

## 技术情报

## 二氧化碳生物转化技术发展现状与趋势分析

吴晓燕 陈方\*

(中国科学院成都文献情报中心 成都 610299)

**摘要** 二氧化碳作为下一代生物制造原料,其高效转化和利用对于实现低碳、绿色和可持续发展具有重要意义。发展二氧化碳生物转化技术有助于减少温室气体排放,促进碳中和目标的实现,推动经济增长和产业变革,并将在构建可持续未来中发挥关键作用。通过系统性调研二氧化碳生物转化技术的全球政策布局、科学研究进展和产业化现状,力求呈现二氧化碳生物转化技术的当前发展态势与研发活动特点。研究发现,美国、欧盟、英国、日本等主要经济体都纷纷出台负碳生物制造战略,菌种挖掘、代谢改造、产品创新、产能放大和工艺改进是当前研究重点,产业化面临产品品类少、生产成本高等瓶颈问题。对此,建议政府和产业界采取激励措施,提供更加有利于技术创新和产业转化的环境。

**关键词** 生物转化 温室气体 二氧化碳 生物制造

**中图分类号** Q81

二氧化碳生物转化是指利用生物过程或者生物方法将二氧化碳通过代谢途径转化成有机物等其他碳储存形式。以二氧化碳为原料的生物制造,可以形成高效“碳中和”的新型物质合成路线,为促进工业经济可持续增长提供新途径。迄今为止,科研人员已经利用二氧化碳生物转化技术生产出了几十种化学品。二氧化碳生物转化技术可以利用多种能量直接高效地将二氧化碳转化为燃料,补充完善以生物质为基础的生物制造体系。利用二氧化碳合成聚合材料单体将颠覆传统化工材料的原料生产路线。二氧化碳生物转化产物的丰富性和可持续性必将推进二氧化碳生物转化技术走向更加广阔的发展空间。随着光合作用系统工作机理研究逐步深入,人工设计操纵生物体的能力进一步增强,生物催化与生物转化利用能力持续提升,工业生物过程工艺与系统集成手段进步,生物、化学、信息、物理交叉研究发展迅速,持续研发突破为二氧化碳创新生物转化提供新的可能。

二氧化碳生物转化技术在全球范围内正日益受到关注,其在减少温室气体排放和实现可持续发展方面具有

巨大潜力。综述全球二氧化碳生物转化技术发展现状,分析全球研究进展和产业化情况,揭示二氧化碳生物转化技术当前研究热点和未来发展挑战,并提出加大政策支持力度和加快技术商业化的发展建议。

## 1 世界主要国家和地区的政策布局

### 1.1 美国

美国重视生物制造和生物技术在解决气候问题的重要作用,并加强相关部署。为推动实现碳中和,美国能源部、农业部、国防部、环保署、科学基金会等纷纷加强对生物相关技术部署,如生物燃料、生物质利用与生物基产品精炼等。2021年6月,美国信息技术与创新基金会(Information Technology and Innovation Foundation, ITIF)等发布的国家战略报告《清洁与竞争:美国制造业在全球低碳经济中的领导地位》(Clean and Competitive: Opportunities for US Manufacturing Leadership in the Global Low-Carbon Economy)明确指出,发展工业生物技术是转变制造业模式的关键,为实现清洁化工制造,将需要在循环利用和生物生产方面进行创新。2022年12月,美国总统科学技术顾问委员会发布报告《加强推进生物经济的生物制造》(Strengthening

Biomanufacturing to Advance the Bioeconomy), 强调生物制造是将生物经济创新产品推向市场的重要引擎, 是解决资源利用、气候变化、经济稳定等全球性议题的重要组成部分。2023 年 3 月, 美国白宫科技政策办公室 (Office of Science and Technology Policy, OSTP) 发布报告《美国生物技术和生物制造的宏大目标》(Bold Goals for U.S. Biotechnology and Biomanufacturing), 强调生物技术和生物制造能够在减少温室气体排放、增加碳封存能力方面发挥卓越贡献, 提出生物技术与生物制造研发要扩大可再生原料的可用性、生产更具可持续性的航空燃料和开发其他战略燃料; 开发低碳密度的产品路径和促进原料的循环经济, 寻求化学品和材料生产的可替代工艺; 通过景观规模的碳封存和管理技术来提升大气中的整体二氧化碳去除率。

### 1.2 欧 盟

欧盟强调生物固碳生产高值化学品, 促进循环生物经济增长。2019 年 4 月, 欧盟《面向生物经济的欧洲化学工业路线图》(Roadmap for the Chemical Industry in Europe Towards a Bioeconomy, RoadToBio) 提出, 到 2030 年将生物基产品或可再生原料替代份额增加到 25%, 将生物经济作为欧盟促进就业、增长和投资的重大举措, 并将二氧化碳生物转化利用列为前景技术。2019 年 12 月, 欧委会公布应对气候变化、推动可持续发展的“欧洲绿色协议” (European Green Deal), 为实现 2050 年碳中和提出详细路线图和政策框架。欧盟在“欧洲绿色协议”的指导下设立了多项生物技术研发项目, 在 2021 年 2 月提出升级版的“循环生物基欧洲联合企业计划” (Circular Bio-Based Europe Joint Undertaking, CBE JU), 明确加大资金投入, 通过发展生物基产业推动欧洲绿色协议目标的达成。2021 年 5 月, 欧盟委员会发布《生物经济未来向可持续发展和气候中和经济的转变: 2050 年欧盟生物经济情景展望》(Future Transitions for the Bioeconomy Towards Sustainable Development and a Climate-Neutral Economy: Foresight Scenarios for the EU Bioeconomy in 2050), 对欧洲乃至全球生物经济的气候中和与可持续发展趋势进行了情景分析。2021 年, 欧盟投入 4 400 万欧元启动 PyroCO<sub>2</sub> 创新项目, 侧重利用生物技术方法将工业二氧化碳转化为化学构建块, 建设设施每年捕获 10 000 吨工业二氧化碳。2022 年, 欧盟在“创新基金”框架下启动 11 亿欧元支持 7 个大型气候转型创新项目, 其中包括建设首个大型商用生物质能结合碳捕集与封存

(bioenergy with carbon capture and storage, BECCS) 设施, 十年内减少 783 万吨二氧化碳当量的排放。

### 1.3 日 本

日本以生物技术为抓手迈向未来 100 年的去碳化社会。2019 年 6 月, 日本发布报告《生物战略 2019》(Bio-Strategy 2019), 旨在 2030 年实现全球最先进的生物经济社会。2020 年 6 月, 日本发布《生物战略 2020》(基本措施版), 聚焦疫情防控与恢复正常经济秩序, 促进生物技术产业发展和国际竞争力提升。2020 年 6 月, 日本经产省投入 20 亿元/年预算, 启动“开发生物基产品加速碳循环”计划, 促使依赖野生植物为原料的药品、化妆品和保健品的活性成分发酵生产工业化, 发展聚酰胺和聚丙烯的生物制造技术等, 旨在提升日本生物经济的竞争力。2020 年 12 月, 日本经济产业省发布《2050 年碳中和绿色增长战略》, 确定到 2050 年实现碳中和目标, 旨在尽快构建零碳社会, 促进日本经济的持续复苏。2023 年 3 月, 日本新能源产业技术综合开发机构 (New Energy and Industrial Technology Development Organization, NEDO) 在“绿色创新基金” (Green Innovation Fund Project) 框架下, 投入 1 767 亿日元启动“通过生物制造技术促进以二氧化碳为直接原料的碳循环” (Carbon Recycling Using CO<sub>2</sub> as Direct Raw Material Through Biomanufacturing Technology) 项目, 支持二氧化碳固定微生物利用平台的构建; 以二氧化碳为原料的微生物制造技术开发和实证; 以二氧化碳为原料生产高价值化学品的生物制造技术开发; 利用氢细菌开发以 CO 和 H<sub>2</sub> 为原料的创新制造技术; 利用二氧化碳直接合成聚合物的微生物技术开发; 基于光合作用的二氧化碳直接利用技术等。

### 1.4 英 国

英国将二氧化碳生物转化视为重点关注的前沿技术发展领域。2021 年, 英国明确制定净零研究与创新框架, 强调发展生物能源和生物质能碳捕集与封存技术、实现净零生物能源的整体系统方法; 确保可持续、可靠的优质生物质供应; 发展可持续的生物经济。英国商业、能源与产业战略部 (Department for Business, Energy and Industrial Strategy, BEIS) 每年投入上亿英镑支持开发绿色技术, 助力英国实现 2050 年净零排放目标, 重点关注生物能源与碳捕集与封存技术以及将生物质、废物、捕集的 CO<sub>2</sub> 等转化为可持续航空燃料的绿色航空燃料技术, 已启动“直接空气捕获和温室气体去除技术竞赛”等项目推动二氧化碳生物转化技术研发

及其产业化进程。2023 年 4 月,英国国家科研与创新署(UK Research and Innovation, UKRI)资助 34 个可持续生物制造项目,旨在开发和改善英国的可持续生物制造,将支持学术界和产业界开展新的合作,进一步推动英国可持续生物制造的研究、创新和商业化。2023 年 8 月,英国《2023 年生物质战略》(Biomass Strategy 2023)提出扩大农林生产,满足生物能源需求,加强生物物质的可持续性。

1.5 中 国

中国将生物制造作为实现绿色低碳循环发展的重要抓手。2020 年 9 月,中国在联合国大会上宣布,将提高国家自主贡献力度,采取更加有力的政策和措施,二氧化碳排放力争于 2030 年前达到峰值,努力争取 2060 年前实现碳中和。2021 年 3 月发布的《中华人民共和国国民经济和社会发展第十四个五年规划和 2035 年远景目标纲要》指出,要大力推动生物信息技术的融合创新,加快生物医药、生物材料、生物能源等产业的发展,将生物经济做大做强。2022 年 5 月,国家发改委正式印发《“十四五”生物经济发展规划》,将新型生物药、新型生物材料、生物制造菌种、生物基环保材料、生物质能等重点领域列入生物经济创新能力提升工程建设内容,提出围绕生物医药、生物农业、生物制造等规模大、影响广的重点领域,进一步强化企业创新主体地位、发展壮大新型创新力量、建设生物经济创新发展高地以及深化生物经济创新合作等。

2 二氧化碳生物转化技术研发进展

CO<sub>2</sub> 固定是地球上有机化学品和能源物质的主要来源,自养生物每年可以固定 CO<sub>2</sub> 约 3 800 亿吨<sup>[1]</sup>。除

了植物和海洋生物,藻类和自养微生物是最具发展潜力的固碳生物体,且具有良好的研究基础,固碳效率较高。近年来,随着代谢工程与合成生物学的快速发展,研究人员通过挖掘和优化固碳底盘细胞、探索和设计固碳代谢通路不断改善微生物二氧化碳固定能力,调节碳代谢流分布<sup>[2]</sup>,创新固碳最终产品,提高二氧化碳资源化利用效率<sup>[3]</sup>,以二氧化碳为基础的第三代生物炼制技术日益成熟,在实现资源独立和环境友好方面发挥越来越重要的作用。

2.1 挖掘和优化固碳底盘细胞

微藻等光合自养微生物利用太阳能将二氧化碳转化成含碳有机物、脂质和其他活性代谢物,在可再生能源、生物制药和营养保健品行业都具有广泛应用潜力<sup>[4]</sup>(表 1)。许多微藻如小球藻(*Chlorella*)、隐甲藻(*Cryptothecodinium*)、筒柱藻(*Cylindrotheca*)等能够在细胞中大量积累三酰甘油(triacylglycerides, TAGs),尤其在缺氮、缺磷、缺硫、高盐等胁迫条件下,常被用于合成生物柴油。蓝细菌结构简单,遗传修饰容易,集胞藻 PCC6803(*Synechocystis* sp. PCC6803)、聚球藻 PCC7942(*Synechococcus elongatus* PCC7942)、聚球藻 PCC7002(*Synechococcus* sp. PCC7002)等均具有相对清晰的遗传背景和成熟的遗传操作工具,因此作为重要的光合微生物底盘细胞被广泛用于各种能源化学品的生产,包括乙醇、乙烯、丁醇、异丁醇、长链脂肪酸和脂肪醇等<sup>[5]</sup>。光合能效低是限制光合自养细胞二氧化碳固定效率的瓶颈之一,研究人员通过优化能量捕集系统<sup>[6]</sup>、提高 RuBisCo 活性<sup>[7]</sup>、优化二氧化碳固定路径等方法来改善光合作用并提高菌株生物量。

表 1 藻类生物炼制生产高价值产品

Table 1 The high-value products produced by algae

类别	产品	菌株	应用	参考文献
醇类	乙醇	栅列藻( <i>Scenedesmus obliquus</i> )、集胞藻、钝顶节旋藻( <i>Arthrospira platensis</i> )、小球藻( <i>Chlorella marina</i> )	生物燃料	[8-10]
	1,3-丙二醇、异丙醇、丁醇、2,3-丁二醇、脂肪醇	集胞藻、聚球藻	燃料、化学品	[2, 11-12]
有机酸	乙酸、琥珀酸、乳酸	聚球藻、集胞藻、小球藻	化学品	[13-15]
脂肪酸/脂质	脂质、脂肪酸	三角褐指藻( <i>Phaedactylum tricomutum</i> )、聚球藻、集胞藻、二形珊藻( <i>Scenedesmus dimorphus</i> )、栅列藻	营养、生物燃料	[10, 16-19]
	棕榈酸、油酸	小球藻、栅藻、单针藻( <i>Monoraphidium dybowskii</i> )	生物柴油	[20]
	亚麻酸	近头状尖胞藻( <i>Raphidocelis subcapitata</i> )	营养	[21]

(续表 1)

类别	产品	菌株	应用	参考文献
糖类	二十碳五烯酸	三角褐指藻、微拟球藻( <i>Nannochloropsis</i> )、菱形藻( <i>Nitzschia</i> )、巴夫藻( <i>Pavlova salina</i> )、骨条藻( <i>Skeletonema costatum</i> )	食物补充、营养	[22]
	二十二碳六烯酸	裂壶藻( <i>Schizochytrium</i> )、寇氏隐甲藻( <i>Cryptecodinium cohnii</i> )、巴夫藻	营养、保健	[22-23]
	花生四烯酸	紫球藻( <i>Porphyridium purpureum</i> )、纤细裸藻( <i>Euglena gracilis</i> )、缺刻缘绿藻( <i>Parietochloris incisa</i> )	营养、保健	[24]
	葡萄糖、半乳糖、甘露糖、木糖	雪松蓝菌藻( <i>Porphyridium cruentum</i> )	生物乙醇	[25]
	淀粉	莱茵衣藻( <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> )	生物乙醇、淀粉基塑料	[26-27]
	多糖	雪松蓝菌藻、球等鞭金藻( <i>Isochrysis galbana</i> )	医药、化妆品	[28]
	纤维素	海生椭球藻( <i>Nannochloropsis oceanica</i> )	纤维素纳米纤维	[29]
	叶黄素、β-胡萝卜素	珊藻、杜氏盐藻( <i>Dunaliella salina</i> )	健康、食品添加剂、饲料	[30-31]
	虾青素( <i>astaxanthin</i> )、岩藻黄素( <i>fucoxanthin</i> )、植物花青素( <i>phycocyanin</i> )	雨生红球藻( <i>Haematococcus pluvialis</i> )、鱼鳞藻( <i>Mallomonas</i> )、螺旋藻( <i>Spirulina platensis</i> )	保健、制药、饲料添加剂	[32-34]
	氨基酸/蛋白质/维生素	必需氨基酸(如苏氨酸、蛋氨酸、缬氨酸、亮氨酸、赖氨酸),非必需氨基酸(如半胱氨酸、天冬氨酸、脯氨酸、谷氨酸、精氨酸)	食品、饲料	[35-36]
色素/天然产物	肽段	路氏巴夫藻( <i>Pavlova lutheri</i> )、钝顶节旋藻、斜生四链藻( <i>Tetrademus obliquus</i> )	生物活性剂、抗氧化剂	[37-38]
	藻蓝蛋白	节旋藻( <i>Arthrospira</i> )、螺旋藻( <i>Spirulina</i> )	保健、化妆品、抗氧化胶囊	[38-40]

化能无机自养微生物通过氧化还原态的无机物如氢、一氧化碳、铵盐、亚硝酸、硫、硫化氢等提供能量进行二氧化碳固定,但从热力学来说,产生的能量难以满足二氧化碳还原所需,仍有极大的改造空间。食一氧化碳梭菌是一种常用的化能自养微生物,通过 Wood-Ljungdah (WL) 途径固碳,是生产丁醇、丁酸、丁二醇等化合物的良好底盘细胞<sup>[41]</sup> (表 2)。钩虫贪铜菌 (*Cupriavidus necator*) 能够以氢气为能源通过卡尔文循环( Calvin-Benson-Bassham, CBB) 固定 CO<sub>2</sub> 合成聚-β-羟丁酸( polyhydroxybutyrate, PHB) 用于可降解塑料生产, *C. necator* 具有相对成熟的遗传操作体系,可以引入外源合成途径生产特定化学品,如异丙醇、异丁醇、异戊二烯、糖类和脂肪酸及其衍生物等<sup>[42]</sup> (表 2)。

表 2 自养生物工程改造生产高价值化学品

Table 2 High-value chemicals produced by engineered autotrophic microorganisms					
类别	菌株	原料	产品	产量或产率	参考文献
醇类	永达尔梭菌( <i>Clostridium ljungdahlii</i> )	CO <sub>2</sub> /CO/H <sub>2</sub>	乙醇	19 g/L	[43]
	自产醇梭菌( <i>Clostridium autoethanogenum</i> )	CO <sub>2</sub> /CO/H <sub>2</sub>	异丙醇	3 g/L/h	[44]
	食一氧化碳梭菌( <i>Clostridium carboxidivorans</i> )	CO <sub>2</sub> 、CO 和 H <sub>2</sub>	乙醇和丁醇	乙醇 3 g/L, 丁醇 0.35 g/L	[45]
	真氧产碱杆菌( <i>Raistonia eutropha</i> H16)	CO <sub>2</sub>	高级醇	-	[46-47]

(续表 2)

类别	菌株	原料	产品	产量或产率	参考文献
有机酸	伍氏醋杆菌( <i>Acetobacterium woodii</i> )	CO <sub>2</sub>	甲酸	330 mmol/L, 14 d	[48]
	伍氏醋杆菌	CO <sub>2</sub> /H <sub>2</sub>	醋酸盐	51 g/L	[49]
	梭菌 ( <i>Clostridium aceticum</i> 或 <i>Clostridium carboxidivorans</i> )	CO <sub>2</sub> 和零价铁 (ZVI)	乙酸和乙醇	乙酸 2.11 g/L, 乙醇 125 mg/L	[50]
	伍氏醋杆菌和梭菌( <i>Clostridium drakei</i> )	CO <sub>2</sub> /H <sub>2</sub>	乳酸	8.1 g/L	[51]
	自产醇梭菌	CO <sub>2</sub>	丁酸	5.56 g/L	[52]
	永达尔梭菌	CO <sub>2</sub>	丁酸	4.5 g/L	[53]
	非丙二酸柠檬酸杆菌 ( <i>Citrobacter amalonaticus</i> )	CO <sub>2</sub> /H <sub>2</sub>	琥珀酸	12 g/L	[54]
	柠檬酸杆菌( <i>Citrobacter</i> BD11)	CO <sub>2</sub>	琥珀酸	15.02 g/L	[55]
	激烈火球菌( <i>Pyrococcus furiosus</i> )	CO <sub>2</sub>	3-羟基丙酸	60 mg/L	[56]
脂肪酸、油脂	芽孢杆菌( <i>Bacillus</i> sp. SS105)	CO <sub>2</sub>	生物柴油	脂肪酸甲酯 120 mg/L	[57]
生物材料	钩虫贪铜菌 H16	甲酸盐和 CO <sub>2</sub>	PHB	70% 生物质	[58]
	贪铜菌( <i>Cupriavidus eutrophus</i> B-10646)	CO <sub>2</sub> /H <sub>2</sub>	聚羟基脂肪酸 (polyhydroxyalkanoates, PHA)	50 g/L	[59]
	钩虫贪铜菌	CO <sub>2</sub> /H <sub>2</sub>	PHB	49.2 g/L	[60]
	脱氯艾德昂菌( <i>Ideonella dechloratanus</i> )	CO <sub>2</sub> /H <sub>2</sub>	PHB	5.26 g/L	[61]

异养微生物虽然不能以 CO<sub>2</sub> 作为唯一碳源进行生长,但 CO<sub>2</sub> 固定被证明在异养微生物中普遍存在。由于异养微生物生长速度快且基因操作工具完善,近年来异养微生物 CO<sub>2</sub> 固定受到越来越多的关注(表 3)。通过设计内源能量重排<sup>[62]</sup>和外源能量供应系统引入<sup>[63]</sup>来优化能量供应,通过强化 CO<sub>2</sub> 羧化途径<sup>[64]</sup>和重

构 CO<sub>2</sub> 固定途径<sup>[65]</sup>来增强异养微生物 CO<sub>2</sub> 固定。研究人员在大肠杆菌(*Escherichia coli*)中引入卡尔文循环,并借助定向进化策略,成功获得了以 CO<sub>2</sub> 为唯一碳源、甲酸为唯一能源的化能自养微生物<sup>[66]</sup>。采用类似的策略也成功应用于毕赤酵母(*Pichia pastoris*)<sup>[67]</sup>。

表 3 异养微生物工程改造生产高价值化学品

Table 3 High-value chemicals produced by engineered heterotrophic microorganisms

菌株	工程改造	原料	产品	产量或产率	参考文献
大肠杆菌	改造 甲酸水解酶 (formate hydrogenlyase, FHL-1)	H <sub>2</sub> 、CO <sub>2</sub>	甲酸	—	[68]
大肠杆菌	引入卡尔文循环支路	CO <sub>2</sub>	苹果酸	387 mmol/L	[64]
大肠杆菌	共表达羧化激酶(pck)和碳酸氢盐转运蛋白(sbtA)	CO <sub>2</sub>	琥珀酸	73.4 g/L	[69]
酿酒酵母	共表达 cbbM、sPRK、GroEL & GroES	CO <sub>2</sub> /木糖/麦芽糖	乙醇	0.47 g 乙醇/g 糖, 产率 1.5 g/(L·h <sup>-1</sup> )	[62]
巨型球菌 ( <i>Megasphaera sueciensis</i> )	结合电化学	CO <sub>2</sub>	丁酸盐	—	[52]
毕赤酵母	表达 <i>cadA</i> 和 <i>ldhL</i> 基因	CO <sub>2</sub>	衣康酸	2 g/L	[70]
大肠杆菌	四氢叶酸和甘氨酸裂解/合成酶系统还原运转	甲酸盐和 CO <sub>2</sub>	甘氨酸和丝氨酸	—	[71]

2.2 探索和设计固碳代谢通路

自然界中存在多条 CO<sub>2</sub> 固定途径,已经发现了 7 条天然 CO<sub>2</sub> 固定途径<sup>[72]</sup>,分别是 CBB、Wood-Ljungdah (WL) 途径、二羧酸/4-羟基丁酸 (dicarboxylate/4-hydroxybutyrate, DC/HB) 循环、3-羟基丙酸/4-羟基丁酸 (3-hydroxypropionate/4-hydroxybutyrate cycle, HP/HB) 循环、3-羟基丙酸 (3-hydroxypropionic acid, 3-HP) 双循环、还原三羧酸 (reductive tricarboxylic acid, rTCA) 循环和还原甘氨酸途径 (reductive glycine pathway, rGlyP)<sup>[73]</sup>。CBB 循环普遍存在,但其关键酶 RuBisCO 效率低下<sup>[74]</sup>,提高其活性是研究热点<sup>[75]</sup>;WL 和 rTCA 所需 ATP 较少且能效高,但需要复杂反应辅因子;TCA 循环和 DC/HB 循环利用乙酰辅酶 A/琥珀酰辅酶 A 循环固定 CO<sub>2</sub>;3-HP 循环和 HP/HB 循环将碳酸氢盐同化到乙酰辅酶 A/琥珀酰辅酶 A 循环中。

除了天然固碳途径,更加高效的人工固碳途径也不断被设计出来 (表 4)。德国马克斯·普朗克陆地微

生物研究所构建了巴豆酰辅 A/乙基丙二酰辅 A/羟丁基辅 A (crotonyl-CoA/ethylmalonyl-CoA/hydroxybutyryl-CoA, CETCH) 循环将二氧化碳转化为乙醛酸<sup>[76]</sup>;中国科学院天津工业生物技术研究所设计了二氧化碳转化淀粉的 ASAP (artificial starch anabolic pathway) 途径<sup>[77]</sup>和二氧化碳转化己糖的 ACSP (artificial CO<sub>2</sub>-to-sugars pathway) 途径<sup>[78]</sup>;中国科学院微生物研究所创建最小化人工固碳 POAP (pyruvate carboxylase, oxaloacetate acetylhydrolase, acetate-CoA ligase, and pyruvate synthase) 循环,通过四步反应将二氧化碳转化为草酸<sup>[79]</sup>;西湖大学创建了生物催化与化学催化 (非酶) 有机整合的固碳途径 (integrated chemoenzymatic CO<sub>2</sub> to amino-acid pathway, ICE-CAP)<sup>[80]</sup>,可以不需要 ATP 和 NAD(P)H,固碳过程中的还原力可以由小分子还原剂二硫代苏糖醇 (dithiothreitol, DTT) 提供。然而,目前大多数人工设计的固碳途径仅在体外具有活性。

表 4 天然和人工固碳途径  
Table 4 Natural and artificial carbon sequestration pathways

通路	条件	反应步骤	产物	ATP/CO <sub>2</sub> (mol/mol)	NAD(P)H/CO <sub>2</sub> (mol/mol)	参考文献
CBB 循环	有氧	11	GA-3P	3	2	[79]
3-羟基丙酸双循环	有氧	16	丙酮酸	1.67	1.67	[79]
WL 通路	厌氧	8	乙酰辅酶 a	0.5	2	[70]
rTCA 循环	厌氧	9	乙酰辅酶 a	1	2	[79]
DC/HB 循环	厌氧	14	乙酰辅酶 a	1.5	2	[79]
HP/HB 循环	有氧	16	乙酰辅酶 a	2	2	[79]
CETCH 循环	有氧	12	乙醛酸	1	4	[76]
rGPS-MCG 系统	有氧/厌氧	15	乙酰辅酶 A、丙酮酸和苹果酸	2.5	2.5	[81]
ASAP 途径	有氧	11	淀粉	0.5	2	[77]
ACSP 途径	有氧	8	葡萄糖	1/6	0	[78]
POAP 循环	厌氧	4	草酸	1	0.5	[79]
ICE-CAP 循环	厌氧	8	氨基酸和有机酸	0	0	[80]

2.3 扩展和创新产品品类

固碳微生物的多样性令人惊叹,结合转基因菌株的能力以及代谢工程、蛋白质工程和合成生物学工具的最新进展,使得利用 CO<sub>2</sub> 生产各种高价值生物基产品成为可能。当前已经实现从一碳到多碳的 40 余种化学品的二氧化碳生物转化,覆盖有机醇、有机酸、脂肪酸和油脂、糖类、色素、氨基酸和蛋白质以及生物材料等各种类型 (表 5),为低碳生物化工转型提供了重要的技术基础。

3 二氧化碳生物转化技术产业化推进

虽然二氧化碳生物转化研究已经取得诸多突破,但产业化还处于起步阶段,不断有新创企业加入赛道。目前关注二氧化碳生物转化的公司主要包括三类:面临低碳转型的传统化工巨头、较早入局的藻类生物制造公司以及专注于微生物/酶转化的新创企业。

表 5 二氧化碳生物转化代表性高价值化学品及生产菌株

Table 5 Representative high-value chemicals and production strains for carbon dioxide bioconversion			
分类	主要产品	生产菌株	参考文献
C1	甲烷、甲醇、甲酸	甲烷菌( <i>Methanosaeta concilii</i> )、凯伍嗜热厌氧菌	[82-85]
C2	乙醇、乙烯、乙酸	酿酒酵母、蓝绿藻( <i>Cyanobacteria</i> )、伍氏醋杆菌	[86-88]
C3	丙酮、乳酸、3-羟基丙酸、异丙醇、1, 3-丙二醇、甘油	乙醇梭菌、小球藻( <i>Chlorella</i> sp. GD)、蓝绿藻、集胞藻、伍氏醋杆菌、聚球藻	[44, 89-93]
C4	正丁醇、异丁醇、2, 3-丁二醇、3-羟基丁酸、丁二酸	沼泽红假单胞菌( <i>Rhodopseudomonas palustris</i> )、黏液优杆菌( <i>Eubacterium limosum</i> )、醋杆菌( <i>acetogenic bacteria</i> )	[94-99]
C5	甲基-丁醇、异戊二烯	聚球藻、蓝绿藻、非丙二酸柠檬酸杆菌	[100-102]
C6	葡萄糖	聚球藻	[96, 103]
CN	淀粉、蛋白、油脂、PHA、PHB	小球藻( <i>Chlorella</i> sp. AE-10)、节旋藻、绿球藻( <i>Chlorococcum littorale</i> )、钩虫贪铜菌	[18, 60, 104-105]

3.1 传统化工巨头

基于政策压力和社会关注,大部分传统化工巨头正在积极谋求低碳转型,探索可持续的生产方式,以减少二氧化碳排放。这些化工企业通常具有丰富的资源和技术实力,利用自身的经验和渠道优势,联合生物科技新创公司,在二氧化碳生物转化领域取得诸多突破(表6)。例如,生物制药公司诺和诺德成立跨学科的二氧化碳研究中心,重点关注微生物和电化学将二氧化碳转化为燃料和塑料;生物技术公司 CHITOSE 领导 MATSURI 藻类制造项目于 2023 年 4 月完成了一个占地面积 5 公顷的 CHITOSE 碳捕获中心,计划在 2027 年达到 100 公顷的规模,2030 年扩大到 2 000 公顷;2020 年,山西华新能源集团与百年集团合作投资“碳中和微藻循环经济产业园”,打造山西省乃至全国第一个生物天然气+微藻固碳的零碳循环经济新模式。

生物质能结合碳捕集与封存技术被认为是将全球碳排放稳定在低水平的关键技术。截至 2020 年 10 月,全球共有 13 个 BECCS 项目。欧洲最著名的 BECCS 项目为英国 Drax 发电站计划部署的生物质耦合发电,其建成后两台机组具有每年 800 万吨的碳捕集和封存能力。美国 BECCS 项目主要在堪萨斯州的 Arkalon 与 Bonanza 乙醇厂,碳封存主要用于提高原油采收率<sup>[106]</sup>。2022 年 1 月至 2023 年 6 月,全球共宣布了 20 个 BECCS 设施新建计划(每年约 1 500 万吨 CO<sub>2</sub> 的生物捕集规模),预计到 2030 年形成 5 000 万吨的二氧化碳去除能力<sup>[107]</sup>。

3.2 藻类生物制造公司

藻类是自然界中增长最快的植物有机体。除了酵母和细菌,藻类正在成为合成生物制造的第三大支柱,

藻类生物制造公司也成为二氧化碳生物转化的主力军。近些年,鉴于海藻在二氧化碳固定和生态修复方面的巨大潜力,全球都在加大对藻类的研发投入,刺激藻类生物制造产业发展。据 Credence 研究报告,到 2023 年,全球藻类市场将突破 3 000 亿元大关。如表 7 所示,藻类生物制造公司已经能够生产包括燃料、化学品、材料、食品、药品在内的各种生物技术产品,但目前食品领域仍然占据市场的主要份额。亚太地区由于热带资源丰富,是藻类种植市场的主导者。展望未来,产能扩大、产品多元化和光合能效提高是藻类生物制造企业重点关注的发展方向。

3.3 微生物/酶转化公司

目前全球专门从事微生物/酶转化的公司有十余家(表 8),实现量产的有 LanzaTech、首钢朗泽、巨鹏生物、Arkeon Bio 以及 Solar Foods 等。新西兰 LanzaTech 是碳捕获和转化技术的领先者,拥有专利 1 250 多项,采用来自兔肠道的自产醇梭菌,生产包括化学品、燃料、材料、蛋白食品在内的多种高价值产品。通过技术授权和合作开发的模式,LanzaTech 将二氧化碳转化技术进行有效商业化,在中国已经建成 3 家商业化工厂,还有 14 家工厂在建。巨鹏生物收购英力士生物(Ineos Bio)的核心技术,通过细菌发酵将富含二氧化碳的工业尾气转化成燃料乙醇,2019 年与山西潞安合作,利用工业废气生产 20 万吨/年燃料乙醇(一期 2 万吨/年示范项目)。奥地利 Arkeon Bio 公司利用古生菌(*Archaea*)气体发酵技术一步生产 20 种人体所需的氨基酸,2023 年 7 月 150 L 中试生产设施投产,预计 2024 年底 3 000 L 设施投产。芬兰 Solar Foods 利用细菌将二氧化碳、氢气和含氮营养素生产蛋白 Solein, 2022 年

表 6 二氧化碳生物转化技术研发代表性化工企业

Table 6 Representative chemical enterprises for carbon dioxide bioconversion

企业名称	国家	主要产品	技术布局
Calgren Renewable Fuels	美国	乙醇	2015 年建立 BECCS 工厂,二氧化碳转化能力为 15 万吨/年
Drax Biomass	英国	生物质能	2019 年投资约 4 000 万英镑启动 BECCS 项目,预计每年利用 CO <sub>2</sub> 约 800 万吨
Johnson Matthey	英国	特种化学品	2022 年推出 HyCOgen 反向水煤气变换技术,将绿色氢气和 CO <sub>2</sub> 转化为一氧化碳,与 FT CANS 技术集成,可将 95% 的 CO <sub>2</sub> 转化为优质合成原油,进一步升级为可持续的直接燃料产品
Calgill	英国	乙醇	2016 年建立 BECCS 工厂,每年利用二氧化碳 10 万吨
Evonik	德国	特种化学品	2018 年,Evonik 与西门子联合研究 Rheticus 项目,利用可再生能源生产的电力和细菌将二氧化碳与水转化为高价值的特种化学品,2019 年项目进入第二阶段并获得德国联邦教育及研究部 350 万欧元的资金支持
Total Energies	法国	多元化能源	2020 年,Total Energies 与 LanzaTech、欧莱雅联合推出全球首创的环保可持续包装工艺,可用于生产化妆品塑料包装,原料来自捕集和回收的工业碳排放
AlcoBioFuel	比利时	乙醇	2016 年建立 BECCS 工厂,每年利用二氧化碳 10 万吨
Novo Nordisk	丹麦	生物制药	成立跨学科的二氧化碳研究中心,重点关注微生物和电化学,将二氧化碳转化为燃料和塑料
Lantmännen Agroetanol	瑞典	乙醇	2015 年建立 BECCS 工厂,每年利用二氧化碳 20 万吨
Chitose Group	日本	生物技术	领导 MATSURI 藻类制造项目,于 2023 年 4 月完成占地面积 5 公顷的 CHITOSE 碳捕获中心
山西华新能源集团	中国	新能源	2020 年,山西华新能源集团与百年集团合作投资“碳中和微藻循环经济产业园”,打造山西省乃至全国第一个“生物天然气+微藻固碳”的零碳循环经济新模式

表 7 藻类生物制造代表性企业

Table 7 Representative algae biomanufacturing companies

企业名称	国家	成立年份	核心产品和技术
Solazyme	美国	2003	微藻生物燃料,标准工业发酵设备,7.5 万升规模
Euglena	日本	2005	藻类燃料、功能性食品和化妆品,堤坝型微藻培养池,施工成本降低约 90%,施工周期缩短约 75%
Aurora Algae	美国	2006	光合藻类的平台,生产药物、营养补充剂、饲料、水产养殖、食品和饮料以及燃料等
Pond Technologies	澳大利亚	2007	封闭式的光生物反应系统,含有大量二氧化碳的工业烟气直接喷射到反应系统中,藻类产量可达普通池塘的 20 倍
Joule Unlimited	美国	2007	藻类生物燃料(燃料乙醇和生物柴油)Helioculture 设施,每平方米年产量超过 18.7 升
Sapphire Energy	美国	2007	藻类生物燃料,设施名为 IABR,6.7 万平方米池塘,机械和加工设备占地 121.4 万平方米
新奥生物	中国	2007	生产燃料、化学品和食品等,室外跑道池养殖基地,拥有 5 000 吨/年微藻生物柴油示范工程,占地 280 万平方米
Photanol	荷兰	2008	生物燃料和其他化学品
国投微藻生物科技中心	中国	2013	生物柴油、虾青素等,两步法光生物反应器微藻生长系统装置,年产雨生红球藻 1 000吨,虾青素提取率在 85% 时可得 34 吨虾青素
Provectus Algae	澳大利亚	2018	提供藻类生物合成服务,用于生产药物、疫苗、植物性食品和香料、天然生物农药以及治疗传染病、炎症和心血管疾病的新型生物技术产品

获批在新加坡销售含有 Solein 的食品,该公司正在芬兰赫尔辛基附近建造其第一家商业规模的工厂,计划 2024 年第一季度全面投入运营,预计年产 100 吨微生物蛋白。目前,二氧化碳微生物转化公司的产品多集中在经济价值较高的蛋白类产品,底盘细胞优化和产品种类扩展是未来发展的重要方向。



表 8 二氧化碳微生物/酶转化代表性企业

Table 8 Representative companies for microbial/enzymatic conversion of CO<sub>2</sub>

名称/国别	关键技术	原料	主要产品	产能
LanzaTech/新西兰	自产醇梭菌	CO、H <sub>2</sub> 、CO <sub>2</sub>	乙醇、微生物蛋白	燃料乙醇 4 700 万加仑
首钢朗泽/中国	LanzaTech 技术授权	工业尾气	乙醇、微生物蛋白	燃料乙醇 4.5 万吨、蛋白粉 5 000 吨
巨鹏生物/中国	收购英力士生物技术	合成气	乙醇	燃料乙醇 2 万吨/年(计划 20 万吨/年)
吉来博/中国	乙酸菌和酵母菌	工业尾气	乙醇、饲用单细胞蛋白和不饱和长链油脂	-
Arkeon Bio/奥地利	古生菌	CO <sub>2</sub>	氨基酸	150 L 投产, 预计 2024 年底投产 3 000 L
Solar Foods/芬兰	黄杆菌属菌株	CO <sub>2</sub> 和 H <sub>2</sub>	微生物蛋白质	计划 100 吨微生物蛋白
CO <sub>2</sub> Solutions/加拿大	碳酸酐酶	CO <sub>2</sub>	碳捕集	-
光羽生物/中国	光合微生物	CO <sub>2</sub>	苯乳酸、苯甘氨酸	-
NovoNutrients/美国	微生物	CO <sub>2</sub> 和 H <sub>2</sub>	蛋白质、类胡萝卜素	计划吨级类胡萝卜素

#### 4 总结与展望

天然固碳的自养微生物来源广泛,但是生长速度普遍较慢,能量传递效率较低,生物制造生产效率不高,工业应用有限。当前工程改造较为成熟的微藻在生物能源和化学品制造方面可发挥重要作用,藻类培养的可扩展性、操作稳定性和成本控制是其商业化挑战。其他自养微生物遗传工具受限,能量转化效率、固碳转化效率和产品受限是发展瓶颈。天然异养微生物生长速度快,通过羧化反应固定 CO<sub>2</sub>,通过有机物分解获得所需底物和能量,由于其基因操作工具更加先进,代谢路径复杂,可以通过修改代谢路径实现目标化学品的积累,优化能量供应增强碳固定是重要研究课题。此外,借助计算机辅助设计,研究人员可以模仿生物体内代谢途径,在无细胞环境中利用单酶或组合酶及辅酶将二氧化碳定向转化为目标化合物,这种无细胞系统在热力学和能量利用效率方面更具优势,但短期内高昂的成本难以满足工业制造的要求。未来,研究人员将继续探寻高效固碳微生物,设计和优化遗传工具,挖掘高效固碳通路,提升生物固碳能量转化效率,优化细胞代谢网络,打通二氧化碳向多种化学品的生物转化途径。

与生物固碳相比,化学固碳可实现更高的固碳效率和能量转化效率,是目前更具成本优势的固碳方式。由于直接化学固碳的能量来源不可再生,耦合化学固碳和生物转化是实现二氧化碳高值化利用的创新方向。例如,将二氧化碳通过电化学转化为甲醇、甲酸或

乙酸,再通过生物过程可以实现大部分石油基化学品生产。但在无机-有机复杂系统中,能量利用、CO<sub>2</sub> 还原、多碳生物转化都被整合在一个细胞里面,不仅受气液传质、电极-生物界面相容等工艺影响,还受生物电能利用机制、自养生物代谢规律所限,当前整体固碳转化效率依然较低。未来需继续通过设计合成高效固碳元件、攻克化能/光能/电能等非生物能转化壁垒,优化光-酶与电-酶协同催化效率,构建更加协调的光电化生复合固碳体系,开发配套固、液、气三相混合发酵工艺,打通二氧化碳到淀粉、蛋白质、化工醇、有机酸等的高效人工合成路线,实现二氧化碳规模化生物化工利用,助力完成全球碳中和目标。

目前,二氧化碳生物转化技术的产业化还处于起步阶段,过程能效和生产成本是制约技术转化的主要瓶颈。生物燃料和蛋白类食品是生物固碳实现商业化的主要产品,未来具有高附加值的精细化学品发展潜力巨大。为了促进二氧化碳生物转化技术的产业化,政府和产业界需要进一步增加激励措施,鼓励生物科技企业瞄准能效提高和过程控制,降低生产成本,开发更加丰富的高价值产品,推动实现更多石油基产品的部分和完全替代;构建生物制造基础设施,并为其配备必要的资源和设备,支持新型生物技术产品从原型生产走向中试生产和规模扩大;建立更加清晰透明的审查和批准流程,解决新型生物技术产品面临的监管不确定性问题等。

致谢 感谢中国科学院战略研究与决策支持系统建设专项项目 (GHJ-ZLZX-2023-06) 对本研究的资助。

## 参考文献

- [ 1 ] Gong F Y, Zhu H W, Zhang Y P, et al. Biological carbon fixation: from natural to synthetic. *Journal of CO<sub>2</sub> Utilization*, 2018, 28: 221-227.
- [ 2 ] Matson M M, Atsumi S. Photomixotrophic chemical production in cyanobacteria. *Current Opinion in Biotechnology*, 2018, 50: 65-71.
- [ 3 ] Hu G P, Li Y, Ye C, et al. Engineering microorganisms for enhanced CO<sub>2</sub> sequestration. *Trends in Biotechnology*, 2019, 37 (5): 532-547.
- [ 4 ] Barenholz U, Davidi D, Reznik E, et al. Design principles of autocatalytic cycles constrain enzyme kinetics and force low substrate saturation at flux branch points. *eLife*, 2017, 6: e20667.
- [ 5 ] Knoot C J, Ungerer J, Wangikar P P, et al. Cyanobacteria: promising biocatalysts for sustainable chemical production. *Journal of Biological Chemistry*, 2018, 293(14): 5044-5052.
- [ 6 ] Palovaara J, Akram N, Baltar F, et al. Stimulation of growth by proteorhodopsin phototrophy involves regulation of central metabolic pathways in marine planktonic bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(35): E3650-8.
- [ 7 ] Yang F, Zhang J L, Cai Z, et al. Exploring the oxygenase function of Form II Rubisco for production of glycolate from CO<sub>2</sub>. *AMB Express*, 2021, 11(1): 65.
- [ 8 ] Liang F Y, Englund E, Lindberg P, et al. Engineered cyanobacteria with enhanced growth show increased ethanol production and higher biofuel to biomass ratio. *Metabolic Engineering*, 2018, 46: 51-59.
- [ 9 ] Gao Z X, Zhao H, Li Z M, et al. Photosynthetic production of ethanol from carbon dioxide in genetically engineered cyanobacteria. *Energy & Environmental Science*, 2012, 5(12): 9857-9865.
- [ 10 ] Ismail M M, Ismail G A, El-Sheekh M M. Potential assessment of some micro- and macroalgal species for bioethanol and biodiesel production. *Energy Sources, Part A: Recovery, Utilization, and Environmental Effects*, 2020, DOI: 10. 1080/15567036. 2020. 1758853.
- [ 11 ] Zhou J, Zhang F L, Meng H K, et al. Introducing extra NADPH consumption ability significantly increases the photosynthetic efficiency and biomass production of cyanobacteria. *Metabolic Engineering*, 2016, 38: 217-227.
- [ 12 ] Treece T R, Gonzales J N, Pressley J R, et al. Synthetic biology approaches for improving chemical production in cyanobacteria. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2022, 10: 869195.
- [ 13 ] Shinjinee S, Damini J, Annesha S, et al. Metabolic engineering of a fast-growing cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC 11801 for photoautotrophic production of succinic acid. *Biotechnology for Biofuels*, 2020, 13(1): 89.
- [ 14 ] Hirokawa Y, Goto R, Umetani Y, et al. Construction of a novel D-lactate producing pathway from dihydroxyacetone phosphate of the Calvin cycle in cyanobacterium, *Synechococcus elongatus* PCC7942. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2017, 124 (1): 54-61.
- [ 15 ] Li C, Tao F, Ni J, et al. Enhancing the light-driven production of D-lactate by engineering cyanobacterium using a combinational strategy. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 9777.
- [ 16 ] Mendez-Perez D, Begemann M B, Pflieger B F. Modular synthase-encoding gene involved in  $\alpha$ -olefin biosynthesis in *Synechococcus* sp. strain PCC 7002. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(12): 4264-4267.
- [ 17 ] Włodarczyk A, Selão T T, Norling B, et al. Newly discovered *Synechococcus* sp. PCC 11901 is a robust cyanobacterial strain for high biomass production. *Communications Biology*, 2020, 3: 215.
- [ 18 ] Ota M, Takenaka M, Sato Y, et al. Variation of photoautotrophic fatty acid production from a highly CO<sub>2</sub> tolerant alga, *Chlorococcum littorale*, with inorganic carbon over narrow ranges of pH. *Biotechnology Progress*, 2015, 31(4): 1053-1057.
- [ 19 ] Ortiz Montoya E Y, Casazza A A, Aliakbarian B, et al. Production of *Chlorella vulgaris* as a source of essential fatty acids in a tubular photobioreactor continuously fed with air enriched with CO<sub>2</sub> at different concentrations. *Biotechnology Progress*, 2014, 30(4): 916-922.
- [ 20 ] Silambarasan S, Logeswari P, Sivaramakrishnan R, et al. Removal of nutrients from domestic wastewater by microalgae coupled to lipid augmentation for biodiesel production and influence of deoiled algal biomass as biofertilizer for *Solanum lycopersicum* cultivation. *Chemosphere*, 2021, 268: 129323.
- [ 21 ] Saliu F, Magoni C, Torelli A, et al. Omega-3 rich oils from microalgae: a chitosan mediated *in situ* transesterification method. *Food Chemistry*, 2021, 337: 127745.
- [ 22 ] Li X P, Liu J P, Chen G Y, et al. Extraction and purification of eicosapentaenoic acid and docosahexaenoic acid from microalgae: a critical review. *Algal Research*, 2019, 43: 101619.
- [ 23 ] Allen K M, Habte-Tsion H M, Thompson K R, et al. Freshwater microalgae (*Schizochytrium* sp.) as a substitute to fish oil for shrimp feed. *Scientific Reports*, 2019, 9: 6178.
- [ 24 ] Salama E S, Hwang J H, El-Dalatony M M, et al. Enhancement of microalgal growth and biocomponent-based transformations for improved biofuel recovery: a review. *Bioresource Technology*,

- 2018, 258; 365-375.
- [25] Kim H M, Oh C H, Bae H J. Comparison of red microalgae (*Porphyridium cruentum*) culture conditions for bioethanol production. *Bioresource Technology*, 2017, 233; 44-50.
  - [26] da Maia J L, Cardoso J S, da Silveira Mastrantonio D J, et al. Microalgae starch: a promising raw material for the bioethanol production. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, 165; 2739-2749.
  - [27] Mathiot C, Ponge P, Gallard B, et al. Microalgae starch-based bioplastics: screening of ten strains and plasticization of unfractionated microalgae by extrusion. *Carbohydrate Polymers*, 2019, 208; 142-151.
  - [28] Matos J, Cardoso C, Gomes A, et al. Bioprospection of *Isochrysis galbana* and its potential as a nutraceutical. *Food & Function*, 2019, 10(11); 7333-7342.
  - [29] Lee H R, Kim K, Mun S C, et al. A new method to produce cellulose nanofibrils from microalgae and the measurement of their mechanical strength. *Carbohydrate Polymers*, 2018, 180; 276-285.
  - [30] Rajendran L, Nagarajan N G, Karuppan M. Enhanced biomass and lutein production by mixotrophic cultivation of *Scenedesmus* sp. using crude glycerol in an airlift photobioreactor. *Biochemical Engineering Journal*, 2020, 161; 107684.
  - [31] Pourkarimi S, Hallajisani A, Alizadehdakheel A, et al. Factors affecting production of beta-carotene from *Dunaliella salina* microalgae. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2020, 29; 101771.
  - [32] Mascia F, Girolomoni L, Alcocer M J P, et al. Functional analysis of photosynthetic pigment binding complexes in the green alga *Haematococcus pluvialis* reveals distribution of astaxanthin in photosystems. *Scientific Reports*, 2017, 7(1); 16319.
  - [33] Petrushkina M, Gusev E, Sorokin B, et al. Fucoxanthin production by heterokont microalgae. *Algal Research*, 2017, 24; 387-393.
  - [34] Munawaroh H S H, Gumilar G G, Nurjanah F, et al. *In-vitro* molecular docking analysis of microalgae extracted phycocyanin as an anti-diabetic candidate. *Biochemical Engineering Journal*, 2020, 161; 107666.
  - [35] Vizcaino A J, Sáez M I, Martínez T F, et al. Differential hydrolysis of proteins of four microalgae by the digestive enzymes of gilthead sea bream and Senegalese sole. *Algal Research*, 2019, 37; 145-153.
  - [36] Qazi W M, Ballance S, Uhlen A K, et al. Protein enrichment of wheat bread with the marine green microalgae *Tetraselmis chuii*: impact on dough rheology and bread quality. *LWT*, 2021, 143; 111115.
  - [37] Li Y C, Lammi C, Boschini G, et al. Recent advances in microalgae peptides: cardiovascular health benefits and analysis. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2019, 67(43); 11825-11838.
  - [38] Lin J Y, Tan S I, Yi Y C, et al. High-level production and extraction of C-phycocyanin from cyanobacteria *Synechococcus* sp. PCC7002 for antioxidation, antibacterial and lead adsorption. *Environmental Research*, 2022, 206; 112283.
  - [39] Montalvo G E B, Thomaz-Soccol V, Vandenberghe L P S, et al. *Arthrospira maxima* OF15 biomass cultivation at laboratory and pilot scale from sugarcane vinasse for potential biological new peptides production. *Bioresource Technology*, 2019, 273; 103-113.
  - [40] Samadhiya K, Ghosh A, Kashyap M, et al. Bioprospecting of native algal strains with unique lipids, proteins, and carbohydrates signatures: a time dependent study. *Environmental Progress & Sustainable Energy*, 2022, 41(2); e13735.
  - [41] Nybo S E, Khan N E, Woolston B M, et al. Metabolic engineering in chemolithoautotrophic hosts for the production of fuels and chemicals. *Metabolic Engineering*, 2015, 30; 105-120.
  - [42] Pan H J, Wang J, Wu H L, et al. Synthetic biology toolkit for engineering *Cupriavidus necator* H16 as a platform for CO<sub>2</sub> valorization. *Biotechnology for Biofuels*, 2021, 14(1); 212.
  - [43] Martin M E, Richter H, Saha S, et al. Traits of selected *Clostridium* strains for syngas fermentation to ethanol. *Biotechnology and Bioengineering*, 2016, 113(3); 531-539.
  - [44] Liew F E, Nogle R, Abdalla T, et al. Carbon-negative production of acetone and isopropanol by gas fermentation at industrial pilot scale. *Nature Biotechnology*, 2022, 40(3); 335-344.
  - [45] Cheng C, Li W M, Lin M, et al. Metabolic engineering of *Clostridium carboxidivorans* for enhanced ethanol and butanol production from syngas and glucose. *Bioresource Technology*, 2019, 284; 415-423.
  - [46] Liu C, Colón B C, Ziesack M, et al. Water splitting-biosynthetic system with CO<sub>2</sub> reduction efficiencies exceeding photosynthesis. *Science*, 2016, 352(6290); 1210-1213.
  - [47] Jugder B E, Lebharr H, Aguey-Zinsou K F, et al. Production and purification of a soluble hydrogenase from *Ralstonia eutropha* H16 for potential hydrogen fuel cell applications. *MethodsX*, 2016, 3; 242-250.
  - [48] Schwarz F M, Moon J, Oswald F, et al. Biological hydrogen storage and release through multiple cycles of bi-directional hydrogenation of CO<sub>2</sub> to formic acid in a single process unit. *Joule*, 2022, 6(6); 1304-1319.
  - [49] Straub M, Demler M, Weuster-Botz D, et al. Selective enhancement of autotrophic acetate production with genetically

- modified *Acetobacterium woodii*. Journal of Biotechnology, 2014, 178: 67-72.
- [50] Bayar B, Veiga M C, Kennes C. Bioproduction of acetic acid from carbon dioxide as single substrate and zero valent iron (ZVI) by clostridia. Journal of CO<sub>2</sub> Utilization, 2022, 58: 101915.
- [51] Herzog J, Mook A, Guhl L, et al. Novel synthetic co-culture of *Acetobacterium woodii* and *Clostridium drakei* using CO<sub>2</sub> and *in situ* generated H<sub>2</sub> for the production of caproic acid via lactic acid. Engineering in Life Sciences, 2023, 23(1): e2100169.
- [52] Battle-Vilanova P, Ganigué R, Ramió-Pujol S, et al. Microbial electrosynthesis of butyrate from carbon dioxide: production and extraction. Bioelectrochemistry, 2017, 117: 57-64.
- [53] Huang H, Chai C S, Li N, et al. CRISPR/Cas9-based efficient genome editing in *Clostridium ljungdahlii*, an autotrophic gas-fermenting bacterium. ACS Synthetic Biology, 2016, 5(12): 1355-1361.
- [54] Amulya K, Mohan S V. Fixation of CO<sub>2</sub>, electron donor and redox microenvironment regulate succinic acid production in *Citrobacter amalonaticus*. Science of the Total Environment, 2019, 695: 133838.
- [55] Jin T Z, Wang Y J, Yao S, et al. Bioconversion of carbon dioxide to succinate by *Citrobacter*. Chemical Engineering Journal, 2023, 452: 139668.
- [56] Keller M W, Schut G J, Lipscomb G L, et al. Exploiting microbial hyperthermophilicity to produce an industrial chemical, using hydrogen and carbon dioxide. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(15): 5840-5845.
- [57] Maheshwari N, Kumar M, Thakur I S, et al. Carbon dioxide biofixation by free air CO<sub>2</sub> enriched (FACE) bacterium for biodiesel production. Journal of CO<sub>2</sub> Utilization, 2018, 27: 423-432.
- [58] Panich J, Fong B, Singer S W. Metabolic engineering of *Cupriavidus necator* H16 for sustainable biofuels from CO<sub>2</sub>. Trends in Biotechnology, 2021, 39(4): 412-424.
- [59] Volova T G, Kiselev E G, Shishatskaya E I, et al. Cell growth and accumulation of polyhydroxyalkanoates from CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub> of a hydrogen-oxidizing bacterium, *Cupriavidus eutrophus* B-10646. Bioresource Technology, 2013, 146: 215-222.
- [60] Islam Mozumder M S, Garcia-Gonzalez L, De Wever H, et al. Poly(3-hydroxybutyrate) (PHB) production from CO<sub>2</sub>: model development and process optimization. Biochemical Engineering Journal, 2015, 98: 107-116.
- [61] Tanaka K, Miyawaki K, Yamaguchi A, et al. Cell growth and P(3HB) accumulation from CO<sub>2</sub> of a carbon monoxide-tolerant hydrogen-oxidizing bacterium, *Ideonella* sp. O-1. Applied Microbiology and Biotechnology, 2011, 92(6): 1161-1169.
- [62] Li Y J, Wang M M, Chen Y W, et al. Engineered yeast with a CO<sub>2</sub>-fixation pathway to improve the bio-ethanol production from xylose-mixed sugars. Scientific Reports, 2017, 7: 43875.
- [63] Roger M, Brown F, Gabrielli W, et al. Efficient hydrogen-dependent carbon dioxide reduction by *Escherichia coli*. Current Biology, 2018, 28(1): 140-145, e2.
- [64] Hu G P, Zhou J, Chen X L, et al. Engineering synergetic CO<sub>2</sub>-fixing pathways for malate production. Metabolic Engineering, 2018, 47: 496-504.
- [65] Antonovsky N, Gleizer S, Noor E, et al. Sugar synthesis from CO<sub>2</sub> in *Escherichia coli*. Cell, 2016, 166(1): 115-125.
- [66] Gleizer S, Ben-Nissan R, Bar-On Y M, et al. Conversion of *Escherichia coli* to generate all biomass carbon from CO<sub>2</sub>. Cell, 2019, 179(6): 1255-1263, e12.
- [67] Gassler T, Sauer M, Gasser B, et al. The industrial yeast *Pichia pastoris* is converted from a heterotroph into an autotroph capable of growth on CO<sub>2</sub>. Nature Biotechnology, 2020, 38(2): 210-216.
- [68] Roger M, Reed T C P, Sargent F. Harnessing *Escherichia coli* for bio-based production of formate under pressurized H<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> gases. Applied and Environmental Microbiology, 2021, 87(21): e0029921.
- [69] Zhu L W, Zhang L, Wei L N, et al. Collaborative regulation of CO<sub>2</sub> transport and fixation during succinate production in *Escherichia coli*. Scientific Reports, 2015, 5: 17321.
- [70] Baumschabl M, Ata Ö, Mitic B M, et al. Conversion of CO<sub>2</sub> into organic acids by engineered autotrophic yeast. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2022, 119(47): e2211827119.
- [71] Yishai O, Bouzon M, Döring V, et al. *In vivo* assimilation of one-carbon via a synthetic reductive glycine pathway in *Escherichia coli*. ACS Synthetic Biology, 2018, 7(9): 2023-2028.
- [72] Figueroa I A, Barnum T P, Somasekhar P Y, et al. Metagenomics-guided analysis of microbial chemolithoautotrophic phosphite oxidation yields evidence of a seventh natural CO<sub>2</sub> fixation pathway. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(1): E92-E101.
- [73] Liu Z H, Wang K, Chen Y, et al. Third-generation biorefineries as the means to produce fuels and chemicals from CO<sub>2</sub>. Nature Catalysis, 2020, 3(3): 274-288.
- [74] Shi L X, Theg S M. The chloroplast protein import system: from algae to trees. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Cell Research, 2013, 1833(2): 314-331.
- [75] Liang F Y, Lindblad P. *Synechocystis* PCC 6803 overexpressing RuBisCO grow faster with increased photosynthesis. Metabolic Engineering Communications, 2017, 4: 29-36.

- [76] Schwander T, Schada von Borzyskowski L, Burgener S, et al. A synthetic pathway for the fixation of carbon dioxide *in vitro*. Science, 2016, 354(6314): 900-904.
- [77] Cai T, Sun H B, Qiao J, et al. Cell-free chemoenzymatic starch synthesis from carbon dioxide. Science, 2021, 373(6562): 1523-1527.
- [78] Yang J G, Song W, Cai T, et al. *De novo* artificial synthesis of hexoses from carbon dioxide. Science Bulletin, 2023, 68(20): 2370-2381.
- [79] Xiao L, Liu G X, Gong F Y, et al. A minimized synthetic carbon fixation cycle. ACS Catalysis, 2022, 12(1): 799-808.
- [80] Liu J M, Zhang H, Xu Y Y, et al. Turn air-captured CO<sub>2</sub> with methanol into amino acid and pyruvate in an ATP/NAD(P)H-free chemoenzymatic system. Nature Communications, 2023, 14(1): 2772.
- [81] Luo S S, Lin P P, Nieh L Y, et al. A cell-free self-replenishing CO<sub>2</sub>-fixing system. Nature Catalysis, 2022, 5(2): 154-162.
- [82] Song H, Choi O, Pandey A, et al. Simultaneous production of methane and acetate by thermophilic mixed culture from carbon dioxide in bioelectrochemical system. Bioresource Technology, 2019, 281: 474-479.
- [83] Christodoulou X, Okoroafor T, Parry S, et al. The use of carbon dioxide in microbial electrosynthesis: advancements, sustainability and economic feasibility. Journal of CO<sub>2</sub> Utilization, 2017, 18: 390-399.
- [84] Schwarz Fabian M, Volker M. Whole-cell biocatalysis for hydrogen storage and syngas conversion to formate using a thermophilic acetogen. Biotechnology for Biofuels, 2020, 13(1): 32.
- [85] Gomes M Z D, Masdeu G, Eiring P, et al. Improved biocatalytic cascade conversion of CO<sub>2</sub> to methanol by enzymes co-immobilized in tailored siliceous mesostructured cellular foams. Catalysis Science & Technology, 2021, 11(21): 6952-6959.
- [86] Papapetridis I, Goudriaan M, Vázquez M Y, et al. Optimizing anaerobic growth rate and fermentation kinetics in *Saccharomyces cerevisiae* strains expressing Calvin-cycle enzymes for improved ethanol yield. Biotechnology for Biofuels, 2018, 11: 17.
- [87] Vajravel S, Sirin S, Kosourov S, et al. Towards sustainable ethylene production with cyanobacterial artificial biofilms. Green Chemistry, 2020, 22(19): 6404-6414.
- [88] Karekar S, Srinivas K, Ahring B. Kinetic study on heterotrophic growth of *Acetobacterium woodii* on lignocellulosic substrates for acetic acid production. Fermentation, 2019, 5(1): 17.
- [89] Lee T M, Tseng Y F, Cheng C L, et al. Characterization of a heat-tolerant *Chlorella* sp. GD mutant with enhanced photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation efficiency and its implication as lactic acid fermentation feedstock. Biotechnology for Biofuels, 2017, 10: 214.
- [90] Wang Y P, Sun T, Gao X Y, et al. Biosynthesis of platform chemical 3-hydroxypropionic acid (3-HP) directly from CO<sub>2</sub> in cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. Metabolic Engineering, 2016, 34: 60-70.
- [91] Arslan K, Schoch T, Höfele F, et al. Engineering *Acetobacterium woodii* for the production of isopropanol and acetone from carbon dioxide and hydrogen. Biotechnology Journal, 2022, 17(5): e2100515.
- [92] Hirokawa Y, Maki Y, Hanai T. Improvement of 1, 3-propanediol production using an engineered cyanobacterium, *Synechococcus elongatus* by optimization of the gene expression level of a synthetic metabolic pathway and production conditions. Metabolic Engineering, 2017, 39: 192-199.
- [93] Savakis P, Tan X M, Du W, et al. Photosynthetic production of glycerol by a recombinant cyanobacterium. Journal of Biotechnology, 2015, 195: 46-51.
- [94] Lan E I, Liao J C. ATP drives direct photosynthetic production of 1-butanol in cyanobacteria. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(16): 6018-6023.
- [95] Bai W, Ranaivoarisoa T O, Singh R, et al. n-Butanol production by *Rhodospseudomonas palustris* TIE-1. Communications Biology, 2021, 4(1): 1257.
- [96] Kanno M, Carroll A L, Atsumi S. Global metabolic rewiring for improved CO<sub>2</sub> fixation and chemical production in cyanobacteria. Nature Communications, 2017, 8: 14724.
- [97] Jin S, Kang S, Bae J Y, et al. Development of CO gas conversion system using high CO tolerance biocatalyst. Chemical Engineering Journal, 2022, 449: 137678.
- [98] Nozzi N E, Atsumi S. Genome engineering of the 2, 3-butanediol biosynthetic pathway for tight regulation in cyanobacteria. ACS Synthetic Biology, 2015, 4(11): 1197-1204.
- [99] Jin S, Bae J Y, Song Y, et al. Synthetic biology on acetogenic bacteria for highly efficient conversion of C1 gases to biochemicals. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(20): 7639.
- [100] Shen C R, Liao J C. Photosynthetic production of 2-methyl-1-butanol from CO<sub>2</sub> in cyanobacterium *Synechococcus elongatus* PCC7942 and characterization of the native acetohydroxyacid synthase. Energy & Environmental Science, 2012, 5(11): 9574-9583.
- [101] Yao L, Qi F X, Tan X M, et al. Improved production of fatty alcohols in cyanobacteria by metabolic engineering. Biotechnology for Biofuels, 2014, 7: 94.
- [102] Gao X, Gao F, Liu D, et al. Engineering the methylerythritol phosphate pathway in cyanobacteria for photosynthetic isoprene

production from CO<sub>2</sub>. *Energy & Environmental Science*, 2016, 9(4): 1400-1411.

[103] Zheng T T, Zhang M L, Wu L H, et al. Upcycling CO<sub>2</sub> into energy-rich long-chain compounds via electrochemical and metabolic engineering. *Nature Catalysis*, 2022, 5 ( 5 ): 388-396.

[104] Cheng D J, Li D J, Yuan Y Z, et al. Improving carbohydrate and starch accumulation in *Chlorella* sp. AE10 by a novel two-stage process with cell dilution. *Biotechnology for Biofuels*, 2017, 10: 75.

[105] Zhang P, Chen K N, Xu B, et al. Chem-bio interface design for rapid conversion of CO<sub>2</sub> to bioplastics in an integrated system. *Chem*, 2022, 8(12): 3363-3381.

[106] IEA. Energy technology perspectives 2020: special report on carbon capture utilisation and storage. [2023-09-02]. [https://iea.blob.core.windows.net/assets/181b48b4-323f-454d-96fb-0bb1889d96a9/CCUS\\_in\\_clean\\_energy\\_transitions.pdf](https://iea.blob.core.windows.net/assets/181b48b4-323f-454d-96fb-0bb1889d96a9/CCUS_in_clean_energy_transitions.pdf).

[107] IEA. Bioenergy with carbon capture and storage. [2023-07-11]. <https://www.iea.org/reports/bioenergy-with-carbon-capture-and-storage>.

## Current Status and Trends in Global CO<sub>2</sub> Bioconversion Technology

WU Xiaoyan   CHEN Fang

(National Science Library (Chengdu), Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610299, China)

**Abstract** Carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) as the next-generation feedstock for bio-manufacturing holds significant importance for achieving low-carbon, green, and sustainable development. The development of CO<sub>2</sub> bioconversion technology contributes to reducing greenhouse gas emissions, facilitating carbon neutrality goals, and driving economic growth and industrial innovation, playing a crucial role in building a sustainable future. This study presents the current development status and research activities of CO<sub>2</sub> bioconversion technology by systematically investigating global policy frameworks, scientific advancements, and industrialization efforts. The research reveals that major countries and regions such as the United States, European Union, United Kingdom, and Japan have introduced strategies for carbon-negative bio-manufacturing. Key research focuses include strain exploration, metabolic engineering, scale-up production, product innovation and process improvement. However, the industrialization of CO<sub>2</sub> bioconversion faces challenges such as limited product categories and high production costs. Therefore, this paper suggests that governments and industries implement incentive measures and create an environment conducive to technological innovation and industrial transformation.

**Key words** Bioconversion   Greenhouse gases   Carbon dioxide   Bio-manufacturing