

# Research Status of Microbial Exopolysaccharide and Its Metabolic Pathway

Ning Pang<sup>1,2</sup>, Jiaqi Zhang<sup>1</sup>, Jin Qi<sup>3</sup>, Binhui Jiang<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>School of Resources and Civil Engineering, Northeastern University, Shenyang Liaoning

<sup>2</sup>Beijing Yingherui Environmental Technology Co. Ltd., Beijing

<sup>3</sup>Fushun Entry-Exit Inspection and Quarantine Bureau, Fushun Liaoning

Email: \*jiangbinhui@mail.neu.edu.cn, ponning@sina.cn

Received: May 22<sup>nd</sup>, 2017; accepted: Jun. 9<sup>th</sup>, 2017; published: Jun. 12<sup>th</sup>, 2017

---

## Abstract

Due to their unique physical and chemical properties, rheological properties and biological safety, microbial polysaccharides have been widely used in many fields, such as industrial production and life. But due to high production costs and less production limit its wide application. The screening, isolating and culturing of microbial strains of extracellular polysaccharides were introduced in this paper, and the optimization of production of flocculant conditions and the separation and purification of extracellular polysaccharides were also discussed. Furthermore, the research status of the microbial exopolysaccharide metabolic pathway was focused. The method of improving the production of extracellular polysaccharides can be found by the study of metabolic pathways of microbial exopolysaccharides, which lays the foundation for the industrial application of microbial extracellular polysaccharide.

## Keywords

Microbial Flocculant, Glycobacter, Biosynthetic Pathway

---

# 微生物胞外多糖及其生物合成途径研究现状

庞宁<sup>1,2</sup>, 张佳琪<sup>1</sup>, 齐进<sup>3</sup>, 姜彬慧<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>东北大学, 资源与土木工程学院, 辽宁 沈阳

<sup>2</sup>北京盈和瑞环境科技股份有限公司, 北京

<sup>3</sup>抚顺出入境检验检疫局, 辽宁 抚顺

Email: \*jiangbinhui@mail.neu.edu.cn, ponning@sina.cn

---

\*通讯作者。

收稿日期：2017年5月22日；录用日期：2017年6月9日；发布日期：2017年6月12日

## 摘要

微生物胞外多糖因具有独特的物化性质、流变学特性和生物安全性等优势而在工业生产与生活等多个领域具有广泛的应用价值，但是由于生产成本低、产量少等限制其广泛的应用，本文简述了产生胞外多糖的微生物菌种筛选、分离及培养，产糖条件的优化，胞外多糖的提取及分离纯化与微生物胞外多糖的应用等方面的研究进展，重点介绍了微生物胞外多糖代谢途径的研究现状。通过微生物胞外多糖的代谢途径的研究可以获得提高胞外多糖产量的方法，为微生物胞外多糖的工业化应用奠定基础。

## 关键词

微生物胞外多糖，产糖菌，生物合成途径

Copyright © 2017 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

微生物多糖是细菌、真菌、蓝藻等微生物在代谢过程中产生的对微生物有保护作用的生物高聚物。它们能以脂多糖(*Lipopolysaccharides*, LPS)的 O 抗原的形式吸附在细胞膜表面，以荚膜多糖(*Capsular polysaccharide*, CPS)的形式粘附在细胞周围，或者以胞外多糖(*Exopolysaccharide*, EPS)的形式分泌至周围环境中。

人们对糖链的认识和研究始于 19 世纪初，但由于其结构复杂和研究手段的局限，多糖的研究远远滞后于蛋白质和核酸。1988 年英国牛津大学的生物化学家 Reymond Dwek 首次提出了“糖生物学”(Glycobiology)这个概念，由此诞生了一个新的研究领域。20 世纪 50 年代，Jeanes 等人首次筛选获得了黄原胶(*Xanthan gum*)的产生菌；1964 年，原田等人从土壤中分离得到了凝结多糖(*Curdlan*，又称热凝胶)产生菌，后来又发现了同样可以产生微生物多糖的农杆菌(*Agrobacterium* sp.)；1978 年，美国人使用少动鞘脂类单胞菌(*Sphingomonas paucimobilis*)生产和获得了结冷胶(*Gellan gum*)；接着，人们又相继认识和发现了：短梗霉多糖(*Pullulan*，又称普鲁蓝)、透明质酸(*Hyaluronic acid*)、小核菌葡聚糖(*Sclero glucan*)和壳聚糖(*Chitasan*)等多种新的微生物多糖。

微生物多糖因具有独特的物化性质、流变学特性和生物安全性等优势而在工业生产与生活等多个领域具有广泛的应用价值，如作为生物化学调剖剂、食品添加剂、医药品、微生物絮凝剂等[1] [2] [3]。近年来，随着人们对糖基化修饰在生命体中所起作用的认识逐步深入和糖类分析技术的提高，糖类研究正成为生命科学研究中又一新的前沿和热点。

## 2. 微生物胞外多糖的研究概况

### 2.1. 胞外多糖产生菌的筛选、分离

胞外多糖产生菌的种类比较多，根据目前报道：以细菌、放线菌、霉菌以及酵母菌等为主的胞外多糖产生菌已有数十种。李彬[4]在土壤中筛选分离出一株产胞外多糖菌株 WL113，该菌株具有较好的抗氧

化性及絮凝性,在化妆品及环境保护等领域具有潜在价值。王辑[5]在西藏灵菇中筛选分离出三株产胞外多糖(EPS)的较高的乳杆菌。其中,乳杆菌 YW11 的 EPS 具有较好的抗肿瘤和抗氧化活性,刘佳[6]在污泥中分离筛选出产絮凝多糖菌 B-04,对于工业废水颗粒物、色度、浊度、COD 等都有很好的处理效果,并探究了其在工业化应用的可能性。李丹妮[7]和吴美娟[8]在盐池底泥中筛选出絮凝菌 H09 和 W03,通过核磁共振和红外光谱测定其絮凝产物为胞外多糖,并将其应用于镁基海水法烟气脱硫洗涤废液以及垃圾渗滤液和烟气脱硫废液的处理中。

## 2.2. 胞外多糖的生产工艺优化

在微生物胞外多糖合成过程中,遗传、生理和环境等因素都会影响多糖合成结果,其中,环境方面又包括物理、化学和生物等因素。培养基的温度、pH、碳氮源类型、无机盐、碳氮比以及通气量等条件因素也会对微生物胞外多糖的合成效率产生影响,因此,优化这些条件因素对于胞外多糖的合成具有重要意义。培养基中的营养会对胞外多糖合成产生直接影响,由于胞外多糖产生菌的种类不同,适宜其生长的培养基中的营养含量要求也存在差别。

在实验室中多糖发酵培养基的碳源原料多以葡萄糖、麦芽糖、蔗糖、淀粉、乳糖以及果糖等为主。高爽[9]等人在研究碳源与氮源对中度嗜盐菌 *Halomonas* sp. H09 合成多糖的影响时,测得 *Halomonas* sp. H09 以葡萄糖为碳源,浓度为 60 g/L 时胞外多糖合成量最高为 3.5 g/L,以 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 为氮源,浓度为 15 g/L 时多糖合成量达到最高值: 3.7 g/L。吴丹[10]在优化高效高产量生物絮凝剂产生菌 MFX 时得到最优发酵条件为: 温度 33℃, 摇床转数 140 r/min, pH 值 7.5, 种子液量 7 mL, 发酵时间 21 h。唐家毅[11]对胶质类芽孢杆菌发酵 PSB 的条件进行优化,得到最适温度和最适 pH 值分别为 28℃和 8,最佳培养基为蔗糖 139 g/L、 $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  3.05 g/L、 $\text{MgSO}_4$  0.167 g/L 最大 PSB 产量为 3.034 g/L,与金属离子补给培养基相比,PSB 产量又提高了 127%。Sanjukta Subudhi 等人[12]优化了木糖氧化无色杆菌 TERI L1,得到其最佳发酵条件是: 酵母粉 5 g/L, 蛋白胨 5 g/L, 葡萄糖 10 g/L,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  2 g/L,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  5 g/L,  $\text{NH}_4\text{Cl}$  1 g/L,  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  0.5 g/L,  $\text{NaCl}$  2.4 g/L,  $\text{CaCO}_3$  2 g/L, 温度为 37℃, 摇床转速为 150 rpm, 发酵时间为 5 d。Jiewei Liu 等人[13]对产絮凝多糖菌 M-C11 的发酵条件进行优化,得到最佳条件是: 葡萄糖 30 g/L,  $\text{NaNO}_3$  2 g/L,  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  0.5g/L, 温度为 25℃, pH 值 7.0。

在工业生产中如果能以含糖质较丰富的啤酒厂废水、味精废水、造纸厂废液、糖厂废糖蜜为发酵培养基原料,不仅能降低生产成本,还能够解决一些含碳氮有机物的环境污染问题。刘倩[14]在类芽孢杆菌 A9 产胞外多糖过程研究中,以味精废水代替培养基中的碳源和氮源,研究了营养物对微生物多糖产量的影响,结果表明: 选用味精废水作为微生物培养基的碳源与氮源,多糖产量可以达到 6.73 g/L。

## 2.3. 胞外多糖的提取及分离纯化

胞外多糖是在培养液中由产糖菌发酵产生的,这些物质容易被微生物所利用而分解变质。未经任何处理时,培养液一般只能保存短短的几天,所以要将培养液中的胞外多糖成分提取及分离纯化,以便于分析和长时间保存。胞外多糖的提取及分离纯化方法有多种,因多糖的具体物质成分、分布和结构而异,也与最终要求达到的纯度和使用的方法有关。

微生物多糖的提取方法有很多种,传统方法有水提法、酸提法、碱提法和酶提取法。其中大多数中性多糖都可以用水来提取,水提法耗时长、得率低,糖醛酸类多糖则通常使用弱碱性水溶液提取,酸碱溶液提取又容易使多糖的结构及活性遭到破坏,而由果胶酶、纤维素酶和中性蛋白酶按一定比例混合而成的复合酶对多糖进行提取该方法提取效率高、条件温和且多糖易于与杂质分离。除此之外,还有一些多种技术结合的新型提取方法: 膜分离技术、超声波技术、双水相萃取技术、高压均浆技术和超临界流

体萃取技术等[15]。

微生物胞外多糖的分离纯化同其他代谢产物的纯化方法一样，通常分为两步进行。首先，除去蛋白质；除蛋白质的方法有：Sevag 法、三氯醋酸或鞋酸法、中性醋酸铅法、乙酸锌和亚铁氰化钾法以及三氟三氯乙烧法等[16]。然后将多糖粗制品溶解于水或者缓冲液中，透析去除小分子物质，通过离子交换、凝胶色谱、大孔吸附树脂柱等方法作进一步的纯化，最后真空干燥得到较纯品，或使多糖粗品形成配合物，多次溶解、沉淀，去除不溶物，透析纯化，最终得到较纯品[17]。

由于微生物胞外多糖的种类及发酵液的组成成分各不相同，所以微生物胞外多糖的分离纯化不能一概而论，需要针对不同的菌体产生的不同种类的微生物胞外多糖采取不同的分离纯化方法[18] [19] [20]。

## 2.4. 微生物胞外多糖的应用

随着人们对微生物胞外多糖研究的深入，微生物胞外多糖的应用已经扩展到食品、化工、医药、环境保护等多个领域。

黄原胶是由野油菜黄单胞杆菌发酵产生的胞外多糖，是目前国际上集增稠、悬浮、乳化、稳定于一体的性能最优越的生物胶，对于提升食品口感、食品保鲜的方面具有良好的效果，因而广泛用于食品领域。除此之外，热凝胶、结冷胶、韦兰胶等微生物胞外多糖在食品、化工以及石油开采领域也有广泛的应用[21]。

大多数真菌多糖具有抗肿瘤、免疫调节、抗衰老、抗感染等生物学功能，进而能广泛的应用于医药领域。唐省三[22]等人研究发现，以猴头菇、香菇、茯苓三种真菌的多糖、葡萄籽多酚以及甘草酸组成的复合多糖可以明显的抑制荷瘤小鼠肿瘤；陈真[23]等人推测通过增强机体的细胞免疫功能，海洋真菌多糖 YCP 可以达到抑制肿瘤生长的作用；Zheng S.W [24]等人研究发现铜藻的巨噬细胞 RAW264.7 分泌的多糖具有抗炎性。

此外，由于微生物多糖因具有安全、无毒、易降解、不产生二次污染等优点而作为絮凝剂应用于废水处理领域中。微生物多糖型絮凝剂主要用于高浓度无机废水、有机废水(淀粉废水、畜禽养殖废水、造纸废水、棉浆废水及啤酒废水等)、城市生活污水、活性污泥沉降性能的改善、微藻采集等的处理过程。虽然微生物多糖絮凝剂的应用研究已经涉及多种废水的处理，但是，在实际上并没有得到广泛的应用[25] [26] [27] [28]。

微生物胞外多糖有很多优点：生产周期短，不受地理环境和气候等条件的限制、人工控制生产、还可以利用各种废渣和废液作为生产原料。为了增加对微生物絮凝多糖的进一步理解，不断开发其潜在性能，除了从微生物胞外多糖产生菌的筛选分离、胞外多糖合成工艺以及提纯、分离纯化等方面的研究外，对胞外多糖的合成调控基因及代谢途径的研究有助于了解微生物胞外多糖的合成机理，并对提高微生物胞外多糖产量具有重要意义。

## 3. 微生物胞外多糖的合成途径研究现状

微生物胞外多糖大多是在特定的酶催化下，由不同的单糖或其他基团聚合而成的，种类较多。因为菌种不同，微生物多糖的生物合成通常发生在不同的生长阶段，因此对于微生物胞外多糖的生物合成途径、相关基因、代谢工程等的研究是十分必要的[29] [30] [31] [32]。

### 3.1. 微生物胞外多糖的生物合成途径

现阶段，细菌是研究胞外多糖的合成途径的主要对象，微生物胞外多糖的合成主要包括前体核苷酸糖(单糖活化后的形式)的合成、重复单元的延伸翻转以及聚合等步骤，虽然胞外多糖产生菌种类以及胞外

多糖的结构各不相同，但是多糖的合成途径却相对一致。

根据合成位点和合成模式的不同，胞外多糖的合成可以分为两种类型：同型多糖的合成与异型多糖的合成。其中，与同型多糖的核苷酸糖合成相比，异型多糖的更为复杂。研究表明[33]-[37]：当碳源为葡萄糖时，葡萄糖在葡萄糖激酶的作用下转化为葡萄糖-6-磷酸后，异型多糖合成核苷酸糖的途径有三条，第一条路径为：葡萄糖-6-磷酸在 $\alpha$ -磷酸葡糖变位酶的作用下转化为葡萄糖-1-磷酸，再合成 UDP-葡萄糖、UDP-葡糖醛酸和 UDP-半乳糖以及 DTP-葡萄糖、dDTP-鼠李糖，这是最基本的合成途径；第二条途径是葡萄糖-6-磷酸在磷酸甘露糖变位酶等酶的作用下，生成甘露糖-6-磷酸、甘露糖-1-磷酸、GDP-甘露糖、GDP-岩藻糖；第三条途径是葡萄糖-6-磷酸经磷酸葡萄糖异构酶作用生成果糖-6-磷酸，再生成葡糖胺-6-磷酸、N-乙酰葡糖胺-6-磷酸、UDP-N-乙酰半乳糖胺和 GDP-果糖。果糖-6-磷酸还能够进入糖酵解途径产生丙酮酸，丙酮酸经厌氧途径生成乳酸，或通过有氧途径进入柠檬酸循环产生 ATP 和其它产物，这些 ATP 作为能量，多糖合成提供保证。由于发酵培养基中碳源和产生的多糖组成的不同，所涉及的关键酶也有所不同，但主要包括：葡萄糖激酶、 $\alpha$ -磷酸葡糖变位酶、UDP-葡萄糖焦磷酸化酶、UDP-半乳糖-4-差向异构酶、磷酸葡糖异构酶。对于胞外多糖的合成过程来说，其核心过程是重复单元的延伸、翻转和聚合这一步骤，其路径与 O-抗原的 Wzy-dependent 途径相似：经过起始反应后，其余核苷酸糖通过基因簇中的糖基转移酶按照一定顺序转移到单糖-PP-Und 上，形成完整的十一异戊二烯二磷酸寡糖重复单元 (RU-PP-Und)。RU-PP-Und 随后被翻转酶(Wzx)反转到内膜一侧。其中，O-抗原链长调节器(WzzB, WzzFepE, WzzECA)的晶体结构分别为五聚体、八聚体和九聚体的哑铃型，都具有相似的三维结构，表明其有一个共同调节 O-抗原链长的机制，这个观察结构支持了 Morona 模型。该模型认为 Wzz 能够与 Wzy 和连接酶(WaaL)以伴侣的方式组成蛋白复合物，并通过调节 Wzy 和 WaaL 的化学计量比例的方式来影响 O-抗原聚合动力。但也有与该模型不同的结果，即 O-抗原的链长度也可以单独由 Wzy 和 Wzz 决定。在合成胞外多糖的生物系统中，也发现了类似 Wzx, Wzy 和 Wzz 的物质。

### 3.2. 微生物胞外多糖合成的相关基因

多糖合成过程中涉及的大量基因大多数存在于多糖合成基因簇中。随着科技发展，大量的多糖合成基因簇通过基因测序技术被发现和研究。研究主要针对 O-抗原、黄胶原、乳糖 EPS 和荚膜多糖的基因簇 [38] [39] [40] [41]，但是对于微生物胞外多糖的合成途径的相关基因研究则很少。

李欧[42]对 *Paenibacillus sibiricus* B69 胞外多糖合成途径进行了研究：通过对 *Paenibacillus sibiricus* B69 的全基因组分析和基因敲除实验，找出了与 UDP-木糖合成相关的酶——UDP-葡萄糖醛酸脱羧酶(又称 UDP-木糖合酶)的编码基因 *Peuxs1* 和 *Peuxs2*，并确定了两个基因对菌株中的胞内 UDP-木糖和 UDP-葡萄糖醛酸的含量、胞外多糖的产量、各单糖比例以及合成胞外多糖能力都有影响。通过对多糖生物合成基因簇的序列分析得到：*Paenibacillus sibiricus* B69 胞外多糖生物合成基因簇由 20.2kb 的序列组成，包括转录方向一致的 18 个开放阅读框，有 6 个正好催化多糖重复单元中 6 个不同的糖苷键的糖基转移酶基因。除此之外，多糖生物合成基因簇中还包括与 UDP-葡萄糖、UDP-木糖、UDP-葡萄糖醛酸和 GDP-甘露糖 4 个糖核苷糖前体的合成直接相关的酶的编码基因。而多糖生物合成基因簇中则不包括与 NDP-糖的间接前体合成有关的基因，该基因遍布于染色体的其他位置。另外还有 6 个基因与多糖的聚合和输出有关。上述 16 个基因与多糖的合成紧密相关，都由同一个启动子控制并转录，还有两个可能编码多糖降解酶的基因则由另外一个启动子操纵。

### 3.3. 微生物胞外多糖的代谢工程

代谢工程是一种通过改变细胞内相关的酶活、酶量、输送体系、调节功能、细胞的遗传特性进而改

进微生物某些代谢活性,最大限度的提高目的产物产率的DNA重组技术。微生物胞外多糖合成的代谢工程的研究可以分为两种方法:一种是提高多糖的产量,另外一种是通过改变多糖的结构。

通过提高微生物胞外多糖的产量,可以节约时间、减少经济与劳动力的消耗、降低生产成本,加快微生物絮凝剂的工业化应用的进程。利用代谢工程提高微生物胞外多糖产量的方法[43][44][45][46]主要有两种:1)通过调控糖核苷酸合成途径中的关键酶活性来提高胞外多糖的产量,这种方法可以通过敲除合成途径的相关基因等或提高该过程的相关酶性能来提高胞外多糖产量;2)增加多糖合成基因簇基因在微生物中的表达,从而提高的多糖合成代谢流向,也就是利用高拷贝载体进行基因簇拷贝或将多个合成途径相关基因转入菌株增强合成途径相关酶活力以达到提高多糖产量的目的。除此之外,还可以通过调节辅酶平衡(NADH/NAD<sup>+</sup>)、增强细胞摄氧的作用的基因和间接调控因子等方法提高多糖产量。

代谢工程还可以改变多糖的结构,进而改变多糖的物理、化学和生物等活性,使多糖的性能更为优越,促进其工业化应用。此方法[47][48][49][50]的实现方式主要有两种:一种是通过不同种类和含量的碳源培养基培养,利用代谢工程中碳的代谢流,来改变多糖的组分、多糖分子量分布、空间构象等结构特征。另一种是向微生物体内导入新的高效的多糖合成元件(包括基因簇和糖基转移酶),以产生新的多糖合成途径,这样有可能改变多糖的单糖组分,来达到改变多糖结构的目的。

#### 4. 展望

与动物多糖、植物多糖相比,微生物胞外多糖的生产受地理环境、气候、自然灾害等的影响较少,因其具有这样独特的优势,微生物胞外多糖的应用更为广泛、应用前景更为广阔。随着研究的深入,许多新型产胞外多糖的微生物被发现,但是对于这些微生物的研究还停留在实验研究阶段,无论是对于产糖菌的筛选分离、产絮凝多糖工艺优化以及胞外多糖的提取分离纯化等研究都是对于微生物胞外多糖的工业化应用的尝试与探索,胞外多糖的产量问题是阻碍其实现其工业化应用的主要问题,因此,有必要对微生物胞外多糖的合成机理进行研究,改变胞外多糖的合成途径、优化胞外多糖的合成基因以及改变合成代谢过程中的酶活性是目前为止胞外多糖机理研究的主要方向,对这三个方向进行深入研究,提高胞外多糖的产量,对于更多微生物胞外多糖的工业化应用具有重要意义。

#### 基金项目

受格平绿色行动辽宁环境科研“123工程”项目资助(CEPF2014-123-2-13);国家自然科学基金面上项目(51278090)。

#### 参考文献 (References)

- [1] 刘莎. 微生物多糖的制备和应用研究[D]: [硕士学位论文]. 大连: 大连工业大学, 2010.
- [2] 杨正强. 一株微生物胞外多糖产生菌的研究及应用[D]: [硕士学位论文]. 成都: 四川师范大学, 2011.
- [3] Karaki, N., Aljawish, A., Humeau, C., *et al.* (2016) Enzymatic Modification of Polysaccharides: Mechanisms, Properties, and Potential Applications: A Review. *Enzyme and Microbial Technology*, **90**, 1-18.
- [4] 李彬. 产胞外多糖菌株的筛选及胞外多糖性质和结构分析[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京理工大学, 2016.
- [5] 王辑. 产胞外多糖植物乳杆菌的分离筛选, 分子表征及其应用研究[D]: [博士学位论文]. 长春: 吉林大学, 2015.
- [6] 刘佳. 微生物絮凝剂的菌株筛选, 培养条件优化与应用研究[D]: [硕士学位论文]. 上海: 东华大学, 2006.
- [7] 李丹妮. 微生物絮凝剂产生菌的筛选及其合成条件研究[D]: [硕士学位论文]. 大连: 大连海事大学, 2015.
- [8] 吴美娟. 微生物絮凝剂产生菌合成条件及其应用的研究[D]: [硕士学位论文]. 大连: 大连海事大学, 2016.
- [9] 高爽, 王特, 陈箐, 等. 一株中度嗜盐菌胞外多糖合成条件优化及其絮凝性质研究[J]. *中国食品添加剂*, 2015, 5: 72-78.
- [10] 吴丹. 高效生物絮凝剂产生菌的特性及发酵过程的优化[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2012.

- [11] 唐家毅. 胶质芽孢杆菌多糖型絮凝剂的发酵优化、分离、理化特性及其应用研究[D]: [博士学位论文]. 广州: 华南理工大学, 2014.
- [12] Subudhi, S., Bisht, V., Batta, N., *et al.* (2016) Purification and Characterization of Exopolysaccharide Bioflocculant Produced by Heavy Metal Resistant *Achromobacter xylosoxidans*. *Carbohydrate Polymers*, **137**, 441-451. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2015.10.066>
- [13] Liu, J., Ma, J., Liu, Y., *et al.* (2014) Optimized Production of a Novel Bioflocculant M-C11 by *Klebsiella* sp. and Its Application in Sludge Dewatering. *Journal of Environmental Sciences*, **26**, 2076-2083. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2014.08.007>
- [14] 刘倩. 氮源及金属离子对微生物絮凝剂合成的影响[D]: [硕士学位论文]. 沈阳: 东北大学, 2014.
- [15] 孙晓萌. 季也蒙假丝酵母胞外多糖的分离纯化及活性研究[D]: [硕士学位论文]. 大连: 大连工业大学, 2016.
- [16] 陈春阳. 松茸胞外多糖的分离纯化与特性研究[D]: [硕士学位论文]. 长春: 吉林农业大学, 2012.
- [17] 王薇. 产絮凝合成生物絮凝剂特性及絮凝成分解析[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2009.
- [18] Sasmal, D., Singh, R.P. and Tripathy, T. (2015) Synthesis and Flocculation Characteristics of a Novel Biodegradable Flocculating Agent Amylopectin-g-Poly (Acrylamide-co-N-Methylacrylamide). *Colloids and Surfaces A: Physicochemical and Engineering Aspects*, **482**, 575-584. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfa.2015.07.017>
- [19] Liu, W., Wang, H., Yu, J., *et al.* (2016) Structure, Chain Conformation, and Immunomodulatory Activity of the Polysaccharide Purified from *Bacillus Calmette Guerin* Formulation. *Carbohydrate Polymers*, **150**, 149-158. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2016.05.011>
- [20] 陈胜, 钱伟, 罗志敏, 等. 酸性多糖微生物絮凝剂的提取、纯化与分析[J]. 环境污染治理技术与设备, 2006, 12 (7): 61-64.
- [21] 李明源, 王继莲, 魏云林, 等. 细菌胞外多糖的特性及应用研究[J]. 生物技术通报, 2014(6): 51-56.
- [22] 唐省三, 朱晓琴. 复合真菌多糖的抗肿瘤及免疫增强作用初探[J]. 基础医学与临床, 2004, 5(24): 599-600.
- [23] 陈真, 钱之玉, 郭青龙, 等. 海洋真菌多糖 YCP 对荷瘤小鼠肿瘤生长及免疫功能的影响[J]. 中草药, 2006, 37(2): 241-245.
- [24] Zheng, S., Xing, W., Huo, X., *et al.* (2016) Composition and Anti-Inflammatory Effect of Polysaccharides from *Sargassum horneri* in RAW264.7 Macrophages. *International Journal of Biological Macromolecules*, **88**, 403-413. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2016.02.025>
- [25] 周晓铁, 韩昭, 孙世群, 等. 微生物絮凝剂的应用研究现状和发展趋势[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(32): 107-108.
- [26] 王博, 付宁, 马放. 微生物絮凝剂的制备与发展方向[J]. 环境科学与管理, 2012, 37(8): 83-108.
- [27] Li, R., Zhang, H.B., Hu, X., *et al.* (2016) An Efficiently Sustainable Dextran-Based Flocculant: Synthesis, Characterization and Flocculation. *Chemosphere*, **159**, 342-350. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.06.010>
- [28] Rong, H., Gao, B., Zhao, Y., *et al.* (2013) Advanced Lignin-Acrylamide Water Treatment Agent by Pulp and Paper Industrial Sludge: Synthesis, Properties and Application. *Journal of Environmental Sciences*, **25**, 2367-2377. [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(12\)60326-X](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(12)60326-X)
- [29] 曾化伟, 郑惠华, 陈惠, 等. 微生物多糖的生物合成及代谢工程研究进展[J]. 陕西理工学院学报, 2015, 32(4): 49-58.
- [30] 陈蕾蕾, 王未名, 祝清俊, 等. 细菌多糖的生物合成机制[J]. 微生物学报, 2010, 50(12): 1583-1589.
- [31] Uddin, R., Saeed, K., Khan, W., *et al.* (2015) Metabolic Pathway Analysis Approach: Identification of Novel Therapeutic Target against Methicillin Resistant *Staphylococcus aureus*. *Gene*, **556**, 213-226. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2014.11.056>
- [32] Dobler, L., Vilela, L.F., Almeida, R.V., *et al.* (2016) Rhamnolipids in Perspective: Gene Regulatory Pathways, Metabolic Engineering, Production and Technological Forecasting. *New Biotechnology*, **33**, 123-135. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.09.005>
- [33] 王正荣, 生吉萍, 申琳. 细菌胞外多糖的生物合成与基因控制[J]. 生物技术通报, 2010(11): 48-55.
- [34] 秦晓萌, 张远森, 柳陈坚, 等. 乳酸菌胞外多糖生理功能及合成途径的研究进展[J]. 食品工业科技, 2015, 36(14): 389-399.
- [35] 李磊. 细菌多糖和糖蛋白生物合成途径及相关酶类研究[D]: [博士学位论文]. 济南: 山东大学, 2014.
- [36] Freitas, F., Alves, V.D. and Reis, M.A. (2011) Advances in Bacterial Exopolysaccharides: From Production to Biotechnological Applications. *Trends in Biotechnology*, **29**, 388-398. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2011.03.008>
- [37] Nie, S.P., Zhang, H., Li, W.J. and Xie, M.Y. (2013) Current Development of Polysaccharides from *Ganoderma*: Isola-

- tion, Structure and Bioactivities. *Bioactive Carbohydrates and Dietary Fibre*, **1**, 10-20. <https://doi.org/10.1016/j.bcdf.2013.01.001>
- [38] Plainvert, C., Bidet, P., Peigne, C., *et al.* (2007) A New O-Antigen Gene Cluster Has a Key Role in the Virulence of the *Escherichia coli* Meningitis Clone O45:K1:H7. *Journal of Bacteriology*, **189**, 8528-8536. <https://doi.org/10.1128/JB.01013-07>
- [39] Iguchi, A., Iyoda, S., Kikuchi, T., *et al.* (2015) A Complete View of the Genetic Diversity of the *Escherichia coli* O-Antigen Biosynthesis Gene Cluster. *DNA Research*, **22**, 101-107. <https://doi.org/10.1093/dnares/dsu043>
- [40] Suzuki, C., Kobayashi, M. and Kimoto-Nira, H. (2013) Novel Exopolysaccharides Produced by *Lactococcus lactis* subsp and the Diversity of epsE Genes in the Exopolysaccharide Biosynthesis Gene Clusters. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, **77**, 2013-2018. <https://doi.org/10.1271/bbb.130322>
- [41] 王庆峰. 胶质类芽孢杆菌胞外多糖调节及相关基因的转录分析[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2015.
- [42] 李欧. *Paenibacillus elsii* B69 胞外多糖结构鉴定及生物合成途径研究[D]: [博士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2014.
- [43] Welman, A.D., Maddox, I.S. and Archer, R.H. (2006) Metabolism Associated with Raised Metabolic Flux to Sugar Nucleotide Precursors of Exopolysaccharides in *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, **33**, 391-400. <https://doi.org/10.1007/s10295-005-0075-y>
- [44] Woodward, R., Yi, W., Li, L., *et al.* (2010) *In Vitro* Bacterial Polysaccharide Biosynthesis: Defining the Functions of Wzy and Wzz. *Nature Chemical Biology*, **6**, 418-423. <https://doi.org/10.1038/nchembio.351>
- [45] Ruffing, A. and Chen, R.R. (2006) Metabolic Engineering of Microbes for Oligosaccharide and Polysaccharide Synthesis. *Microbial Cell Factories*, **5**, 25-26. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-5-25>
- [46] Li, N., Wang, Y.L., Zhu, P., *et al.* (2015) Improvement of Exopolysaccharide Production in *Lactobacillus casei* LC2W by Overexpression of NADH Oxidase Gene. *Microbiological Research*, **171**, 73-77. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2014.12.006>
- [47] Jones, P.R. (2008) Improving Fermentative Biomass-Derived H<sub>2</sub>-Production by Engineering Microbial Metabolism. *International Journal of Hydrogen Energy*, **33**, 5122-5130. <https://doi.org/10.1016/j.ijhydene.2008.05.004>
- [48] Krivoruchko, A., Zhang, Y., Siewers, V., *et al.* (2015) Microbial Acetyl-CoA Metabolism and Metabolic Engineering. *Metabolic Engineering*, **28**, 28-42. <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2014.11.009>
- [49] McDonald, A.G., Tipton, K.F. and Boyce, S. (2009) Tracing Metabolic Pathways from Enzyme Data. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Proteins and Proteomics*, **1794**, 1364-1371. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2009.06.015>
- [50] PolakBerecka, M., Choma, A., Wako, A., *et al.* (2015) Physicochemical Characterization of Exopolysaccharides Produced by *Lactobacillus rhamnosus* on Various Carbon Sources. *Carbohydrate Polymers*, **117**, 501-509. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.10.006>

#### 期刊投稿者将享受如下服务:

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: [amb@hanspub.org](mailto:amb@hanspub.org)