,还包括工业尾气、煤炭气化、天然气重整以及垃圾与废渣气化等途径^[31-32]。在传统的合成气利用途径中,H₂与CO以2:1的比例经Fischer-Tropsch反应合成直链烷烃,该反应在150–350 °C、3 MPa及催化剂作用下进行,同时需要消耗一氧化碳通过水气变换反应提升氢气占比,伴随大量难以实现资源化利用的CO₂生成^[33]。与之相比,微生物气体发酵通常在37 °C、常压条件下进行,成本和能耗更低,且无需对合成气组分进行调整,碳利用率显著提高;此外,微生物催化反应的特异性更强,产物选择性高、副产物少^[19,34]。

1.2 气体发酵微生物

关于气体发酵的研究可追溯到20世纪80年代,在2008–2021年间出现爆发式增长,开始由理论研究向实际应用过渡,并逐步形成了科学且完善的技术体系^[35]。自然界中常见的一碳气体发酵微生物主要包括产乙酸菌(acetogenic bacteria)^[36]、产甲烷菌(methanogenic bacteria)^[37]和光合细菌(photosynthetic bacteria)^[38]等,其代谢过程不仅参与全球碳循环,更为温室气体减排与清洁能源开发提供了天然的生物路径。

1.2.1 自养产乙酸细菌

产乙酸菌是一类能够利用CO、CO₂、H₂等气体底物合成乙酸同时获得能量(ATP)的厌氧微生物,其核心代谢途径为Wood-Ljungdahl途径^[39]。Wood-Ljungdahl途径主要由甲基分支与羰基分支2条支路协同构成:在甲基分支中,1分子CO₂在相关酶系催化下,以四氢叶酸(tetrahydrofolate, THF)作为C1载体,逐步被还原为甲基类咕啉铁硫蛋白;在羰基分支中,另1分子CO₂则在一氧化碳脱氢酶/乙酰辅酶A合成酶催化下还原为CO,该CO进一步与甲基类咕啉铁硫蛋白、辅酶A结合,最终生成乙酰辅酶A^[40]。在产乙酸菌的代谢网络中,乙酰辅酶A是参与物质代谢与能量代谢的关键中间体,

一方面可通过合成代谢途径转化为菌体生物质；另一方面，在磷酸乙酰转移酶与乙酸激酶的依次催化下，乙酰辅酶 A 可转化为乙酸同时产生能量，而乙酸进一步经醛-铁氧还蛋白氧化还原酶、乙醇脱氢酶的催化，最终转化为乙醇^[9]。这一独特代谢机制也成为产乙酸菌利用 CO、CO₂ 和 H₂ 等气体底物合成化学品的核心基础。目前，已有多种产乙酸菌被应用于合成气发酵研究，其中包括自产乙醇梭菌(*Clostridium autoethanogenum*)、永达尔氏梭菌(*Clostridium ljungdahlii*)、伍氏醋杆菌(*Acetobacterium woodii*)和热醋穆尔氏菌(*Moorella thermoacetica*)等^[41]，不同菌种对原料气组成及发酵环境的需求差异显著，其代谢产物谱也存在明显区别(表 1)。

1.2.2 自养产甲烷细菌

产甲烷菌广泛分布于厌氧环境中，能够利用乙酸、H₂/CO₂、甲基类化合物等多种底物合成甲烷^[70]。氢营养型产甲烷菌可利用 CO₂ 和 H₂ 作为碳源和能源、以四氢甲烷蝶呤和辅酶 M 作为重要的辅酶，合成甲烷同时获得能量；而乙酸营养型产甲烷菌以乙酸为底物，通过乙酸裂解途径产生甲烷和二氧化碳，能量效率和生长速率均低于氢营养型产甲烷菌^[37]。目前，被应用于合成气发酵研究的产甲烷菌大部分属于氢营养型，例如甲烷杆菌属(*Methanobacterium*)^[57]、甲烷球菌属(*Methanococcus*)^[58]、甲烷袋状菌属(*Methanoculleus*)^[60]等。

1.2.3 光合细菌

光合细菌是一类能进行不产氧光合作用的革兰氏阴性细菌，其中红假单胞菌属(*Rhodopseudomonas*)^[63]、红小螺菌属(*Rhodospirillum*)^[64]等菌株在工业尾气处理中应用最为广泛。光合细菌胶状红长命菌(*Rubrivivax gelatinosus*)、沼泽红假单胞菌(*Rhodopseudomonas palustris*)、深红红小螺菌(*Rhodospirillum rubrum*) 3 种细菌均为不产氧光合细菌，在厌氧、光照条件下可通过卡尔文循环(Calvin-Benson-

Bassham cycle)固定 CO₂ 作为碳源，在糖、有机酸或 CO 提供电子的条件下可以合成 H₂；其中 *R. palustris* 和大部分 *R. gelatinosus* 不具备 CO 代谢能力，而 *R. gelatinosus* CBS 菌株和大部分 *R. rubrum* 可高效利用 CO 作为唯一碳源和能源合成 H₂^[61-64]。在工业尾气适配性方面，光合细菌对 CO₂ 浓度的适应性较强，尤其适合低浓度 CO₂ 尾气，如发酵尾气、食品加工尾气，CO₂ 浓度约 5%–15%，其固碳效率可达 60%–73%；但由于依赖光照，其应用场景受到严格限制，难以适配无光照的工业密闭场景^[71-72]。嗜热光合细菌橙色绿屈挠菌(*Chloroflexus aurantiacus*)^[65]和微温绿杆状菌(*Chlorobaculum tepidum*)^[66]的固碳途径既不依赖 Wood-Ljungdahl 途径，也不依赖卡尔文循环，其中 *C. aurantiacus* 在厌氧光照条件下以 CO₂ 和 H₂ 为底物，通过 3-羟基丙酸双循环^[73]固定 CO₂，部分菌株可通过一氧化碳脱氢酶氧化 CO 获取能量和还原力；*C. tepidum* 不能利用 CO，只能以 CO₂ 为唯一碳源，通过反向三羧酸循环(reverse tricarboxylic acid cycle, RTCA)^[74]固定 CO₂，该途径效率高于卡尔文循环。

1.2.4 蓝细菌

蓝细菌(*Cyanobacteriota*)又称蓝藻，是一类能进行产氧光合作用的原核生物，含叶绿素 a、藻蓝素等光合色素，广泛分布于各类自然环境中，其中鱼腥藻属(*Anabaena*)^[67]、念珠藻属(*Nostoc*)^[75]、集胞藻属(*Synechocystis*)^[68]等菌株因兼具固碳与固氮能力，在工业尾气资源化中具有独特优势。通过产氧光合作用固定 CO₂，以水为电子供体，光能为能量来源，将 CO₂ 转化为生物量，其产能效率高于不产氧的光合细菌，可适配高浓度 CO₂ 尾气(如电厂、水泥窑烟气，CO₂ 浓度 10%–30%)的处理；另一方面，部分蓝细菌(如鱼腥藻属)可形成异形胞，异形胞内的固氮酶可将工业尾气中的 N₂ 还原为氨，为自身生长提供氮源，同时实现 N₂ 的资源化利用，适配含 N₂ 的工业尾气^[38]。此外，蓝细菌无叶绿体，原核结构使其具有较强的环境适应性，可在贫

表1 气体发酵微生物

Table 1 Gas-fermenting microorganisms

Species	Substrates	$T_{\text{opt}}/^{\circ}\text{C}$	pH_{opt}	Products	References
Mesophilic acetogenic bacteria					
<i>Alkalibaculum bacchi</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	37	8.0–8.5	Acetate, ethanol	[42-43]
<i>Acetobacterium woodii</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	30	6.8	Acetate	[44]
<i>Butyribacterium methylotrophicum</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	37	6.0	Acetate, ethanol, butyrate, butanol	[45]
<i>Clostridium acetium</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	30	8.3	Acetate	[46-47]
<i>Clostridium autoethanogenum</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	37	5.8–6.0	Acetate, ethanol, acetone, isopropanol, 2,3-butanediol	[48]
<i>Clostridium carboxidivorans</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	38	6.2	Acetate, ethanol, butyrate, <i>n</i> -butanol, lactate	[49]
<i>Clostridium coskatii</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	37	5.8–6.5	Acetate, ethanol	[50]
<i>Clostridium drakei</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	25–30	3.6–6.8	Acetate, ethanol, butyrate	[51]
<i>Clostridium ljungdahlii</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	37	6.0	Acetate, ethanol, <i>n</i> -butanol, hexanol, 2,3-butanediol, lactate	[52-53]
<i>Clostridium ragsdalei</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	37	6.3	Acetate, ethanol, 2,3-butanediol, lactate	[54]
<i>Eubacterium limosum</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	38–39	7.0–7.2	Acetate, butyrate	[44]
Thermophilic acetogenic bacteria					
<i>Moorella thermoacetica</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	55	6.5–6.8	Acetate	[55]
<i>Moorella thermoacetica</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	58	6.1	Acetate	[56]
Mesophilic methanogenic bacteria					
<i>Methanobacterium formicicum</i>	CO_2/H_2	30–38	6.5–7.5	CH_4	[57]
<i>Methanococcus vannielii</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	28–37	6.5–7.2	CH_4	[58]
Thermophilic methanogenic bacteria					
<i>Methanothermobacter thermautotrophicus</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	55–65	7.0–8.0	CH_4	[59]
<i>Methanoculleus thermophilus</i>	$\text{CO}, \text{CO}_2/\text{H}_2$	50–60	6.8–7.5	CH_4	[60]
Mesophilic photosynthetic bacteria					
<i>Rubrivivax gelatinosus</i>	CO, CO_2	34	6.7–6.9	Biomass, H_2	[61-62]
<i>Rhodospseudomonas palustris</i>	CO_2	30	7.0–8.0	Biomass, H_2	[63]
<i>Rhodospirillum rubrum</i>	CO, CO_2	30	6.8	Biomass, H_2	[64]
Thermophilic photosynthetic bacteria					
<i>Chloroflexus aurantiacus</i>	CO, CO_2	50–60	7.0–8.0	Biomass, H_2	[65]
<i>Chlorobaculum tepidum</i>	CO_2	45–55	6.5–7.5	Biomass, H_2	[66]
Mesophilic cyanobacteria					
<i>Anabaena variabilis</i>	CO_2	30	7.0	Biomass, H_2	[67]
<i>Synechocystis</i> sp. PCC 6803	CO_2	30	7.0–8.0	Ethanol, isobutanol, sucrose, fatty acids, biomass, H_2	[68]
Thermophilic cyanobacteria					
<i>Thermosynechococcus elongatus</i>	CO_2	50–57	7.5–8.5	Biomass, H_2	[69]

瘠、高盐、高温等极端环境中生长,能够耐受工业尾气中的微量有毒杂质(如重金属离子、微量 CO),适合复杂工业尾气场景的应用^[76]。

1.3 气体发酵过程

1.3.1 原料气的来源、杂质成分和预处理过程

工业气体发酵的底物来源极为广泛,主要包括工业尾气(钢铁工业尾气、合金冶炼尾气、煤化工尾气等)、气化合成气(木质纤维素制备合成气、煤炭气化合成气、餐厨垃圾制备沼气等)、天然气以及大气中的一碳气体等,其中工业尾气的 CO₂ 排放量约占全球人为 CO₂ 排放总量的 30%^[77]。工业尾气中富含 CO (10%–70%)、CO₂ (5%–20%)、H₂ (10%–60%)等可被微生物利用的碳源与能源物质,具备良好的发酵应用潜力,但未经净化的工业尾气含有多种有害组分,这类杂质含量较低,却会严重抑制微生物的生长与代谢过程;与此同时,有害组分还会引发设备腐蚀、管道结垢堵塞、催化剂中毒等问题,造成发酵体系运行状态不稳定,甚至危及整套发酵系统的运行安全^[78–79]。

工业尾气中常见的杂质包括焦油、不饱和烃、含氮化合物、硫化物、卤化氢、微量金属等,此外,针对严格厌氧发酵过程还需去除氧气。其中,焦油指分子量大于苯的所有有机化合物,是工业尾气中含量最高的污染物;常见的不饱和烃杂质有 C₂H₂ 和 C₂H₄ 等;含氮化合物以 NH₃ 为主,其次为 HCN;硫化物主要为 H₂S 以及少量的 COS;卤化物主要为 HCl 和 HF;痕量金属以 Na、K 等碱金属为主;不同来源的工业尾气中的杂质组分和浓度差异显著^[31]。工业尾气净化技术主要分为冷煤气净化技术和热煤气净化技术。冷煤气净化技术在室温或更低温度下进行,技术成熟、可靠性高、污染物去除效果好,是工业常用的气体净化手段,根据其工艺特点又进一步分为湿法净化和干法净化,其中湿法净化工艺应用更广泛,主要

依靠水洗塔、吸附塔以及脱氧塔等设备,根据杂质的物理或化学性质进行有针对性地去除(图 2A)^[80]。气体降温过程是造成能效损失的重要因素之一,微生物发酵过程温度通常需要维持在 30–37 °C,原料气进入反应器之前需要通过换热装置进行冷却,而一些嗜热微生物如热醋穆尔氏菌(*M. thermoacetica*)^[55]、热自养穆尔氏菌(*M. thermoautotrophica*)^[81]的发酵温度可提高到 60–65 °C,不仅有利于降低原料气和反应器的冷却能耗,还可实现低沸点产品的高效回收,有助于减少染菌风险。

在工业化气体发酵过程中,原料气经过除尘、水洗、吸附、脱硫、脱氧等预处理工序,经由喷射器和微孔曝气器以微气泡的形式进入反应器,通过减小气泡体积的方式提高气液传质速率,再利用多相泵驱动发酵液与原料气的混合物在环状管路中循环,代替传统的搅拌^[82]。未被充分利用的 CO、H₂ 与副产 CO₂ 随尾气排出反应器,若直接将尾气回灌反应器则会导致 CO₂ 和惰性气体如 N₂ 的积累、降低发酵效率;利用水洗脱除 CO₂ 后再回流反应器,既可充分利用尾气中的 CO 和 H₂,又有效地避免了 CO₂ 累积,CO/H₂ 总转化率可提高至 90%–98%^[83]。此外,发酵尾气还可与新鲜的营养液进行物质交换,对新鲜营养液进行脱氧处理,同时回收未充分利用的原料气以及随着尾气逃逸的产物^[84]。

1.3.2 气-液传质速率与原料气溶解度对气体发酵的影响

在气体发酵过程中,底物利用率受气-液传质速率、气体溶解度、气体组分及分压等多方面的影响,提高气-液传质速率或气体溶解度在一定程度上有助于提高气体底物的利用率、促进微生物的细胞生长和产物合成(图 3)^[85]。在 *C. autoethanogenum* 以 CO 为底物生产乙醇的发酵过程中,CO 供应受限会导致碳源与还原力供应不足,前体物乙酸难以转化为乙醇,不仅影响产物选择性,未解离态的乙酸还对细胞具有

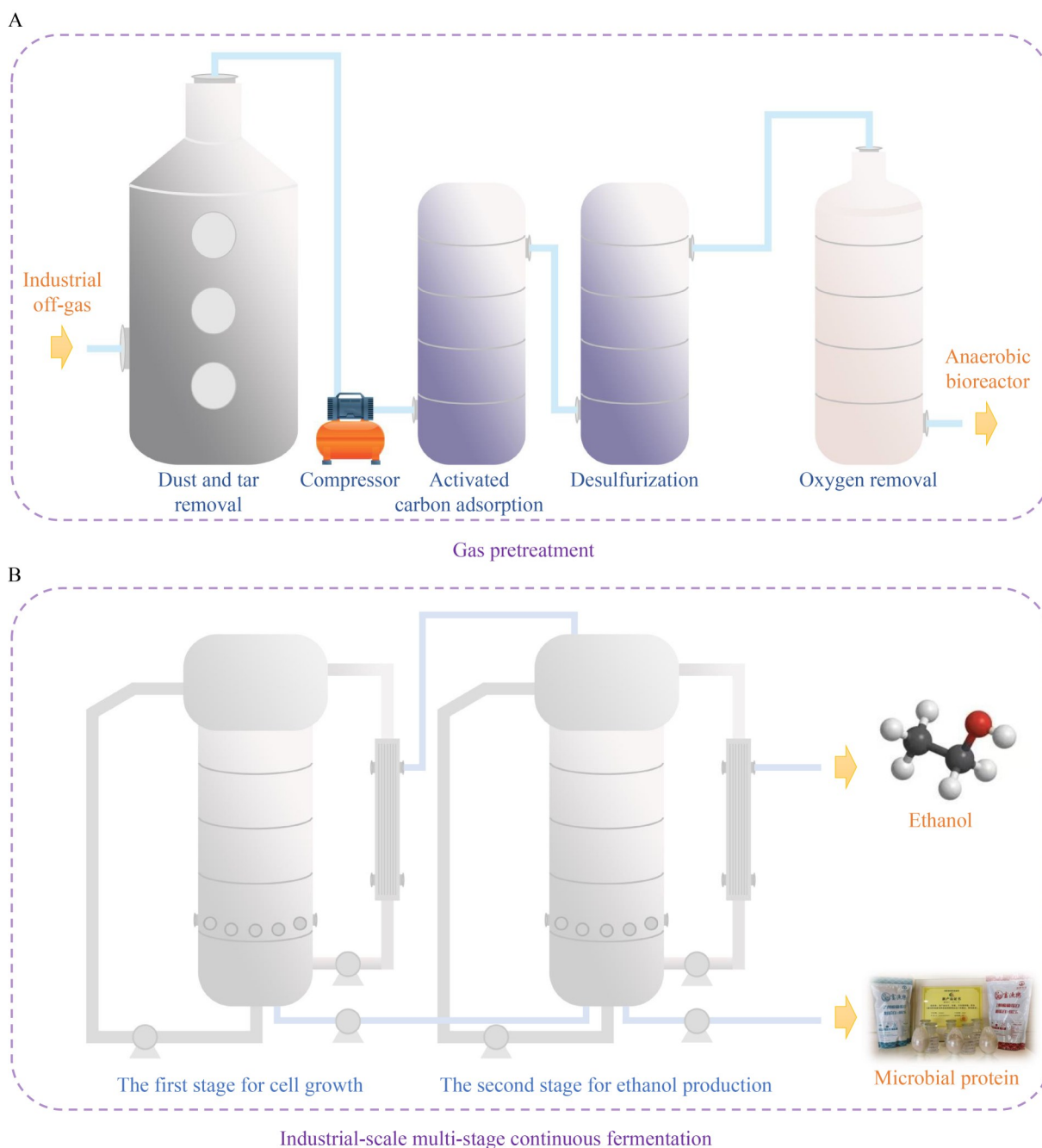


图2 工业化气体发酵过程

Figure 2 Schematic diagram of industrial-scale gas fermentation process. A: Gas pretreatment process; B: Multi-stage continuous fermentation process.

一定的毒性，抑制细胞的生长和代谢^[86]；当 CO 供应水平进一步降低时，Wood-Ljungdahl 途径甲基分支的第一步反应产物甲酸无法被及时地还原为甲酰基-THF，进而导致该通路被阻断，

造成甲酸大量积累的同时，生物量和产物合成水平均显著下降^[87]。通过提高搅拌功率或增加原料气注入量的方式可减小气泡体积以增加气液接触面积，并且延长气泡在液体中的停留时

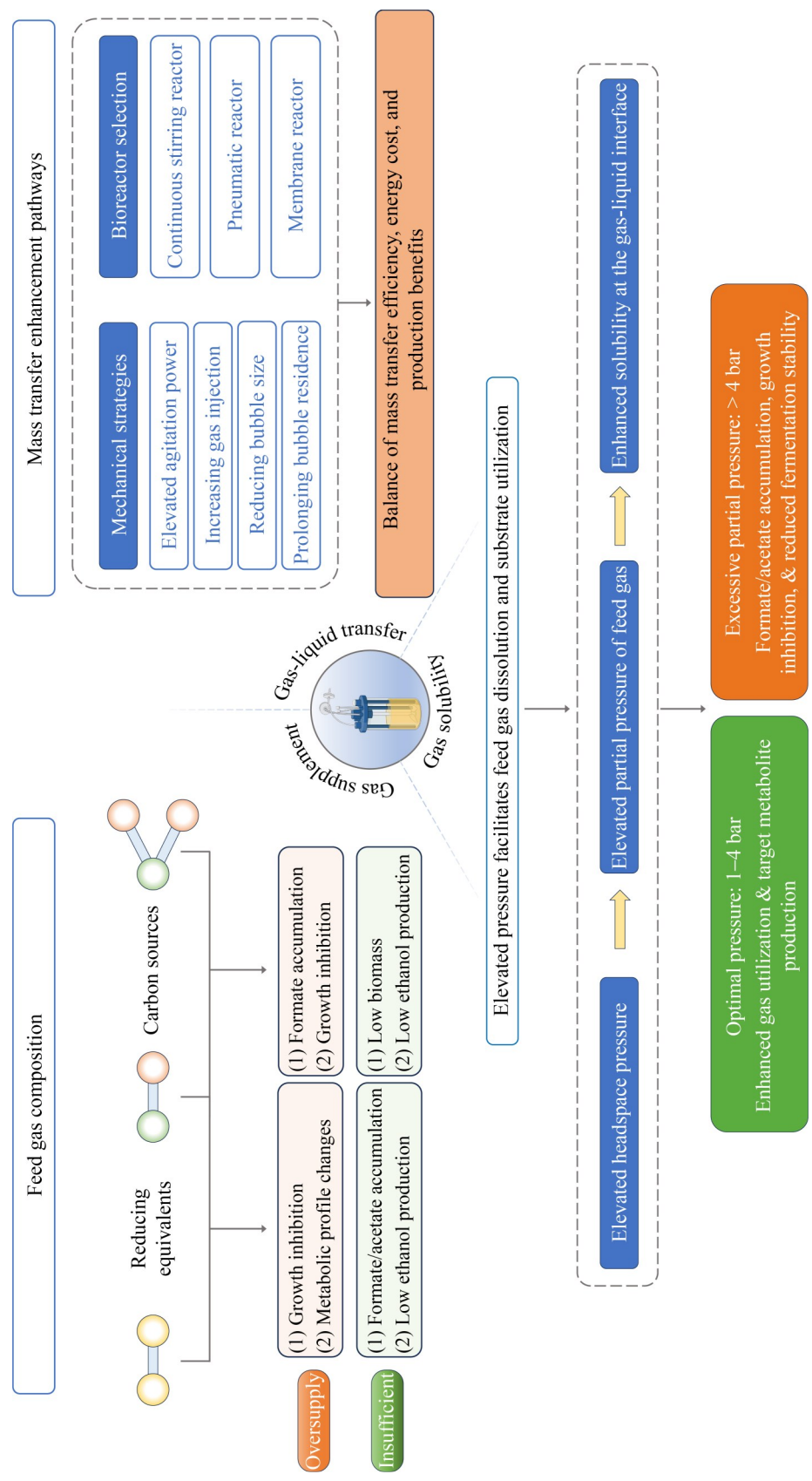


图3 气-液传质速率与原料气溶解度对气体发酵的影响

Figure 3 Effects of gas-liquid mass transfer rate and feed gas solubility on gas fermentation.

间,从而提高气-液传质系数(k_La),但是对于大规模或低价值产品的生产而言,该方式缺乏经济适用性^[88]。根据不同的发酵规模、菌种特性、产物性质等因素,可选用不同的生物反应器,例如连续搅拌反应器(continuous stirred tank reactor, CSTR)、气动式反应器(鼓泡塔反应器和气升式反应器)以及生物膜反应器等,从而实现传质效率、能耗成本及生产效益之间的平衡^[89]。

提升原料气溶解度是提高气体底物利用率的另一途径,可通过提高发酵压力或目标气体分压实现。适度地提高发酵压力(0.1–0.4 MPa)有利于提高底物利用率和产物合成速率,通常可采用梯度提升或者先积累生物量后提升压力等方式;对于组分复杂的气体底物,提高发酵压力可能会导致细胞生长受到抑制或代谢产物偏移,例如合成气中的 CO_2 或 H_2 的分压过高不仅抑制细胞生长,还会导致甲酸、乙酸等副产物的大量积累^[90]。Stoll 等^[91]利用高压反应器测试 *C. ljungdahlii* 在最高压力 0.7 MPa 环境下利用合成气的发酵过程,当压力提高到 0.4 MPa 时获得最高的生物量和乙酸产量,但是当压力进一步提高到 0.7 MPa 时发酵稳定性显著下降。Perret 等^[92]在 *C. ljungdahlii* 以合成气为底物的连续发酵过程中,以恒定体积的方式注入 H_2 、以恒定质量的方式注入其他气体组分,逐渐将反应压力由常压提高到 0.4 MPa,在此过程中 H_2 利用率和乙醇产率在 H_2 分压达到 0.152 MPa 时达到最大值,但在此之后随着压力的提升而下降,相反地,乙酸产率随着压力的提升而增加。在一项利用 *A. woodii* 工程菌株以 H_2 和 CO_2 为底物合成丙酮和乙酸的高压发酵实验中,当 CO_2 的分压为 0.3 MPa 时会产生高浓度的碳酸氢盐(HCO_3^-),抑制细胞生长且产物以甲酸为主;而使用 N_2 代替 CO_2 将其分压降低到 0.03 MPa 时甲酸不再积累,丙酮和乙酸恢复为主要产物^[93]。此外,长期的高压培养环境也会改变微生物代谢特征,Ebel 等^[94]在 0.35 MPa 的环境下对 *C. ljungdahlii* 进行了 550 h 的连续培养,观测到

乙醇产量下降、乙酸产量升高,推测是由于细胞在长期承受环境压力的状态下死亡率升高、底物吸收率降低、还原浓度降低,因此通过减少乙醇产量来调整代谢,以维持生物量并节省能量。综上所述,利用适当的方式在一定程度上提升气体发酵系统的压力有利于提升底物利用效率、促进产物合成,但相对于化学催化过程而言,微生物发酵过程的反应压力提升空间较小,通常以 0.3–0.4 MPa 为极限;另外,由于气体底物的组分复杂,各组分的分压变化可能对发酵过程产生不同的影响,导致代谢产物的选择性或发酵过程的稳定性下降。

1.3.3 多级连续发酵和原位产物回收技术

利用工业尾气发酵合成化学品如乙醇、丙酮、丁醇等,其发酵产物浓度远低于粮食发酵产物浓度,导致产物分离提取成本显著增加。以乙醇为例,其自身热值约为 21.2 MJ/L,当发酵液中的乙醇浓度为 20–30 g/L 时分离提取所需能耗占比极高,只有进一步提升发酵产物浓度才能实现合理的能源投入回报比(energy return on investment, EROI)^[95]。一些代谢产物对于微生物的生长代谢具有抑制作用,不同于气态发酵产物(如异丁烯、丁二烯等),液态发酵产物会在发酵液中持续积累,毒性随着产物浓度提升而增强。采用连续发酵的方式,通过持续地补充新鲜营养液,维持液位平衡同时洗脱部分代谢产物,可降低代谢产物的浓度从而减少毒性^[96]。通常情况下,在单级反应器连续发酵过程中产物难以积累至较高浓度,主要是由于细胞生长与代谢产物合成所需的最适条件存在差异,单级连续发酵难以同时满足二者的需求;而多级连续发酵可在不同的反应器中设置差异化的培养条件,满足生物量快速积累和代谢产物高效合成对环境的不同需求;在此基础上,利用膜循环或离心等技术在洗脱代谢产物的过程中回收具有代谢活性的细胞,可进一步提高多级连续发酵过程的生物量,提升产物合成效率(图 2B)^[97]。在连续发酵过程中,新鲜营养液的

添加速率、发酵液的外排速率需根据细胞的生长和代谢状态进行精确调控,当发酵液的外排速率超过蒸馏工段的最大处理能力时,未及时进行产物分离的发酵液会被导入储罐进行短期储存;储罐环境缺乏气源提供的底物和还原力,但由于细胞仍具备部分代谢活性,易将乙醇氧化为乙酸,导致乙醇收率下降;通过对储罐中的发酵液进行短时升温、惰性气体(如 N_2)吹扫或快速泄压闪蒸处理可有效阻断乙醇氧化^[98]。

原位产物回收(*in-situ* product recovery, ISPR)技术可在发酵过程中实时地从发酵液中分离出目的产物,从而减轻抑制作用、提高产率。ISPR 技术包括气提、真空发酵、渗透蒸发、液-液萃取、渗透萃取和吸附等,可应用于乙醇、丙酮以及丁醇等沸点较低、具有一定挥发性的液体产物的发酵过程,有利于提升底物利用率、产量和生产速率^[99]。然而,该技术的局限性在于产物分离系数普遍偏低,需要发酵液中的代谢产物浓度达到一定标准才能获得可观的能源投入回报比^[100]。Ezeji 等^[101]在拜氏梭菌(*Clostridium beijerinckii*)的发酵过程中应用气提技术,利用贯穿发酵液的气流作为载体进行产物分离,再通过冷凝回收产物,产物合成速率和转化率分别提高了 200% 和 118%,但气流携带的产物浓度较低(约 1.7 mg/L),冷凝负荷极

高;同时为了维持气体流量,压缩机的能量消耗也会显著增加运营成本。Mariano 等^[102]利用真空发酵技术,通过降低反应器内部压力,使低沸点的产物“沸腾”从而移除代谢产物,丁醇的移除效率较气提技术提高了约 10 倍;以此为基础,循环真空发酵技术采用周期循环制造真空环境的方式,在一个周期内先将代谢产物浓度累积到某个阈值,再利用真空负压移除部分代谢产物,在连续发酵过程中重复该循环,相对于持续制造真空环境的方式可有效降低能耗^[103]。

2 气体发酵工业化案例

现阶段,国内外研究机构和生物制造企业已围绕气体发酵的菌种选育、原料预处理、发酵过程调控及产物回收等关键单元开展了系统性的研究,涌现出多款商业化落地项目,证实了气体发酵技术的工业化可行性与应用价值(表 2)。全球气体发酵领域产业化先行者 LanzaTech、Synata Bio (原 Coskata)和 Ineos Bio 等作为行业早期标杆企业,依托差异化菌种资源适配不同来源的工业尾气,生产绿色生物燃料和微生物蛋白,其相关技术均已在我国实现规模化落地投产。下文围绕典型产业化项目展开案例剖析,梳理产业发展制约短板。

表2 代表性气体发酵商业化项目

Table 2 Representative commercial projects of gas fermentation

Representative enterprises	Project names (locations)	Start-up years	Strains	Gas sources	Products and capacities
LanzaTech/Beijing	Hebei Shoulang P1 (Hebei Province, China)	2018	<i>C. autoethanogenum</i>	BOFG	Ethanol 45 kt/a SCP 5 kt/a
Shougang Langze	Hebei Shoulang P2 (Hebei Province, China)	2026	<i>C. autoethanogenum</i>	Mixed gas of COG and BOFG	Ethanol 15 kt/a SCP 750 t/a
	Shoulang Ji yuan (Ningxia Hui Autonomous Region, China)	2021	<i>C. autoethanogenum</i>	SiMn alloy SAF off-gas	Ethanol 45 kt/a SCP 5 kt/a
	Ningxia Binze (Ningxia Hui Autonomous Region, China)	2022	<i>C. autoethanogenum</i>	SiMn alloy and SiC metallurgical off-gas	Ethanol 60 kt/a SCP 6.6 kt/a

(待续)

(续表2)

Representative enterprises	Project names (locations)	Start-up years	Strains	Gas sources	Products and capacities
	Guizhou Jinze (Guizhou Province, China)	2023	<i>C. autoethanogenum</i>	Mn-based alloy off-gas	Ethanol 60 kt/a SCP 6.6 kt/a
	ArcelorMittal Steelanol (Ghent, Belgium)	2023	<i>C. autoethanogenum</i>	BFG	Ethanol 64 kt/a
	Panipat Refinery Plant (Haryana, Panipat, India)	2023	<i>C. autoethanogenum</i>	FCC unit off-gas	Ethanol 33.5 kt/a
	MSW-to-Ethanol (Iwate, Kuji City, Japan)	2026	<i>C. autoethanogenum</i>	Municipal solid waste gasification syngas	Ethanol 20 t/d
Synata Bio/ Sylonto	Project Lighthouse (Madison, PA, USA)	2009	<i>C. coskatii</i>	Gasification syngas	Ethanol 120 t/a
	Sylonto (Henan Province, China)	2025	<i>C. coskatii</i>	CTM off-gas	Ethanol 50 kt/a SCP 4.3 kt/a
Ineos Bio/ Jupeng Bio	Indian River BioEnergy Center (Vero Beach, Indian River County, FL, USA)	2013	<i>C. ljungdahlii</i>	Biomass gasification syngas	Ethanol 24 kt/a Power 6MW
	Shanxi Bioethanol (Shanxi Province, China)	2021	<i>C. ljungdahlii</i> <i>A. woodii</i>	Coal-based synthetic oil off-gas	Ethanol 20 kt/a SCP 4 kt/a
	Yitai-Jupeng (Inner Mongolia Autonomous Region, China)	In progress	<i>C. ljungdahlii</i> <i>A. woodii</i> <i>M. thermotrophicus</i> <i>M. marburgensis</i>	Decarbonization unit off-gas	Ethanol 100 kt/a SCP 20 kt/a Methane 10 Mm ³ /a
Nanjing Gasgene	10 t gas fermentation unit (Henan Province, China)	2024	<i>C. ljungdahlii</i>	CTM off-gas	Ethanol 10 t/a
	50 000 t gas fermentation unit (Xinjiang Uygur Autonomous Region, China)	In progress	<i>C. ljungdahlii</i>	Industrial off-gas	Ethanol 50 kt/a SCP 12 kt/a
Solar Foods	Factory 01 (Vantaa, Finland)	2024	<i>Xanthobacter</i> sp.	Atmospheric CO ₂ /electrolytic H ₂	SCP 160 t/a
	Factory 02 (Lappeenranta, Finland)	In progress	<i>Xanthobacter</i> sp.	Atmospheric CO ₂ /electrolytic H ₂	SCP 12.8 kt/a
GTLB	GTLB Sichuan Weiyuan P1 (Sichuan Province, China)	In progress	<i>M. thermoacetica</i> <i>Yarrowia lipolytica</i>	Steel industry off-gas	SCP 10 kt/a
Calysta	Calysseo (Chongqing City, China)	2023	<i>Methylococcus capsulatus</i>	Natural gas	SCP 20 kt/a
Beijing Deliangyuan	DLY Sichuan Weiyuan pilot (Sichuan Province, China)	2026	<i>M. trichosporium</i> <i>M. extorquens</i> <i>M. glucosotrophus</i>	Shale gas	SCP 256 t/a
	DLY Sichuan Weiyuan P1 (Sichuan Province, China)	In progress	<i>M. trichosporium</i> <i>M. extorquens</i> <i>M. glucosotrophus</i>	Shale gas	SCP 20 kt/a

BOFG: Basic oxygen furnace gas; COG: Coke oven gas; SAF: Submerged arc furnace; BFG: Blast furnace gas; FCC: Fluid catalytic cracking; CTM: Coal-to-methanol; SCP: Single-cell protein.

2.1 利用工业尾气合成化学品的代表企业及案例

2.1.1 LanzaTech 和首钢朗泽——钢铁工业尾气发酵制乙醇

起源于新西兰的 LanzaTech, 是全球最早开展工业气体发酵技术与产业化布局的科创企业, 目前已形成完整且成熟的工业气体发酵菌种构建、发酵过程调控和规模放大等核心技术体系。该企业自主研发的碳捕获与转化(carbon capture and transformation, CCT)生物制造技术可实现工业尾气中碳资源的定向资源化转化, 高效生产生物乙醇、微生物蛋白、可持续航空燃料、绿色乙烯等一系列高附加值低碳产品, 同步实现规模化碳减排与碳资源产业化增值。该企业的合成气制乙醇核心技术为全球首个完成工业化、规模化落地的气体发酵碳转化工艺, 相较于传统乙醇生产技术, 该工艺有效摆脱了传统产业对粮食资源、土地空间及化石原料的高度依赖。LanzaTech 的核心技术依赖于可利用 CO、CO₂ 和 H₂ 合成乙酸和乙醇的乙醇梭菌(*Clostridium autoethanogenum*)^[104]。LanzaTech 以野生型菌株 *C. autoethanogenum* DSM 10061 作为出发菌株, 利用适应性进化(adaptive laboratory evolution, ALE)策略, 将乙酸合成、能量合成与细胞生长速率相关联进行驯化和筛选, 首先获得了 CO 利用率和生长速率显著提高的菌株 *C. autoethanogenum* DSM 19630^[105]。经过迭代选育, 获得了气体发酵性能进一步提升的菌株 *C. autoethanogenum* DSM 23693, 其单位菌体 CO 利用率不低于 1 mmol/(L·min)、乙醇产率不低于 2 g/(L·d), 满足工业化指标需求; 基因组测序显示, 在其染色体上的 F₁F₀ ATP 合酶(F₁F₀ ATP synthase)操纵子的启动子、Rnf 复合体(Rnf complex)操纵子的启动子以及 Wood-Ljungdahl 途径相关基因等区域发现的碱基突变可能与其特殊性状的形成相关^[106]。LanzaTech 的厌氧发酵技术为工业尾气

碳资源化利用与低碳生物制造产业发展提供了全新的技术路径与产业化范式, 目前已完成全球化产业布局, 与中国、比利时、印度、日本等多个国家的龙头企业开展深度产业化合作, 建成并投运多项商业化标杆项目。

北京首钢朗泽科技股份有限公司(以下简称“首钢朗泽”)是国内工业尾气生物发酵碳转化领域的先导企业, 也是 LanzaTech 实现技术规模化落地与持续迭代升级的战略合作伙伴。2012 年, 双方于河北曹妃甸首钢京唐钢铁基地内联合建成并投运全球工艺流程最完备的年产 300 t 煤气制乙醇中试装置, 系统性地完成了合成气净化、乙醇梭菌发酵、产物分离、系统自动控制等全流程工艺验证, 有效攻克了工业尾气杂质干扰、菌种工业环境适配性弱、发酵体系稳定性不足等行业共性技术难题; 2017 年, 全球首套基于钢铁工业尾气生物发酵制备燃料乙醇的商业化项目——河北首朗一期项目建成投产, 实现了工艺流程完整性、系统运行稳定性与生产规模化的全方位突破^[107]。该项目首次实现基于合成生物学的气体发酵碳转化技术从实验室基础研究走向工业化应用, 证实了该技术体系的工业化可行性, 为钢铁、冶金、化工等高碳排放行业的低碳转型提供了可推广、可落地的产业化方案。依托核心技术优势, 首钢朗泽在河北、宁夏、贵州共建立 4 个规模化生产基地, 包括河北首朗一期项目、首朗吉元、宁夏滨泽、贵州金泽, 形成年产 21 万 t 乙醇、2.3 万 t 微生物蛋白的稳定产能。

2026 年 6 月, 河北首朗二期项目——“含 CO₂ 工业尾气生物合成无水乙醇及微生物蛋白项目”正式投产, 该项目为全球首个依托含 CO₂ 工业尾气实现无水乙醇生物合成的万吨级示范工程。区别于依赖高浓度 CO 的一代技术, 二代技术以首钢京唐公司的焦炉煤气和转炉煤气为原料进行混配, 获得 H₂/CO 比例约为 3:1 的混合气, 主要成分包括 H₂ (45.5%)、CO (15.1%)、CO₂ (6.2%)、CH₄ (18.9%)、N₂ (12.1%)、H₂O

(2.0%), 可在常温低压的条件下直接利用工业尾气中的 CO_2 , 固碳效率由 33% 提升至 93.5%。该项目已于 2024 年 3 月成功入选国家发展改革委《绿色低碳先进技术示范项目清单(第一批)》, 获批 2024 年第二批国家发展改革委节能降碳专项中央预算资金 5 000 万元, 并纳入 2024 年河北省重点建设项目名录。项目全面投运后, 可实现年产 1.5 万 t 无水乙醇与 750 t 微生物蛋白的生产规模。

比利时的 ArcelorMittal Steelanol 项目是 LanzaTech 在欧洲落地的首个、也是目前规模最大的钢铁工业尾气生物发酵碳转化商业化项目, 由 LanzaTech 联合安赛乐米塔尔(ArcelorMittal)、普锐特冶金技术(Primetals Technologies)以及 E4tech 联合建设, 2023 年 11 月投产运行。Steelanol 项目以根特(Ghent)钢厂高炉煤气为原料, 主要成分包括 CO (20%–25%)、 CO_2 (20%–25%)、 N_2 (50%–55%)、 H_2 (2%–4%), 依托改良型乙醇梭菌发酵体系将尾气中的 CO 、 H_2 等组分高效转化为生物乙醇, 年产量 8 000 万 L (约 6.4 万 t), 每年可直接削减碳排放约 12.5 万 t。

印度石油 Panipat 炼油厂项目, 是 LanzaTech 与印度石油公司 (Indian Oil Corporation, IOC) 的核心合作项目, 2023 年 9 月投产运行, 是印度首个、南亚唯一的炼油工业尾气生物发酵制乙醇商业化设施。该项目以 Panipat 炼油厂的催化裂化(fluid catalytic cracking, FCC)装置尾气为原料, 主要成分包括 CO (10%–15%)、 CO_2 (5%–10%)、 H_2 (30%–40%)、 CH_4 (2%–5%)、 N_2 (30%–40%), 通过 LanzaTech 的乙醇梭菌发酵技术转化为燃料乙醇, 年产量 4 000 万 L (约 3.35 万 t)。

城市固体废弃物 (municipal solid waste, MSW) 制乙醇示范项目是 LanzaTech 与日本积水化学(Sekisui Chemical)合作的示范项目, 该项目落地于日本岩手县(Iwate)久慈市(Kuji), 2022 年 4 月投产运行, 设施规模为商业级装置的 1/10, 利用城市垃圾产生的合成气作为原料, 经过乙

醇梭菌发酵转化为燃料乙醇, 日产量约 20 t。

2.1.2 Coskata、Synata Bio 以及 Sylonto-煤化工合成气发酵生产乙醇

Coskata 于 2005 年成立于美国伊利诺伊州, 主要经营项目为利用合成气制备乙醇、丙醇、丁醇等化学品, 所使用的菌株为企业自主选育的 *C. coskatii* PS02, 与经典的食气梭菌 *C. ljungdahlii*、*C. autoethanogenum* 相似度分别达到 99.86% 和大于 99.27% 的水平, 在气体自养发酵过程中仅需添加化学限定培养基成分, 不依赖酵母粉、玉米浆等有机碳源/氮源^[108]。Coscata 利用自主设计的厌氧生物膜反应器进行气体发酵, 微生物在中空纤维膜表面自发形成稳定生物膜, 原料气通过无气泡的跨膜渗透扩散直接接触生物膜菌体表面, 液相区不断流入新鲜的厌氧发酵培养液将产物带出反应器, 该设计可有效地改善气液传质效率、提高气体底物利用率, 同时实现连续采出、减少产物抑制^[109]。

Synata Bio 于 2015 年成立并收购了 Coskata 公司的核心技术, 在乙醇产品的基础上进一步开发了中链化学品, 如 2,3-丁二醇、异丁醇等^[110]。2022 年底, Synata Bio 与河南能源集团旗下的河南龙宇煤化工有限公司等企业共同成立了河南赛龙图生物科技有限公司(Sylonto), 并建成了全球首套煤化工合成气生物发酵产无水乙醇的工业化项目, 以煤化工尾气为原料, 设计年产能 5 万 t 化学级乙醇, 同时设计了一套基于合成气流速、组分、微生物种群浓度、合成耗时等多维度数据的智能调控系统, 实现无人干预下的发酵工艺自主优化^[111]。

2.1.3 Ineos Bio 和巨鹏生物——气化合成气生产乙醇和甲烷

总部位于瑞士的英力士生物(Ineos Bio)专注于以非食品生物质及各类固体废弃物为原料, 转化制备生物燃料与城市电力。该企业采用热化学气化-微生物发酵两步法转化工艺: (1)通过高温热化学气化, 将建筑废料、城市固体废弃

物、农林废弃物等多元原料转化为富含 CO 、 H_2 、 CO_2 的合成气^[112]；(2)通过食气微生物发酵技术，利用永达尔氏梭菌(*C. ljungdahlii*)将合成气转化为乙醇^[113]。2011 年，Ineos Bio 与 New Planet Energy 联合建成印第安河生物能源中心，该项目为全球首个商业化规模合成气发酵制纤维素乙醇生物炼制厂，年可处理可再生生物质原料 25 万 t，年产纤维素乙醇 2.4 万 t、联产电力 6 MW；目前已成功实现植物园林垃圾、柑橘废料、橡树木、松木及废弃托盘木材等多类废料的高效转化。

2017 年，巨鹏生物科技有限公司(Jupeng Bio)完成对 Ineos Bio 全部技术与资产的整体收购，整合其全套合成气发酵知识产权与产业化经验，在山西建成煤化工尾气生物发酵制燃料乙醇示范工程并实现稳定运行，是全球唯一同时拥有气化合成气制备、合成气发酵以及菌体蛋白产业链的企业。该企业自主研发了永达尔氏梭菌和伍氏醋杆菌(*Acetobacterium woodii*)双菌耦合气体发酵技术，可高效转化 CO/CO_2 ，乙醇选择性超过 98%、碳转化率可达 97.5%；此外，该企业进一步开发热自养甲烷热杆菌(*Methanothermobacter thermautotrophicus*)、马堡甲烷热杆菌(*Methanothermobacter marburgensis*)等产甲烷古菌为核心的生物转化路线，以 CO_2 为碳源、绿氢为电子供体发酵制备绿色甲烷，实现碳资源近零排放利用^[114]。

2.1.4 其他气体发酵生产化学品的企业及案例

南京食气生化科技有限公司成立于 2023 年，总部位于南京市，核心团队来源于中国科学院合成生物学重点实验室，拥有成体系的食气梭菌基因编辑技术，自主研发工程菌株利用工业尾气合成乙酸、乙醇、丁酸、丁醇以及酯类产品等^[115-116]。除了生产化学品以外，南京食气生化科技有限公司还利用自主分离的毕赤酵母(*Komagataella phaffii*) GG7 以高浓度甲醇或甲醇与乙酸、乙醇的混合物作为碳源，在好氧条件

下发酵生产单细胞蛋白^[117]。将食气微生物的厌氧发酵和酵母菌的好氧发酵进行偶联，充分利用食气微生物的固碳优势和酵母菌的碳源耐受性强和蛋白产量高的优势，实现利用工业尾气高效生产化学品和单细胞蛋白。

天然的嗜热产乙酸菌如热醋穆尔氏菌(*M. thermoacetica*)和热自养穆尔氏菌(*M. thermoautotrophica*)可在高温(55–60 °C)条件下生长并通过 Wood-Ljungdahl 途径固定 CO_2 合成乙酸。相对于常温发酵，高温发酵有利于减少染菌风险、提高传质效率、降低冷却能耗，提高发酵稳定性的同时降低生产成本。总部位于丹麦的 Again Bio 拥有全球首套绿电、绿氢、工业 CO_2 全链条碳负气体发酵商业设施，Again Bio 联合丹麦技术大学(Danmarks Tekniske Universitet, DTU)通过对热醋穆尔氏菌和热自养穆尔氏菌进行定向基因编辑，敲除了芽孢形成相关的基因 *spo0A* 并对转录调控蛋白 SinR 进行了定点突变，获得的工程菌株表现出更短的延迟期和显著提升的生长速率，可从休眠态快速恢复代谢活性，解决工业接种延迟问题；经过基因改造的热醋穆尔氏菌和热自养穆尔氏菌可利用未经预处理的工业尾气为底物，消纳绿氢合成乙酸及其衍生产品^[118]。

Phytonix 拥有全球首个利用经过基因编辑的光合细菌以 CO_2 和水为底物、以阳光为能源合成正丁醇的授权专利；光合细菌可通过卡尔文循环利用光能固定 CO_2 ，经过改造的工程菌株引入了来源于梭菌属丙酮丁醇梭菌(*C. acetobutylicum*)、拜氏梭菌(*C. beijerinckii*)、糖丁醇丙酮梭菌(*C. saccharoperbutylacetonicum*)等微生物的丁醇合成途径，可利用卡尔文循环的中间代谢物 3-磷酸甘油酸、3-磷酸甘油醛、6-磷酸果糖或 1,6-二磷酸果糖作为前体物，利用光合作用过程获得的还原力(NADPH)和能量(ATP)合成丁醇，相对于产乙酸菌的 Wood-Ljungdahl 途径，该过程不需要消耗 H_2 提供还原力^[119]。

2.2 乙醇衍生产物的开发

乙醇作为绿色基础化工原料, 可通过化学催化、生物合成等方式进一步开发为可持续航空燃料(sustainable aviation fuel, SAF)、化工中间体、精细化学品、高分子材料等衍生产品^[120]。Uddin 等^[121]通过技术经济分析(techno-economic analysis, TEA)与生命周期评价(life cycle analysis, LCA), 发现原料是决定 SAF 减排成本的核心, 相较于使用传统的化石原料生产航空燃料, 利用可再生原料生产的乙醇制航空燃料(ethanol to jet, ETJ)可减排 77%, 而利用粮食乙醇生产的 ETJ 仅减排 22%。乙醇经化学催化脱水可转化为乙烯, 后者是重要的化工中间体, 利用微生物厌氧发酵与化学合成相结合的方法可实现将工业尾气转化为乙烯^[122]。Scientific Design (原 Halcon 公司)开发的硅铝基专用催化剂 SynDol, 在 350–450 °C、常压环境下利用固定床反应器可催化 95% 生物乙醇或合成乙醇生成乙烯^[123]。日本住友化学(Sumitomo Chemical)开发了乙醇、丙酮一步重组制备丙烯技术, 与传统合成路径相比, 跳过了乙烯中间体、减少反应单元, 适配含水乙醇、废弃物制乙醇、生物乙醇等底物^[124]。

2.3 气体发酵生产微生物蛋白

微生物蛋白是气体发酵的核心产物之一, 该类产物干基蛋白含量可达 60% 以上, 富含必需氨基酸、维生素、核酸等多种营养组分, 目前主要应用于饲料领域。气体发酵微生物蛋白的规模化, 一方面有助于降低国内饲料蛋白及大豆的对外依存度、丰富工业尾气资源化产品体系; 另一方面可践行负碳生物制造理念, 为国家粮食安全提供保障。根据菌种特性的差异, 微生物蛋白的生产可利用富含 CO、CO₂、H₂ 的合成气作为原料, 也可利用富含 CH₄ 的天然气、沼气等原料, 常见工艺路线包括单菌发酵、混菌发酵及多段发酵等。

Solar Foods 是全球首个利用合成气发酵生

产食品级单细胞蛋白的企业, 该企业利用自主选育的氢营养型微生物黄色杆菌属(*Xanthobacter*) sp. SoF1, 以 H₂ (绿氢)为唯一能源、CO₂ 为唯一碳源, 在以无机矿物盐为主要成分的培养基中连续发酵生产单细胞蛋白; 其产品 Solein® 含全部必需氨基酸, 干基蛋白含量达到 80%, 且富含 B 族维生素(VB₁₂≈2.79 mg/100 g)、不饱和脂肪酸^[125]。吉态来博(北京)生物科技发展有限公司是国内首家实现 CO₂ 发酵制酵母蛋白工业化的企业, 其两段法生物制造技术, 第一阶段在厌氧条件下, 利用产乙酸菌将工业尾气转化为乙酸; 第二阶段在好氧条件下, 通过基因改造的解脂耶氏酵母高效转化乙酸为酵母蛋白, 最终蛋白含量超过 80%, 每吨蛋白消耗约 3 t CO₂, 实现“负碳生产”^[126]。

甲烷是全球第二大温室气体, 主要来源于化石能源开采、农业、畜牧业、垃圾填埋、生物质燃烧以及湿地微生物活动等, 其 20 年增温潜势(GWP20)是 CO₂ 的 80 倍以上, 短期增温效应极强; 此外, 甲烷也是对流层臭氧的关键前体物, 贡献全球约 35% 的对流层臭氧, 而臭氧是强毒性空气污染物, 会破坏植物叶片细胞、抑制光合作用, 还会导致人类疾病如引发哮喘、肺功能损伤、慢性阻塞性肺病等^[127]。甲烷营养型微生物可利用甲烷为底物进行气体发酵, 合成化学品或微生物蛋白。在利用甲烷作为原料生产微生物蛋白的企业中, Calysta 是全球首个建成气体发酵制单细胞饲料蛋白商业化工厂的企业, 其利用甲烷氧化细菌——荚膜甲基球菌(*Methylococcus capsulatus*)以天然气或生物甲烷为底物, 通过高密度培养工艺荚膜甲基球菌单细胞蛋白产率可达到 5 g DCW/(L·d), 其产品 FeedKind® 蛋白含量≥70%, 可用于水产品、畜禽饲料等^[128]。2020 年 Calysta 与中国中化旗下安迪苏(Adisseo)合资成立恺迪苏(重庆)有限公司(Calysseo), 是全球首个规模化荚膜甲基球菌蛋白生产基地, 年产能达 2 万 t, 每年消耗天然气约 2 亿 m³, 可减少碳排放超 15 万 t, 实现甲烷

的资源化利用与减碳协同发展。德量源生物科技有限公司是国内首家实现甲烷基单细胞蛋白规模化生产的企业, 开发了基于甲烷营养型细菌如甲烷氧化菌 (*Methylosinus trichosporium*) OB3b 和甲基营养型细菌如扭托甲基红杆菌 (*Methylobacterium extorquens*)、食葡萄糖食甲基菌 (*Methylovorus glucosotrophus*) 的混菌培养方式, 利用甲烷或甲醇为碳源合成单细胞蛋白, 既避免了甲烷氧化菌单菌发酵时的毒性中间代谢物(甲醇、甲醛)积累抑制问题, 又有利于提升发酵系统的抗逆性^[129]。上海复洁环保科技股份有限公司联合华东理工大学开发“沼气全碳定向转化制绿色甲醇技术”, 利用电驱动混合重整, 将沼气和 CH_4 和 CO_2 全部转化为合成气, 进而合成绿色甲醇, 碳转化率接近 100%; 该项目已完成千吨级中试, 实现日产甲醇 3–5 t, 且满足国际航运绿色燃料标准, 可作为航运绿色燃料替代船用重油^[130]。

3 总结与展望

微生物气体发酵技术作为新型碳捕集与利用手段, 突破了传统生物制造原料受限、碳利用率低以及化学催化工艺能耗高等发展瓶颈, 实现了工业尾气、气化合成气、温室气体等含一碳气体资源的生物转化, 是衔接生态环境保护与绿色工业发展的重要技术载体。该技术利用经过选育或基因编辑的产乙酸菌、产甲烷菌、光合细菌等功能微生物, 在温和反应条件下制备绿色生物燃料、高附加值化学品与单细胞微生物蛋白等产品, 同步实现温室气体减排、工业废弃物资源化及低碳产品量产。

本文围绕目前国内外典型产业化项目展开案例剖析, 展示气体发酵工业过程特征, 并梳理产业发展制约短板。首先, 目前服役于工业化气体发酵的菌种大多来源于经分离纯化或适应性进化选育的天然微生物, 基因工程菌株的应用案例稀缺, 一方面受限于气体发酵微生物的基因编辑工具和核酸转化效率, 基因工程菌

株的育种难度大、周期长; 另一方面出于微生物蛋白相关产品的生物安全评价和监管要求, 基因工程菌株的安全性在短期内难以代替天然菌株。其次, 在长期连续发酵过程中微生物的生长代谢易受气源组分和浓度变化的影响, 通过在线气相色谱、气相质谱、近红外光谱或拉曼光谱等检测手段可实时地采集并分析气体组分、生物量和代谢产物丰度等数据, 但维持发酵过程的相对稳定仍需操作人员具有较强的专业能力和参数调整的及时性; 此外, 工业化气体发酵过程的数字化、智能化程度偏低, 缺乏充足的数据和相对成熟的模型作为研究基础, 给人工智能模型的建立和驯化带来巨大阻碍。最后, 气体发酵产品经济效益相对薄弱, 产业发展需要得到政府层面和市场层面的双重支持, 通过制定一碳发酵产品的质量标准与安全评价规范、设立专用环保认证标识, 简化新产品审批流程、缩短商业化周期; 通过建立上下游协同产业链、促进产业协同, 保障原料稳定供应、降低全产业链成本; 通过给予税收优惠政策、建立差异化定价与绿色溢价机制, 使一碳基产品在价格上更具优势, 推动一碳基产品的发展与应用。

综上所述, 依托合成生物学基因编辑、高通量智能育种、新型发酵反应器研发及智能化过程调控等前沿技术, 提升菌种生产和抗逆性能、优化全流程生产工艺、完善产业化配套体系, 将有效破解当前技术短板, 进一步释放微生物气体发酵技术的应用潜力, 助力生物制造产业低碳化、规模化发展, 为我国一碳资源循环利用、饲料蛋白自主供给及工业领域碳中和目标达成提供全新支撑。

致谢

感谢河北首朗新能源科技有限公司技术研发部部长陈超在设备参数和工艺流程方面给予的帮助。

作者贡献声明

马跃超：文章总体框架确定，论文初稿的撰写与修订；岳群华：资料检索，论文初稿的撰写与修订；吕子健：资料检索与修订；佟淑环：论文审阅与修订；晁伟：论文构思和设计、写作指导、论文审阅与修订。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] Bengelsdorf FR, Dürre P. Gas fermentation for commodity chemicals and fuels[J]. *Microbial Biotechnology*, 2017, 10(5): 1167-1170.
- [2] Marcellin E, Behrendorff JB, Nagaraju S, DeTissera S, Segovia S, Palfreyman RW, Daniell J, Licona-Cassani C, Quek LE, Speight R, Hodson MP, Simpson SD, Mitchell WP, Köpke M, Nielsen LK. Low carbon fuels and commodity chemicals from waste gases—systematic approach to understand energy metabolism in a model acetogen[J]. *Green Chemistry*, 2016, 18(10): 3020-3028.
- [3] Pavan M, Reinmets K, Garg S, Mueller AP, Marcellin E, Köpke M, Valgepea K. Advances in systems metabolic engineering of autotrophic carbon oxide-fixing biocatalysts towards a circular economy[J]. *Metabolic Engineering*, 2022, 71: 117-141.
- [4] Lee JW, Na D, Park JM, Lee J, Choi S, Lee SY. Systems metabolic engineering of microorganisms for natural and non-natural chemicals[J]. *Nature Chemical Biology*, 2012, 8(6): 536-546.
- [5] Clomburg JM, Crumbley AM, Gonzalez R. Industrial biomanufacturing: the future of chemical production[J]. *Science*, 2017, 355(6320): aag0804.
- [6] Lee SY, Kim HU. Systems strategies for developing industrial microbial strains[J]. *Nature Biotechnology*, 2015, 33(10): 1061-1072.
- [7] Lee SY, Kim HU, Chae TU, Cho JS, Kim JW, Shin JH, Kim DI, Ko YS, Jang WD, Jang YS. A comprehensive metabolic map for production of bio-based chemicals[J]. *Nature Catalysis*, 2019, 2(1): 18-33.
- [8] Aggarwal N, Pham HL, Ranjan B, Saini M, Liang YM, Hossain GS, Ling H, Foo JL, Chang MW. Microbial engineering strategies to utilize waste feedstock for sustainable bioproduction[J]. *Nature Reviews Bioengineering*, 2024, 2(2): 155-174.
- [9] Liew F, Henstra AM, Köpke M, Winzer K, Simpson SD, Minton NP. Metabolic engineering of *Clostridium autoethanogenum* for selective alcohol production[J]. *Metabolic Engineering*, 2017, 40: 104-114.
- [10] Rodriguez K, Pedroso M, Harris A, Garg S, Hine D, Köpke M, Schenk G, Marcellin E. Gas fermentation for microbial sustainable aviation fuel production[J]. *Microbiology Australia*, 2023, 44(1): 31-35.
- [11] Mauerhofer LM, Reischl B, Schmider T, Schupp B, Nagy K, Pappenreiter P, Zwirtmayr S, Schuster B, Bernacchi S, Seifert AH, Paulik C, Rittmann SKR. Physiology and methane productivity of *Methanobacterium thermaggregans*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2018, 102(17): 7643-7656.
- [12] Zhang CY, Fei Q, Fu RZ, Lackner M, Zhou YJ, Tan TW. Economic and sustainable revolution to facilitate one-carbon biomanufacturing[J]. *Nature Communications*, 2025, 16(1): 4896.
- [13] Köpke M, Mihalcea C, Liew F, Tizard JH, Ali MS, Conolly JJ, Al-Sinawi B, Simpson SD. 2,3-butanediol production by acetogenic bacteria, an alternative route to chemical synthesis, using industrial waste gas[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(15): 5467-5475.
- [14] Fernández-Naveira Á, Abubackar HN, Veiga MC, Kennes C. Efficient butanol-ethanol (B-E) production from carbon monoxide fermentation by *Clostridium carboxidivorans*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2016, 100(7): 3361-3370.
- [15] Vlaeminck E, Uitterhaegen E, Quataert K, Delmulle T, Kontovas SS, Misailidis N, Ferreira RG, Petrides D, De Winter K, Soetaert WK. Single-cell protein production from industrial off-gas through acetate: techno-economic analysis for a coupled fermentation approach[J]. *Fermentation*, 2023, 9(8): 771.
- [16] Valgepea K, Talbo G, Takemori N, Takemori A, Ludwig C, Mahamkali V, Mueller AP, Tappel R, Köpke M, Simpson SD, Nielsen LK, Marcellin E. Absolute proteome quantification in the gas-fermenting acetogen *Clostridium autoethanogenum*[J]. *mSystems*, 2022, 7(2): e0002622.
- [17] Dhakal N, Acharya B. Syngas fermentation for the production of bio-based polymers: a review[J]. *Polymers*, 2021, 13(22): 3917.
- [18] Zhao ZT, University XJ, Zhang ZX, Hao P, Chen C, Liu YZ, University XJ, Liu YJ, Li XK, Wang F. Economic and environmental evaluation of ethylene production via syngas-derived ethanol dehydration[J]. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, 2025, 13(36): 14770-14781.
- [19] Liew F, Martin ME, Tappel RC, Heijstra BD, Mihalcea C, Köpke M. Gas fermentation—a flexible platform for commercial scale production of low-carbon-fuels and chemicals from waste and renewable feedstocks[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 694.
- [20] Li CB, Guo MM, Yang B, Ji Y, Zhang J, Zhou LJ, Liu CX, Wang HY, Li JW, Xue WQ, Zhang XY, Zeng HL, Wang YJ, Zhao DH, Zhong KX, Pi SS, Hei MZ, Li X, Jiang Q, Zheng TT, et al. Efficient and scalable upcycling of oceanic carbon sources into bioplastic monomers[J]. *Nature Catalysis*, 2025, 8(10): 1023-1037.
- [21] Wan S, Lai MC, Gao XY, Zhou MX, Yang S, Li Q, Li FL, Xia L, Tan Y. Recent progress in engineering *Clostridium*

- autoethanogenum* to synthesize the biochemicals and biocommodities[J]. Synthetic and Systems Biotechnology, 2024, 9(1): 19-25.
- [22] Sjöblom M, Matsakas L, Christakopoulos P, Rova U. Production of butyric acid by *Clostridium tyrobutyricum* (ATCC25755) using sweet sorghum stalks and beet molasses[J]. Industrial Crops and Products, 2015, 74: 535-544.
- [23] Henstra AM, Sipma J, Rinzema A, Stams AJ. Microbiology of synthesis gas fermentation for biofuel production[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2007, 18(3): 200-206.
- [24] Qureshi N, Lolas A, Blaschek HP. Soy molasses as fermentation substrate for production of butanol using *Clostridium beijerinckii* BA101[J]. Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology, 2001, 26(5): 290-295.
- [25] Rajendran K, Drielak E, Sudarshan Varma V, Muthusamy S, Kumar G. Updates on the pretreatment of lignocellulosic feedstocks for bioenergy production: a review[J]. Biomass Conversion and Biorefinery, 2018, 8(2): 471-483.
- [26] Igwebuike CM, Awad S, Andr  s Y. Renewable energy potential: second-generation biomass as feedstock for bioethanol production[J]. Molecules, 2024, 29(7): 1619.
- [27] Zoghlami A, Pa  s G. Lignocellulosic biomass: understanding recalcitrance and predicting hydrolysis[J]. Frontiers in Chemistry, 2019, 7: 874.
- [28] Tian L, Conway PM, Cervenka ND, Cui JX, Maloney M, Olson DG, Lynd LR. Metabolic engineering of *Clostridium thermocellum* for *n*-butanol production from cellulose[J]. Biotechnology for Biofuels, 2019, 12: 186.
- [29] Zhang KD, Chen XH, Schwarz WH, Li FL. Synergism of glycoside hydrolase secretomes from two thermophilic bacteria cocultivated on lignocellulose[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2014, 80(8): 2592-2601.
- [30] Tanwee TNN, Lipscomb GL, Vailionis JL, Zhang K, Bing RG, O'Quinn HC, Poole FL, Zhang Y, Kelly RM, Adams MWW. Metabolic engineering of *Caldicellulosiruptor bescii* for 2,3-butanediol production from unpretreated lignocellulosic biomass and metabolic strategies for improving yields and titers[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2024, 90(1): e0195123.
- [31] Abdoulmoumine N, Adhikari S, Kulkarni A, Chattanathan S. A review on biomass gasification syngas cleanup[J]. Applied Energy, 2015, 155: 294-307.
- [32] Meena PK, Kumar D, Singh L, Sharma S, Didwania M. Evaluating the sustainability of biohydrogen, biogas, and biohythane generation from agricultural, industrial, and municipal waste sources[J]. Biofuels, Bioproducts and Biorefining, 2025, 19(2): 485-507.
- [33] Demirbas A. Progress and recent trends in biofuels[J]. Progress in Energy and Combustion Science, 2007, 33(1): 1-18.
- [34] Gong FY, Cai Z, Li Y. Synthetic biology for CO₂ fixation[J]. Science China Life Sciences, 2016, 59(11): 1106-1114.
- [35] Calvo DC, Luna HJ, Arango JA, Torres CI, Rittmann BE. Determining global trends in syngas fermentation research through a bibliometric analysis[J]. Journal of Environmental Management, 2022, 307: 114522.
- [36] 王悦琳, 晁伟, 蓝晓程, 莫志朋, 佟淑环, 王铁峰. 合成气生物发酵法制乙醇的研究进展[J]. 化工学报, 2022, 73(8): 3448-3460.
- Wang YL, Chao W, Lan XC, Mo ZP, Tong SH, Wang TF. Review of ethanol production *via* biological syngas fermentation[J]. CIESC Journal, 2022, 73(8): 3448-3460 (in Chinese).
- [37] Demirel B, Scherer P. The roles of acetotrophic and hydrogenotrophic methanogens during anaerobic conversion of biomass to methane: a review[J]. Reviews in Environmental Science and Bio/Technology, 2008, 7(2): 173-190.
- [38] 孙绘梨, 崔金玉, 栾国栋, 吕雪峰. 面向高效光驱固碳产醇的蓝细菌合成生物技术研究进展[J]. 合成生物学, 2023, 4(6): 1161-1177.
- Sun HL, Cui JY, Luan GD, Lyu XF. Progress of cyanobacterial synthetic biotechnology for efficient light-driven carbon fixation and ethanol production[J]. Synthetic Biology Journal, 2023, 4(6): 1161-1177 (in Chinese).
- [39] Schiel-Bengelsdorf B, D  rre P. Pathway engineering and synthetic biology using acetogens[J]. FEBS Letters, 2012, 586(15): 2191-2198.
- [40] Latif H, Zeidan AA, Nielsen AT, Zengler K. Trash to treasure: production of biofuels and commodity chemicals *via* syngas fermenting microorganisms[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2014, 27: 79-87.
- [41] 王弘铭, 李婉麒, 顾阳. 产乙酸菌及其在一碳气体生物增值转化中的应用[J]. 化工进展, 2026, 45(6): 3727-3740.
- Wang HM, Li WQ, Gu Y. Acetogenic bacteria and their roles in the bioconversion and value-added utilization of one-carbon gases[J]. Chemical Industry and Engineering Progress, 2026, 45(6): 3727-3740 (in Chinese).
- [42] Allen TD, Caldwell ME, Lawson PA, Huhnke RL, Tanner RS. *Alkalibaculum bacchi* gen. nov., sp. nov., a CO-oxidizing, ethanol-producing acetogen isolated from livestock-impacted soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2010, 60(Pt 10): 2483-2489.
- [43] Liu K, Atiyeh HK, Tanner RS, Wilkins MR, Huhnke RL. Fermentative production of ethanol from syngas using novel moderately alkaliphilic strains of *Alkalibaculum bacchi*[J]. Bioresource Technology, 2012, 104: 336-341.
- [44] Sharak Genthner BR, Bryant MP. Additional characteristics of one-carbon-compound utilization by *Eubacterium limosum* and *Acetobacterium woodii*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1987, 53(3): 471-476.
- [45] Grethlein AJ, Worden RM, Jain MK, Datta R. Evidence for production of *n*-butanol from carbon monoxide by *Butyribacterium methylotrophicum*[J]. Journal of Fermentation and Bioengineering, 1991, 72(1): 58-60.
- [46] Braun M, Mayer F, Gottschalk G. *Clostridium acetium* (Wieringa), a microorganism producing acetic acid from

- molecular hydrogen and carbon dioxide[J]. *Archives of Microbiology*, 1981, 128(3): 288-293.
- [47] Mayer A, Schädler T, Trunz S, Stelzer T, Weuster-Botz D. Carbon monoxide conversion with *Clostridium aceteticum*[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2018, 115(11): 2740-2750.
- [48] Liew FE, Nogle R, Abdalla T, Rasor BJ, Canter C, Jensen RO, Wang L, Strutz J, Chirania P, De Tissera S, Mueller AP, Ruan ZH, Gao A, Tran L, Engle NL, Bromley JC, Daniell J, Conrado R, Tschapinski TJ, Giannone RJ, et al. Addendum: carbon-negative production of acetone and isopropanol by gas fermentation at industrial pilot scale[J]. *Nature Biotechnology*, 2025, 43(8): 1385-1387.
- [49] Fernández-Naveira Á, Abubakar HN, Veiga MC, Kennes C. Production of chemicals from C1 gases (CO, CO₂) by *Clostridium carboxidivorans*[J]. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2017, 33(3): 43.
- [50] Bengelsdorf FR, Poehlein A, Linder S, Erz C, Hummel T, Hoffmeister S, Daniel R, Dürre P. Industrial acetogenic biocatalysts: a comparative metabolic and genomic analysis[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1036.
- [51] Gössner AS, Picardal F, Tanner RS, Drake HL. Carbon metabolism of the moderately acid-tolerant acetogen *Clostridium drakei* isolated from peat[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2008, 287(2): 236-242.
- [52] Köpke M, Held C, Hujer S, Liesegang H, Wiezer A, Wollherr A, Ehrenreich A, Liebl W, Gottschalk G, Dürre P. *Clostridium ljungdahlii* represents a microbial production platform based on syngas[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(29): 13087-13092.
- [53] Lauer I, Philipps G, Jennewein S. Metabolic engineering of *Clostridium ljungdahlii* for the production of hexanol and butanol from CO₂ and H₂[J]. *Microbial Cell Factories*, 2022, 21(1): 85.
- [54] Kundiyana DK, Wilkins MR, Maddipati P, Huhnke RL. Effect of temperature, pH and buffer presence on ethanol production from synthesis gas by “*Clostridium ragsdalei*”[J]. *Bioresource Technology*, 2011, 102(10): 5794-5799.
- [55] Jia DC, Deng W, Hu P, Jiang WH, Gu Y. Thermophilic *Moorella thermoacetica* as a platform microorganism for C1 gas utilization: physiology, engineering, and applications[J]. *Bioresources and Bioprocessing*, 2023, 10(1): 61.
- [56] Chen SS, Fang YL, Jing XY, Luo HL, Chen J, Zhou SG. Enhanced electrosynthesis performance of *Moorella thermoautotrophica* by improving cell permeability[J]. *Bioelectrochemistry*, 2018, 121: 151-159.
- [57] Chellapandi P, Bharathi M, Sangavai C, Prathiviraj R. *Methanobacterium formicicum* as a target rumen methanogen for the development of new methane mitigation interventions: a review[J]. *Veterinary and Animal Science*, 2018, 6: 86-94.
- [58] Callander G, Deutzmann JS, Spormann AM. Alkaline hydrogenotrophic methanogenesis in *Methanococcus vannielii* at low carbon dioxide concentrations[J]. *Journal of CO₂ Utilization*, 2024, 83: 102788.
- [59] Schill NA, Liu JS, von Stockar U. Thermodynamic analysis of growth of *Methanobacterium thermoautotrophicum*[J]. *Biotechnology & Bioengineering*, 1999, 64(1): 74.
- [60] Narihiro T, Kusada H, Yoneda Y, Tamaki H. Draft genome sequences of *Methanoculleus horonobensis* strain JCM 15517, *Methanoculleus thermophilus* strain DSM 2373, and *Methanofollis ethanolicus* strain JCM 15103, hydrogenotrophic methanogens belonging to the family *Methanomicrobiaceae*[J]. *Genome Announcements*, 2016, 4(2): e00199-16.
- [61] Maness PC, Huang J, Smolinski S, Tek V, Vanzin G. Energy generation from the CO oxidation-hydrogen production pathway in *Rubrivivax gelatinosus*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(6): 2870-2874.
- [62] Nagashima S, Kamimura A, Shimizu T, Nakamura-Isaki S, Aono E, Sakamoto K, Ichikawa N, Nakazawa H, Sekine M, Yamazaki S, Fujita N, Shimada K, Hanada S, Nagashima KV. Complete genome sequence of phototrophic betaproteobacterium *Rubrivivax gelatinosus* IL144[J]. *Journal of Bacteriology*, 2012, 194(13): 3541-3542.
- [63] Li MJ, Ning P, Sun Y, Luo J, Yang JM. Characteristics and application of *Rhodospseudomonas palustris* as a microbial cell factory[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2022, 10: 897003.
- [64] Kerby RL, Ludden PW, Roberts GP. Carbon monoxide-dependent growth of *Rhodospirillum rubrum*[J]. *Journal of Bacteriology*, 1995, 177(8): 2241-2244.
- [65] Tang KH, Barry K, Chertkov O, Dalin E, Han CS, Hauser LJ, Honchak BM, Karbach LE, Land ML, Lapidus A, Larimer FW, Mikhailova N, Pitluck S, Pierson BK, Blankenship RE. Complete genome sequence of the filamentous anoxygenic phototrophic bacterium *Chloroflexus aurantiacus*[J]. *BMC Genomics*, 2011, 12(1): 334.
- [66] Rodriguez J, Hiras J, Hanson TE. Sulfite oxidation in *Chlorobaculum tepidum*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2011, 2: 112.
- [67] Yoon JH, Sim SJ, Kim MS, Park TH. High cell density culture of *Anabaena variabilis* using repeated injections of carbon dioxide for the production of hydrogen[J]. *International Journal of Hydrogen Energy*, 2002, 27(11/12): 1265-1270.
- [68] Yu Y, You L, Liu DY, Hollinshead W, Tang YJ, Zhang FZ. Development of *Synechocystis* sp. PCC 6803 as a phototrophic cell factory[J]. *Marine Drugs*, 2013, 11(8): 2894-2916.
- [69] Eberly JO, Ely RL. Photosynthetic accumulation of carbon storage compounds under CO₂ enrichment by the thermophilic cyanobacterium *Thermosynechococcus elongatus*[J]. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 2012, 39(6): 843-850.

- [70] Samuel BS, Hansen EE, Manchester JK, Coutinho PM, Henrissat B, Fulton R, Latreille P, Kim K, Wilson RK, Gordon JI. Genomic and metabolic adaptations of *Methanobrevibacter smithii* to the human gut[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(25): 10643-10648.
- [71] McKinlay JB, Harwood CS. Calvin cycle flux, pathway constraints, and substrate oxidation state together determine the H₂ biofuel yield in photoheterotrophic bacteria[J]. mBio, 2011, 2(2): e00323-10.
- [72] Egger F, Hülsen T, Tait S, Batstone DJ. Autotrophic sulfide removal by mixed culture purple phototrophic bacteria[J]. Water Research, 2020, 182: 115896.
- [73] Strauss G, Fuchs G. Enzymes of a novel autotrophic CO₂ fixation pathway in the phototrophic bacterium *Chloroflexus aurantiacus*, the 3-hydroxypropionate cycle[J]. European Journal of Biochemistry, 1993, 215(3): 633-643.
- [74] Feng XY, Tang KH, Blankenship RE, Tang YJ. Metabolic flux analysis of the mixotrophic metabolisms in the green sulfur bacterium *Chlorobaculum tepidum*[J]. The Journal of Biological Chemistry, 2010, 285(50): 39544-39550.
- [75] Pekkoh J, Lomakool S, Chankham J, Duangjan K, Thurakit T, Phinyo K, Ruangrit K, Tragoolpua Y, Pumas C, Pathom-aree W, Srinuanpan S. Maximizing biomass productivity of cyanobacterium *Nostoc* sp. through high-throughput bioprocess optimization and application in multiproduct biorefinery towards a holistic zero waste[J]. Biomass Conversion and Biorefinery, 2024, 14(1): 327-347.
- [76] 尹镜云, 宋晓华, 郑玉虎, 潘丽玉, 葛小通, 王晨宇, 何堤, 杨顺清, 孔宸远, 杨柳燕, 王梦梦. 嗜热蓝细菌的固碳机制与应用潜力[J]. 微生物学通报, 2026, 53(1): 1-18.
- Yin JY, Song XH, Zheng YH, Pan LY, Ge XT, Wang CY, He D, Yang SQ, Kong CY, Yang LY, Wang MM. Carbon sequestration mechanisms and potential applications of thermophilic cyanobacteria[J]. Microbiology China, 2026, 53(1): 1-18 (in Chinese).
- [77] Sun X, Atiyeh HK, Huhnke RL, Tanner RS. Syngas fermentation process development for production of biofuels and chemicals: a review[J]. Bioresource Technology Reports, 2019, 7: 100279.
- [78] Benevenuti C, Amaral P, Ferreira T, Seidl P. Impacts of syngas composition on anaerobic fermentation[J]. Reactions, 2021, 2(4): 391-407.
- [79] Frilund C, Tuomi SN, Kurkela E, Simell P. Small- to medium-scale deep syngas purification: biomass-to-liquids multi-contaminant removal demonstration[J]. Biomass and Bioenergy, 2021, 148: 106031.
- [80] Bhawe AG, Vyas DK, Patel JB. A wet packed bed scrubber-based producer gas cooling-cleaning system[J]. Renewable Energy, 2008, 33(7): 1716-1720.
- [81] Redl S, Poehlein A, Esser C, Bengelsdorf FR, Jensen TØ, Jendresen CB, Tindall BJ, Daniel R, Dürre P, Nielsen AT. Genome-based comparison of all species of the genus *Moorella*, and status of the species *Moorella thermoacetica* and *Moorella thermoautotrophica*[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 3070.
- [82] Trevethick SR, Simpson SD, Khosla V. Fermentation of gaseous substrates: US2011/0244538 A1[P]. 2011-10-06.
- [83] John D, Winter JH. Methods and apparatus for recycling tail gas in syngas fermentation to ethanol: US10603632B2[P]. 2020-03-31.
- [84] Coombes J. Alcohol production process: US2013059352A1[P]. 2013-05-07.
- [85] Asimakopoulos K, Gavala HN, Skiadas IV. Reactor systems for syngas fermentation processes: a review[J]. Chemical Engineering Journal, 2018, 348: 732-744.
- [86] Cho DH, Shin SJ, Kim YH. Effects of acetic and formic acid on ABE production by *Clostridium acetobutylicum* and *Clostridium beijerinckii*[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2012, 17(2): 270-275.
- [87] Elisiário MP, Van Hecke W, de Wever H, Noorman H, Straathof AJJ. Acetic acid, growth rate, and mass transfer govern shifts in CO metabolism of *Clostridium autoethanogenum*[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2023, 107(17): 5329-5340.
- [88] Oswald F, Stoll IK, Zwick M, Herbig S, Sauer J, Boukis N, Neumann A. Formic acid formation by *Clostridium ljungdahlii* at elevated pressures of carbon dioxide and hydrogen[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2018, 6: 6.
- [89] 白雪, 梁楠, 李欣启, 莫志朋, 佟淑环, 岳美琪, 贾晓静, 任康, 息晓杰, 晁伟. 合成气发酵装备、工艺及商业化进展研究[J]. 合成生物学, 2026, 7(3): 603-626.
- Bai X, Liang N, Li XQ, Mo ZP, Tong SH, Yue MQ, Jia XJ, Ren K, Xi XJ, Chao W. Progress in the development of instruments and processes and the commercialization of syngas fermentation[J]. Synthetic Biology Journal, 2026, 7(3): 603-626 (in Chinese).
- [90] Van Hecke W, Bockrath R, de Wever H. Effects of moderately elevated pressure on gas fermentation processes[J]. Bioresource Technology, 2019, 293: 122129.
- [91] Stoll IK, Boukis N, Sauer J. Syngas fermentation at elevated pressure-experimental results[C]//27th European Biomass Conference and Exhibition. 2019: 1255-1261.
- [92] Perret L, Boukis N, Sauer J. Synthesis gas fermentation at high cell density: how pH and hydrogen partial pressure affect productivity and product ratio in continuous fermentation[J]. Bioresource Technology, 2024, 391(Pt A): 129894.
- [93] Tarraran L, Agostino V, Vasile NS, Abdel Azim A, Antonicelli G, Baker J, Millard J, Re A, Menin B, Tommasi T, Minton NP, Pirri CF, Fino D. High-pressure fermentation of CO₂ and H₂ by a modified *Acetobacterium woodii*[J]. Journal of CO₂ Utilization, 2023, 76: 102583.
- [94] Ebel CFW, Richter L, Minden S, Meurer T, Kaster AK, Wolf M, Sauer J. Development and application of a predictive fermentation model for continuous and pressurized fermentation using *Clostridium ljungdahlii*[J]. Chemical Engineering Journal, 2026, 527: 171744.

- [95] Luo L, van der Voet E, Huppel G. An energy analysis of ethanol from cellulosic feedstock-corn stover[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2009, 13(8): 2003-2011.
- [96] Gildemyn S, Molitor B, Usack JG, Nguyen M, Rabaey K, Angenent LT. Upgrading syngas fermentation effluent using *Clostridium kluyveri* in a continuous fermentation[J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2017, 10(1): 83.
- [97] Kundiyana DK, Huhnke RL, Wilkins MR. Effect of nutrient limitation and two-stage continuous fermentor design on productivities during “*Clostridium ragsdalei*” syngas fermentation[J]. *Bioresource Technology*, 2011, 102(10): 6058-6064.
- [98] Mawdsley MJH, Martin ME, Smart KF, Brenc RJ. Biological conversion and product recovery processes: US10968465B2[P]. 2021-04-06.
- [99] Outram V, Lalander CA, Lee JGM, Davies ET, Harvey AP. Applied *in situ* product recovery in ABE fermentation[J]. *Biotechnology Progress*, 2017, 33(3): 563-579.
- [100] Van Hecke W, Kaur G, De Wever H. Advances in *in-situ* product recovery (ISPR) in whole cell biotechnology during the last decade[J]. *Biotechnology Advances*, 2014, 32(7): 1245-1255.
- [101] Ezeji TC, Qureshi N, Blaschek HP. Production of acetone, butanol and ethanol by *Clostridium beijerinckii* BA101 and *in situ* recovery by gas stripping[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2003, 19(6): 595-603.
- [102] Mariano AP, Qureshi N, Filho RM, Ezeji TC. Bioproduction of butanol in bioreactors: new insights from simultaneous *in situ* butanol recovery to eliminate product toxicity[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2011, 108(8): 1757-1765.
- [103] Mariano AP, Filho RM, Ezeji TC. Energy requirements during butanol production and *in situ* recovery by cyclic vacuum[J]. *Renewable Energy*, 2012, 47: 183-187.
- [104] Abrini J, Naveau H, Nyns EJ. *Clostridium autoethanogenum*, sp. nov., an anaerobic bacterium that produces ethanol from carbon monoxide[J]. *Archives of Microbiology*, 1994, 161(4): 345-351.
- [105] Simpson SD, Forster RLS, Tran P, Rowe MJ, Warner IL. Novel bacteria and methods of use thereof: US20100311104[P]. 2010-12-9.
- [106] Heijstra BD, Kern E, Koepke M, Segovia S, Liew FM. Novel bacteria and methods of use thereof: WO/2012/015317[P]. 2012-0-0.
- [107] Fackler N, Heijstra BD, Rasor BJ, Brown H, Martin J, Ni ZF, Shebek KM, Rosin RR, Simpson SD, Tyo KE, Giannone RJ, Hettich RL, Tschaplinski TJ, Leang C, Brown SD, Jewett MC, Köpke M. Stepping on the gas to a circular economy: accelerating development of carbon-negative chemical production from gas fermentation[J]. *Annual Review of Chemical and Biomolecular Engineering*, 2021, 12: 439-470.
- [108] Zahn JA, Saxena J. Novel ethanologenic *Clostridium* species, *Clostridium coskatii*: US20120156747 A1[P]. 2012-06-21.
- [109] Hickey R, Datta R, Tsai SP, Basu R. Membrane supported bioreactor for conversion of syngas components to liquid products: US8828692[P]. 2014-09-09.
- [110] Pacheco M, Moura P, Silva C. A systematic review of syngas bioconversion to value-added products from 2012 to 2022[J]. *Energies*, 2023, 16(7): 3241.
- [111] 侯刘涛, 谢肥东, 葛志跃, 沈小炎, 刘杨, 赵威委, 杨国帅, 杨光, 王焜, 王振鸿, 王小雨, 翟小棒, 黄伟, 孙于涵, 陈照运, 王庆良. 一种基于合成气生物发酵的乙醇工艺优化管理方法与系统: CN121518589A[P]. 2026-02-13.
Hou LT, Xie FD, Ge ZY, Shen XY, Liu Y, Zhao WW, Yang GS, Yang G, Wang Z, Wang ZH, Wang XY, Zhai XB, Huang W, Sun YH, Chen ZY, Wang QL. Method and system for optimized management of ethanol production process based on syngas biological fermentation: CN121518589A[P]. 2026-02-13 (in Chinese).
- [112] Ko CW, Slape S, Bell P, Ocfemia K. Method of operation of process to produce syngas from carbonaceous material: US9045706B2[P]. 2015-06-02.
- [113] Bell PS, Liu S. Process for fermenting co-containing gaseous substrates: US20140308723A1[P]. 2014-10-16.
- [114] 塞纳拉特内R, 沃克B, 伯德B, 钱德班M. 用于固定二氧化碳的方法: CN121311598A[P]. 2026-01-09.
Senaratne R, Walker B, Bird B, Chandrabhan M. Method for fixing carbon dioxide: CN121311598A[P]. 2026-01-09 (in Chinese).
- [115] 吴春华, 王泽迪, 苟宗芹, 方大徽, 章煜炜. 一种梭菌及其在发酵生产醇中的应用: CN120924457A[P]. 2025-11-11.
Wu CH, Wang ZD, Gou ZQ, Fang DH, Zhang YW. A *Clostridium* strain and its application in fermentative production of alcohols: CN120924457A[P]. 2025-11-11 (in Chinese).
- [116] 章煜炜, 方大徽, 苟宗芹, 吴春华. 一种酯合成的食气梭菌及其构建方法与应用: CN120988959A[P]. 2025-11-21.
Zhang YW, Fang DH, Gou ZQ, Wu CH. A gas-fermenting *Clostridium* strain capable of ester synthesis, its construction method and application: CN120988959A[P]. 2025-11-21 (in Chinese).
- [117] 吴春华, 汪庆卓, 王秋峰, 苟宗芹, 章煜炜, 方大徽. 一种毕赤酵母菌及其在发酵生产单细胞蛋白中的应用: CN121538095A[P]. 2026-02-17.
Wu CH, Wang QZ, Wang QF, Gou ZQ, Zhang YW, Fang DH. A *Pichia pastoris* strain and its application in fermentative production of single-cell protein: CN121538095A[P]. 2026-02-17 (in Chinese).
- [118] Nielsen AT, Jensen TØ, Axelsen AM, Redl S, Brøndum SS. Increasing growth of a CO₂ fixing thermophile bacterium: US20240368536A1[P]. 2024-11-07.

- [119] Lee JW. Designer organisms for photobiological butanol production from carbon dioxide and water: US8735651B2[P]. 2014-05-27.
- [120] Capaz RS, Guida E, Seabra JEA, Osseweijer P, Posada JA. Mitigating carbon emissions through sustainable aviation fuels: costs and potential[J]. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining*, 2021, 15(2): 502-524.
- [121] Uddin MM, Lee U, Xu H, Li Y, Kwon H, Zhang YM, Smolinski S, Cai H, Tao L. Sustainable aviation fuel from ethanol: techno-economic analysis and life cycle analysis[J]. *Applied Energy*, 2025, 398(C): 126373.
- [122] Simpson S, Mihalcea C. Process for producing ethanol and ethylene *via* fermentation: 2012026833[P]. 2012-03-01.
- [123] Pearson DE. Process for catalytic dehydration of ethanol vapor to ethylene: US4423270[P]. 1983-12-27.
- [124] Suzuki T, Yamashita F, Hashimoto A. Method for producing propylene: WO/2022/168695[P]. 2022-08-11.
- [125] Sami Holmström JPP. Strains and processes for single cell protein or biomass production: US12600940B2[P]. 2026-04-14.
- [126] 胡鹏, 肖浩, 石文静. 含有解脂亚罗酵母的饲料、其制备方法及其应用: CN111685223B[P]. 2024-02-02.
- Hu P, Xiao H, Shi W. Feed containing *Yarrowia lipolytica*, its preparation method and application: CN111685223B[P]. 2024-02-02 (in Chinese).
- [127] Mar KA, Unger C, Walderdorff L, Butler T. Beyond CO₂ equivalence: the impacts of methane on climate, ecosystems, and health[J]. *Environmental Science & Policy*, 2022, 134: 127-136.
- [128] Silverman JS, Mendez M, Saville R, Lee S, Nguyen L. Biorefinery system, methods and compositions thereof: US9371549B2[P]. 2016-06-21.
- [129] 王玉杰, 孔雅静, 晁倩文, 陈育通. 一种利用混合菌群生产单细胞蛋白的方法: CN122081117A[P]. 2026-05-26.
- Wang Y, Kong Y, Chao Q, Chen Y. A method for producing single-cell protein using mixed microbial consortia: CN122081117A[P]. 2026-05-26 (in Chinese).
- [130] 段学志, 曹约强, 卢宇飞, 黄中念, 周兴贵, 吴健, 曲献伟. 一种基于生物沼气的绿色甲醇合成工艺及系统: CN121913870A[P]. 2026-04-24.
- Duan X, Cao Y, Lu Y, Huang Z, Zhou X, Wu J, Qu X. A green methanol synthesis process and system based on biogas: CN121913870A[P]. 2026-04-24 (in Chinese).