

<https://doi.org/10.36107/hfb.2026.il.s299>

Обзор современного состояния и перспектив биотехнологии олеогенных дрожжей (систематический обзор предметного поля)

И. Д. Бельский, А. И. Карачун, И. А. Фоменко, Д. И. Алексаночкин, А. С. Шомахова, Н. Г. Машенцева

Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ), Москва, Россия

Корреспонденция:

Алексаночкин Денис Игоревич,
Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ),
125080, Россия, г. Москва,
Волоколамское шоссе, 11
E-mail: alexsanochkindi@list.ru

Конфликт интересов:

авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила: 10.11.2025

Поступила после
рецензирования: 12.03.2026

Принята: 30.03.2026

Copyright: © 2026 Авторы

АННОТАЦИЯ

Введение. Глобальный продовольственный кризис оказывает все большее влияние на рынок и развитие пищевой промышленности, создавая запросы на поиск альтернативных источников биологически ценных веществ. Переход к возобновляемым ресурсам и микробным технологиям может повысить устойчивость продовольственной системы. Микробные масла обладают высокой пищевой ценностью и экологическими преимуществами по сравнению с традиционными растительными маслами и животными жирами.

Цель. Целью исследования является обобщение современных данных о различных микроорганизмах-продуцентах липидов, и, в частности, об использовании олеогенных дрожжей для получения микробного масла, а также оценка перспектив их биотехнологического применения.

Материалы и методы. Систематический обзор научных публикаций с использованием протокола PRISMA, теоретический анализ и группировка полученных результатов.

Результаты и обсуждение. Произведен целенаправленный поиск научных публикаций за 2018–2025 гг. в базах Web of Science, Scopus, PubMed, Google Scholar и eLibrary по ключевым словам на английском и русском языках (oleaginous yeasts, microbial oil, жирные кислоты дрожжей и др.). В обзор включены 71 источник, подавляющее большинство которых англоязычные статьи из рецензируемых журналов, соответствующие теме исследования. Рассмотрены тенденции мирового рынка растительных, животных и микробных масел. Проанализированы ведущие группы микроорганизмов-продуцентов липидов и описаны их особенности. Основное внимание уделено рассмотрению олеогенных дрожжей: представлен их липидный профиль, описан процесс биосинтеза липидов в клетках дрожжей и показаны методы повышения выхода микробного масла посредством мутагенеза и генной инженерии. Изучено использование биотехнологии в целях применения олеогенных дрожжей в производстве биодизеля, аналогов пищевых масел и кормовых добавок.

Выводы. Олеогенные дрожжи представляют перспективный источник жиров, способный диверсифицировать сырьевую базу пищевой и топливной промышленности. Требуется дальнейшее совершенствование методов селекции штаммов и технологий культивирования для повышения эффективности производства микробных масел.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА

олеогенные дрожжи, липиды, олеогенные микроорганизмы, микробное масло, жирные кислоты, пищевые масла, направленный мутагенез, пищевая промышленность

Для цитирования: Бельский, И. Д., Карачун, А. И., Фоменко, И. А., Алексаночкин, Д. И., Шомахова, А. С., & Машенцева, Н. Г. (2026). Обзор современного состояния и перспектив биотехнологии олеогенных дрожжей (систематический обзор предметного поля). *Health, Food & Biotechnology*, 8(1), 41–59. <https://doi.org/10.36107/hfb.2026.il.s299>



<https://doi.org/10.36107/hfb.2026.i1.s299>

Review of the Current State and Prospects of Oleaginous Yeasts Biotechnology (Systematic Scoping Review)

Ivan D. Belskiy, Aleksandra I. Karachun, Ivan A. Fomenko, Denis I. Aleksanochkin, Alena S. Shomakhova, Natalya G. Mashentseva

Russian Biotechnological University
(BIOTECH University), Moscow, Russia

Correspondence:

Denis I. Aleksanochkin,
Russian Biotechnology University
(BIOTECH University),
125080, Russia, Moscow,
Volokolamskoe shosse, 11
E-mail: aleksanochkindi@list.ru

Declaration of competing interest:
none declared.

Received: 10.11.2025

Received in revised form: 12.03.2026

Accepted: 30.03.2026

Copyright: © 2025 The Authors

ABSTRACT

Introduction. The global food crisis is having an increasing impact on the market and the development of the food industry, creating demands for alternative sources of biologically valuable substances. The transition to renewable resources and microbial technologies can enhance the sustainability of the food system. Microbial oils have high nutritional value and environmental benefits compared to traditional plant oils and animal fats.

Purpose. The aim of the study is to summarize current data on various lipid-producing microorganisms, and, in particular, on the use of oleaginous yeasts for producing microbial oil, as well as to assess the prospects for their biotechnological use.

Materials and Methods. Systematic review of scientific publications using PRISMA protocol, theoretical analysis and grouping of the obtained results.

Results and Discussion. A targeted search was performed for scientific publications for 2018–2025 in the Web of Science, Scopus, PubMed, Google Scholar and eLibrary databases by keywords in English and Russian («oleaginous yeasts», «microbial oil», «yeast fatty acids», etc). The review includes 71 sources, the vast majority of which are articles in English from peer-reviewed journals relevant to the research topic. The trends of the global market of vegetable, animal and microbial oils are considered. The leading groups of lipid-producing microorganisms are analyzed and their features are described. The main attention is paid to the consideration of oleaginous yeasts: their lipid profile is presented, the process of lipid biosynthesis in yeast cells is described, and methods for increasing microbial oil yield through mutagenesis and genetic engineering are shown. The use of biotechnology for applying oleaginous yeasts in the production of biodiesel, analogues of food oils and feed additives has been studied.

Conclusions. Oleaginous yeast is a promising source of fats capable of diversifying the raw material base of the food and fuel industry. Further improvement of strain breeding methods and cultivation technologies is required to increase the efficiency of microbial oil production.

KEYWORDS

oleaginous yeasts; lipids; oleaginous microorganisms; microbial oil; fatty acids; food oils; site-directed mutagenesis; food industry



To cite: Belskiy, I. D., Karachun, A. I., Fomenko, I. A., Aleksanochkin, D.I., Shomakhova, A. S., & Mashentseva, N. G. (2026). Review of the current state and prospects of oleaginous yeasts biotechnology (Systematic Scoping Review). *Health, Food & Biotechnology*, 8(1), 41–59. <https://doi.org/10.36107/hfb.2026.i1.s299>

ВВЕДЕНИЕ

Пищевая промышленность в настоящее время сталкивается с рядом серьезных вызовов, обусловленных глобальной продовольственной ситуацией. Основными факторами, влияющими на неё, являются рост численности населения, увеличение потребительского спроса, особенно в развивающихся странах, а также перебои в логистических цепочках поставок, вызванные геополитическими событиями, пандемиями и климатическими изменениями (Wang et al., 2023). Эти вызовы ставят под сомнение устойчивость традиционных систем производства и распределения продовольствия, требуя поиска альтернативных, более надежных источников пищевого сырья (Passoth & Sandgren, 2019). Таким образом, растительные и животные источники пищевых продуктов и ингредиентов оказываются менее стабильными (по способу получения и применения) по сравнению с микробно-промышленными вариантами синтеза микро- и макронутриентов. Промышленная биотехнология предлагает устойчивое и масштабируемое решение, не зависящее от сельскохозяйственных и климатических условий, что делает её перспективной основой для построения более гибкой и устойчивой продовольственной системы будущего (Galanakis, 2024).

В настоящее время микробные масла привлекают все больше внимания по сравнению с растительными и животными (Chaturvedi et al., 2018). Многие микроорганизмы — водоросли, дрожжи, бактерии и грибы — способны накапливать значительное количество липидов при определенных условиях культивирования. В зависимости от штамма и режима культивирования содержание липидов в их биомассе может достигать 20–80 %. Кроме того, в процессе липидного метаболизма синтезируются биологически активные вещества (БАВ), такие как омега-3 жирные кислоты, жирные спирты и каротиноиды, которые находят применение в качестве пищевых и кормовых добавок (Хвостов, 2021; Santamauro et al., 2014). Масло, полученное микробным синтезом, по своему составу и органолептическим свойствам (включая насыщенный, интенсивный вкус с легким горьковатым оттенком) не отличается от масла, полученного из традиционных источников (Szczerpańska et al., 2021).

Олеогенные дрожжи — это важные микробные продуценты липидов, которые накапливаются внутри их клеток в форме триацилглицеридов. Олеогенные микроорганизмы выгодно отличаются способностью усваивать широкий спектр субстратов. Кроме глюкозы, в качестве субстратов для синтеза и накопления липидов могут использоваться ксилоза, глицерин, органические кислоты, полисахариды (например, крахмал), а также гидрофобные соединения, такие как алканы (Němcová et al., 2021).

Цель данной статьи — систематизация литературных данных по применению олеогенных дрожжей для получения микробного масла. В обзоре проанализирован рынок пищевых масел из различных источников, а также изучены микроорганизмы-продуценты липидов, их жирнокислотные профили, содержание биологически активных веществ и перспективы использования олеогенных дрожжей в промышленности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы

При подготовке обзора были использованы рецензируемые научные статьи, патенты и другие источники, опубликованные преимущественно в период с 2018 по 2025 г. на русском и английском языках. Литература более ранних лет привлекалась только в случае её высокой значимости для раскрытия темы. Отбор библиографических материалов осуществлялся по следующим критериям: релевантность теме обзора, научная ценность и близость даты публикации к 2025 г. В итоговую выборку вошли 71 источник, преимущественно англоязычных статей последних лет (не менее одной трети — из журналов, индексируемых в Scopus и Web of Science).

Методы

Целенаправленный поиск научной литературы проводился по ключевым словам: *oleaginous yeasts*, *microbial oil*, *oleaginous microorganisms*, *lipid accumulation* и др. Поиск осуществлялся в международных библиографических базах (Web of Science, Scopus, PubMed) и через академические поисковые системы (Google Scholar, eLibrary). На первом этапе по названию и аннотациям было отобрано более 100 публикаций.

Критерии включения:

1. Публикации, выпущенные в период 2018–2025 гг., за исключением наиболее значимых работ, выпущенных до 2018 г.;
2. Публикации на русском и английском языках;
3. Оригинальные исследовательские научные статьи или обзорные статьи, индексируемые в крупнейших научных базах данных (Scopus, Web of Science и т. д.).

Критерии исключения:

1. Публикации, вышедшие ранее 2007 г.;
2. Публикации на других языках;
3. Публикации, не соответствующие тематике настоящего обзора.

Всего было выявлено 25768 статей. После удаления дубликатов и записей, не относящихся к тематике исследо-

вания, осталось 11025 публикаций. На этапе скрининга по аннотациям исключили 381 работу из-за отсутствия релевантных данных, на этапе прочтения полных текстов – еще 197. Для полнотекстовой оценки взяли 649 статей, из которых по установленным критериям включения в анализ была отобрана и использована 71 работа. Для 71 статьи был применен стандартизированный подход к извлечению данных в соответствии с рекомендациями PRISMA. Процедура извлечения осуществлялась авторами обзора независимо друг от друга с использованием заранее подготовленной формы (таблица в Excel), что обеспечивало согласованность и единообразие сбора информации (Рисунок 1).

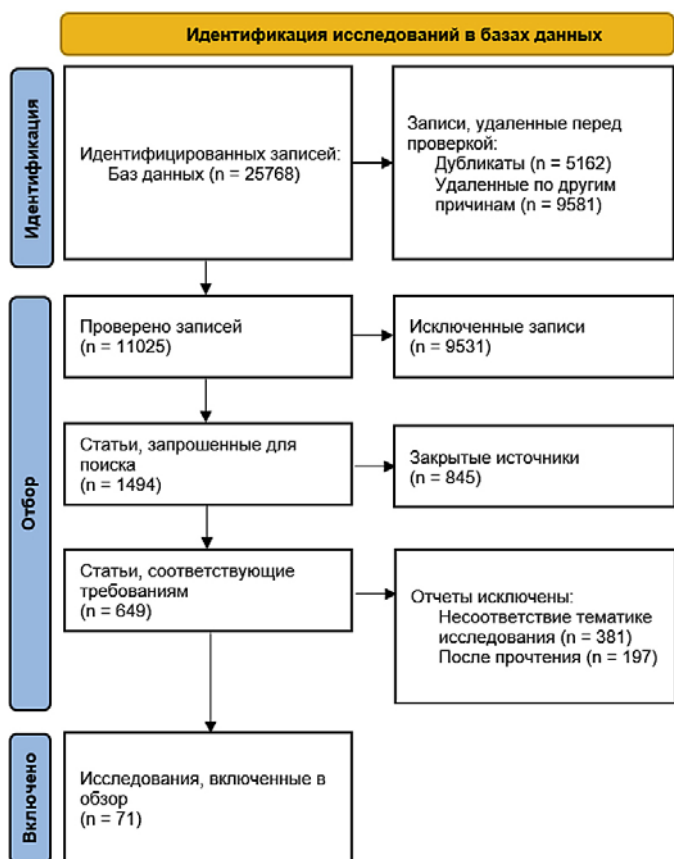
Собранные данные систематизированы по основным направлениям: мировой рынок растительных, животных и микробных масел; микроорганизмы-продуценты липидов; состав липидов олеогенных дрожжей; процессы биосинтеза липидов и генетические методы повышения их продуктивности; биотехнологические приложения олеогенных дрожжей.

Рисунок 1

Блок-схема отбора статей на основе протокола PRISMA

Figure 1

A flowchart for the selection of articles based on the PRISMA protocol



Рынок растительных, животных и микробных масел

За последние 20 лет мировое потребление масел и жиров выросло более чем вдвое: с 92,9 млн т до 204,3 млн т в 2015 г. (Mielke, 2017). Масложировая промышленность является одной из самых крупных и быстрорастущих индустрий пищевой отрасли (Murphy, 2025). По данным аналитической компании *Intellectual Market Insights Research*, общий объем мирового рынка масложирового комплекса оценивался в 251,22 млрд долл. США в 2024 г., а по прогнозам к 2032 г. достигнет 360,83 млрд долл. США (среднегодовой рост ~4,63%). В 2024 г. объем выручки масложировой отрасли в России составил 5,59 млрд долл. США при среднегодовом темпе роста ~6,6% (по данным Statista). Растительное сырье служит ключевым источником для масложировой промышленности. Масличные культуры играют чрезвычайно важную роль в национальной экономике, их значение в обеспечении продовольственной безопасности постоянно растет (Lin et al., 2025). Мировое производство масличных культур в сезоне 2024/2025 г. составило более 680 млн т. Соя занимает лидирующее положение с общим объемом ~420,7 млн т (данные Statista). В России среди масличных культур наиболее распространен подсолнечник – его урожай составляет 16,6 млн т, что несколько отличается от общемировой структуры производства.

Промышленное производство мяса предполагает переработку туш животных не только для получения мяса, но и для производства сопутствующих продуктов, в том числе животных жиров (Andreo-Martinez et al., 2022). Мировой рынок животных жиров, достигнув 28,64 млн т в 2024 г., демонстрирует положительную динамику, обусловленную их высокой пищевой ценностью, ростом пищевой промышленности и использованием в качестве сырья для производства биодизеля (Dhanavel et al., 2024; Hájek et al., 2021). Ожидается, что совокупный среднегодовой темп роста этого рынка в 2025–2034 гг. составит ~2,7%, благодаря чему объем достигнет 36,40 млн т к 2034 г. (Hájek et al., 2021).

Микробные масла представляют собой ценную альтернативу традиционным растительным и животным жирам из-за высокой биодоступности. Они могут производиться с использованием возобновляемых ресурсов и отходов, что сводит к минимуму воздействие на окружающую среду и способствует внедрению принципов экономики замкнутого цикла (Duman-Özdamar et al., 2025). По данным аналитической компании *Market Research Intellect*, объем мирового рынка микробных масел оценивался в 1,2 млрд долл. США в 2024 г. и, как ожидается, к 2033 г. вырастет до 2,5 млрд долл. США (то есть увеличится вдвое). Таким образом, микробные масла могут частично компенсировать дефицит тра-

диционных растительных и животных жиров, особенно в условиях растущего спроса на биоресурсы.

Микроорганизмы-продуценты

Микробный синтез триацилглицеридов (ТАГ) – перспективная и экологически чистая альтернатива традиционным процессам производства растительных масел и животных жиров. Технология позволяет перерабатывать отходы промышленности (осадки сточных вод, лигноцеллюлозную биомассу, сыворотку и др.) в ценный продукт. Выделяют несколько групп микроорганизмов, способных накапливать значительное количество липидов в своих клеточных структурах: бактерии, цианобактерии, дрожжи, грибы и микроводоросли (Kumar et al., 2020).

Микроорганизмы, способные накапливать более 20 % липидов от своей сухой биомассы, называют олеогенными. Дрожжи, благодаря способности аккумулировать значительные количества липидов, представляют собой наиболее перспективные микроорганизмы для производства масел. Их широкое применение обусловлено

быстрым ростом, высоким содержанием жиров и способностью к быстрому накоплению липидов, что делает их эффективным инструментом для микробного синтеза масел (Carorusso et al., 2021; Kumar et al., 2020). В настоящее время описана способность к биосинтезу липидов у ~70 из ~1600 видов масляных дрожжей, и это число продолжает расти (Szczepańska et al., 2021). В Таблице 1 представлены различные микроорганизмы-продуценты липидов.

Микроводоросли представляют большой интерес для исследователей в области микробных липидов, поскольку они способны синтезировать и другие полезные вещества: витамины, минералы, полисахариды, ненасыщенные жирные кислоты. У микроводорослей накопление липидов обычно происходит при дефиците азота; при этом свет и температура культивирования играют ключевую роль в физиологии водорослей, а также определяют уровень накопления и состав липидов. Так, максимальное накопление липидов у *Nannochloropsis* sp. было достигнуто при азотном голодании и высоком освещении. Однако у разных штаммов микроводорослей физиологические реакции на условия культивирования могут существенно различаться (Abdelkarim et al., 2025).

Таблица 1

Микроорганизмы-продуценты липидов

Table 1

Lipid-producing microorganisms

| Микроорганизм* | Вид | Содержание липидов, % сух. массы | Источник |
|---------------------------------------|------------------------|----------------------------------|--------------------------------|
| <i>Nannochloropsis</i> sp. CCAP 2M178 | Микроводоросли | 59,6 | Abdelkarim et al., 2025 |
| <i>Aurantiochytrium limacinum</i> | Протисты (лабиринтулы) | > 50,0 | Socol et al., 2022 |
| <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> | Микроводоросли | 41,1 | Zheng et al., 2024 |
| <i>Rhodococcus opacus</i> PD630 | Бактерии | 51,6 | Kurosawa et al., 2013 |
| <i>Gordonia</i> sp. DG | Бактерии | 69,0 | Gouda et al., 2008 |
| <i>Mucor circinelloides</i> WJ11 | Грибы (плесневые) | 43,8 | Sun et al., 2021 |
| <i>Trichosporon</i> sp. F1-2 | Дрожжи | 50,2–58,9 | Cao et al., 2021 |
| <i>Cutaneotrichosporon cutaneum</i> | Дрожжи | 37,5 | Cao et al., 2021 |
| <i>Apiotrichum mycotoxinovorans</i> | Дрожжи | 32,6 | Cao et al., 2021 |
| <i>Geotrichum fermentans</i> | Дрожжи | 57,8 | Cao et al., 2021 |
| <i>Yarrowia lipolytica</i> NCIM 3589 | Дрожжи | 43,0 | Sekova et al., 2015 |
| <i>Lipomyces starkeyi</i> | Дрожжи | 60,0 | McNeil & Stuart, 2018 |
| <i>Rhodotorula toruloides</i> | Дрожжи | 31,0–61,0 | Zhang et al., 2016 |
| <i>Rhodotorula glutinis</i> | Дрожжи | 41,4 | Keskin et al., 2023 |
| <i>Cutaneotrichosporon curvatum</i> | Дрожжи | 73,4 | Gong et al., 2015 |
| <i>Naganishia albida</i> | Дрожжи | 65,0 | Beopoulos et al., 2011 |
| <i>Rhodotorula graminis</i> S1/2R | Дрожжи | 46,0 | Martinez-Silveira et al., 2019 |

Примечание. В источниках, использованных для составления таблицы, встречаются устаревшие наименования микроорганизмов; в таблице приведены названия согласно таксономии 2025 г.

Note. The sources used for this table may contain outdated microorganism names; current taxonomy (as of 2025) is used in the table.

Бактерии обладают высокой способностью к накоплению и внутриклеточному хранению ТАГ. Биосинтез липидов происходит у бактерий во время фазы экспоненциального роста с использованием жирных кислот в качестве молекул-предшественников. *Rhodococcus opacus* PD630 широко известен благодаря своей высокой способности накапливать ТАГ, содержание которых может достигать 50–80 % от сухой биомассы. Этот штамм характеризуется быстрым ростом, устойчивостью к токсичным субстратам и возможностью утилизировать широкий спектр источников углерода, включая глюконат, оливковое масло, стоки молочной промышленности, фруктозу, цитрат, сукцинат и отходы производства апельсинового сока (Kumar et al., 2020; Kurosawa et al., 2013). Благодаря быстрому росту, высокой продуктивности и значительному накоплению биомассы липидосинтезирующие грибы рассматриваются как перспективные продуценты для коммерческого использования. Для повышения выхода липидов и преодоления биохимических ограничений липидообразующие грибы подвергают метаболической инженерии. Основные направления модификации включают улучшение путей синтеза ТАГ и жирных кислот, оверэкспрессию ферментов, необходимых для синтеза кофакторов, и подавление конкурентных метаболических процессов, например β -окисления жирных кислот (Zhang et al., 2022).

Олеогенные дрожжи занимают одно из лидирующих мест среди микробных продуцентов липидов, поскольку способны к внутриклеточному накоплению более 73 % липидов от сухой биомассы (Gong et al., 2015). Данный показатель может быть значительно увеличен посредством варьирования состава питательных сред: внесения определенных добавок, использования различных источников углерода (глицерин, глюкоза, сахароза и др.), изменения соотношения углерод : азот (Duman-Özdamar et al., 2025).

Отмечено, что некоторые микроорганизмы могут проявлять одновременно липид-аккумулирующие и липолитические свойства. Однако при отборе штаммов в качестве олеогенных дрожжей предпочтение отдается микроорганизмам, демонстрирующим высокую эффективность *de novo* синтеза липидов, а не способность к экзогенному гидролизу (Veoroulos et al., 2009). Такой подход обусловлен необходимостью максимизировать выход именно микробных масел.

Для отбора мутировавших клеток с улучшенными фенотипическими признаками используют два основных подхода к скринингу: качественный и количественный. Качественный скрининг оценивает мутации на уровне отдельных клеток, что делает его более быстрым и простым методом. Количественный скрининг, напротив, требует больше времени, оборудования и сложного контроля (Bleisch et al., 2022).

Качественный скрининг. Для визуализации внутриклеточных липидов в дрожжевых клетках широко применяются специфические липофильные красители. В частности, *Nile Red*, флуоресцирующий при связывании с нейтральными липидами, причем интенсивность сигнала коррелирует с общим содержанием липидов в клетке, что позволяет отбирать штаммы с повышенным накоплением липидов. Другой распространенный краситель — *Oil Red O*, жирорастворимый азокраситель, который избирательно окрашивает нейтральные липиды в ярко-красный цвет, обеспечивая качественную оценку морфологии, размеров и внутриклеточного распределения липидных капель. Также в исследованиях липидного метаболизма применяются красители *Sudan Black B* и *Rhodamine B* (Stuhr et al., 2022).

Количественный скрининг. Определение содержания липидов в дрожжевой биомассе осуществляется гравиметрическим методом. Липиды экстрагируются из клеток смесью хлороформа и метанола с последующей ультразвуковой обработкой и центрифугированием для разделения фаз. Растворитель выпаривают, а полученный липидный остаток взвешивают. Массовая доля липидов рассчитывается как отношение массы выделенных липидов к массе исходной биомассы (Niehus et al., 2018).

Для высокопроизводительного количественного скрининга применяется проточная цитометрия с сортировкой клеток (FACS). Этот метод позволяет одновременно измерять параметры светорассеяния и флуоресценции тысяч клеток в секунду. В типичных условиях клетки гидродинамически фокусируются и проходят через лазерный луч со скоростью > 10 000 клеток/с. Полученные данные по интенсивности флуоресценции используются для дифференциации и идентификации клеток с различными фенотипическими характеристиками, включая уровень накопления липидов (Rees et al., 2022; Robinson et al., 2023).

Состав липидов дрожжей

Липидный профиль олеогенных дрожжей характеризуется значительным разнообразием жирных кислот; состав и соотношение их варьируются в зависимости от вида дрожжей, субстрата (источника углерода, соотношения C : N, наличия фосфатов) и условий культивирования. Качественный и количественный состав жирных кислот предопределяет физико-химические свойства получаемых масел и их потенциальную применимость в различных отраслях, например, в качестве сырья для производства биодизеля или в качестве нутрицевтиков (Patel et al., 2020).

В последние годы особый интерес вызывают и считаются перспективными такие олеогенные дрожжи, как

Rhodotorula toruloides, *Rhodotorula glutinis*, *Lipomyces starkeyi*. Одним из наиболее изученных представителей олеогенных дрожжей является *Yarrowia lipolytica*. Использование инструментов генной инженерии в сочетании со стратегиями оптимизации технологии культивирования позволяет существенно повысить их продуктивность и направить биосинтез на получение целевых ценных липидов (Chattopadhyay et al., 2021). В Таблице 2 приведены данные по содержанию основных жирных кислот в липидах различных видов олеогенных дрожжей.

Липидный состав олеогенных дрожжей характеризуется преобладанием ненасыщенных жирных кислот. Наименьшая доля обычно приходится на линоленовую кислоту (C18 : 3), тогда как олеиновая (C18 : 1) и линолевая (C18 : 2) кислоты являются основными компонентами липидного профиля практически всех исследованных дрожжей.

Высокое содержание олеиновой кислоты (C18 : 1) характерно для многих дрожжей и делает микробные масла ценным сырьем для производства биодизеля, а также пригодным заменителем пищевых растительных масел. Такие масла обладают повышенной окислительной стабильностью и остаются жидкими при комнатной температуре. Однако устойчивость масел к окислению снижается с увеличением числа двойных связей в жирных кислотах, особенно полиненасыщенных (ПНЖК). Для получения окислительно стабильных масел, пригодных, например, для смазочных материалов, методами генной инженерии у *Y. lipolytica* повышают содержание олеиновой кислоты (C18 : 1) и устраняют синтез ПНЖК (Tsakraklides et al., 2018). Анализ данных Таблицы 2 показывает, что липидам дрожжей свойственно низкое содержание или отсутствие лауриновой (C12 : 0) и миристиновой (C14 : 0) кислот. Среди насыщенных жирных кислот наиболее распространена пальмитиновая (C16 : 0); доля стеариновой (C18 : 0) умеренная. Наличие

Таблица 2

Липидный профиль олеогенных дрожжей (%)

Table 2

Lipid Profile of Oleaginous Yeasts (%)

| Вид дрожжей | Источник | Жирные кислоты | | | | | | | |
|--------------------------------------|---------------------------------|----------------|-----------|-----------|---------|-----------|-----------|-----------|---------|
| | | C12 : 0 | C14 : 0 | C16 : 0 | C16 : 1 | C18 : 0 | C18 : 1 | C18 : 2 | C18 : 3 |
| <i>Yarrowia lipolytica</i> | Beopoulos et al., 2009 | – | – | 11,0 | 6,0 | 1,0 | 28,0 | 51,0 | 1,0 |
| <i>Lipomyces starkeyi</i> | Beopoulos et al., 2009 | – | – | 34,0 | 6,0 | 5,0 | 51,0 | 3,0 | 0 |
| <i>Rhodotorula toruloides</i> | Yang et al., 2014 | – | 1,5 | 33,2 | 3,0 | 20,1 | 28,6 | 13,5 | 0,5 |
| <i>Rhodotorula graminis</i> | Galafassi et al., 2012 | – | – | 13,1–23,1 | – | 2,7–7,4 | 42,1–58,7 | 15,4–20,5 | 2,1–4,3 |
| <i>Rhodotorula glutinis</i> | Beopoulos et al., 2009 | – | – | 37,0 | 1,0 | 3,0 | 47,0 | 8,0 | 0 |
| <i>Cutaneotrichosporon curvatum</i> | Liu et al., 2016 | – | – | 12,3–17,3 | – | 20,5–24,5 | 39,6–52,8 | 7,6–12,1 | 1,7–1,8 |
| <i>Naganishia albida</i> | Li et al., 2015 | – | – | 16,3–23,1 | 0,6–0,7 | 0,9–3,3 | 23,1–27,8 | 42,3–51,1 | 3,4–5,4 |
| <i>Hyphopichia wangnamkhiaoensis</i> | Pérez-Rodríguez et al., 2023 | – | – | 29,0–30,0 | 6,0–7,0 | 13,0–14,0 | 39,0–43,0 | 7,0–13,0 | – |
| <i>Candida oleophila</i> | Chatzifragkou et al., 2011 | – | – | 12,9–14,4 | 1,7–2,5 | 6,6–11,9 | 56,9–65,5 | 11,0–12,4 | – |
| <i>Debaryomyces hansenii</i> | Arous et al., 2016 | 1,1–1,5 | 13,6–14,3 | 6,2–7,0 | 1,9–6,7 | 36,0–43,9 | 31,7–35,1 | – | – |
| <i>Meyerozyma guilliermondii</i> | Ramírez-Castrillón et al., 2017 | 8,1 | – | 15,2–25,7 | 7,4–7,8 | 6,4–34,2 | 48,8–59,8 | 4,7–11,1 | 4,2 |
| <i>Pichia membranifaciens</i> | Chatzifragkou et al., 2011 | – | – | 12,6–20,7 | 1,2–2,4 | 4,1–10,5 | 52,6–68,2 | 13,8–15,2 | – |

Примечание. В источниках, использованных для составления таблицы, встречаются устаревшие наименования микроорганизмов; в таблице приведены названия согласно таксономии 2025 г.

Note. The sources used for this table may contain outdated microorganism names; current taxonomy (as of 2025) is used in the table.

пальмитиновой и стеариновой кислот в липидном профиле дрожжей повышает температуру плавления масла и придает ему твердость, что можно использовать для регулирования консистенции пищевых продуктов (Fasina et al., 2008). Таким образом, липидный состав некоторых олеогенных дрожжей сопоставим с составом растительных масел, например, рапсового (с преобладанием содержания C18 : 1) и пальмового (с преобладанием содержания C16 : 0) (Wang et al., 2023; Sabahannur & Alimuddin, 2022).

Процесс биосинтеза липидов клетками дрожжей

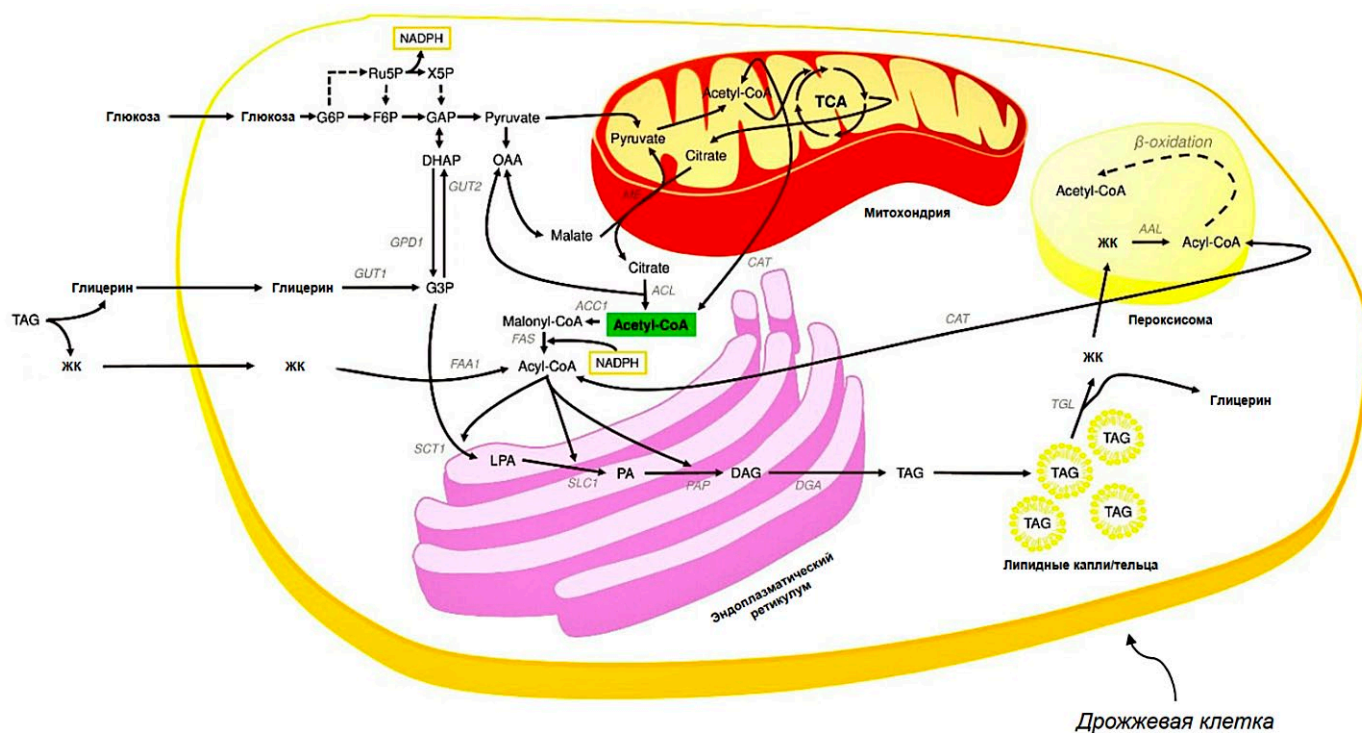
Синтез липидов у олеогенных дрожжей – сложный процесс, включающий несколько ключевых метаболических путей и органелл. Накопление липидов происходит в условиях избытка углерода и дефицита азота, фосфора или микроэлементов. На Рисунке 2 изображен путь биосинтеза липидов в клетках дрожжей. Глюкоза, основной источник углерода, поступает в гликолиз, где превраща-

Рисунок 2

Путь биосинтеза липидов в клетках дрожжей (Szczepańska et al., 2021)

Figure 2

Lipid biosynthesis pathway in yeast cells (Szczepańska et al., 2021)



Примечание. ACL – АТФ-цитратлиаза; ACC1 – ацетил-КоА-карбоксилаза; AAL – ацил-КоА-лигаза; CAT – карнитинацилтрансфераза; DAG – диацилглицерид; DGA – диацилглицеролацилтрансфераза; DHAP – дигидроксиацетонфосфат; F6P – фруктозо-6-фосфат; FAA1 – ацил-КоА-синтетаза; FAS – синтетаза жирных ацильных цепей; G3P – глицерол-3-фосфат; G6P – глюкозо-6-фосфат; GAP – глицеральдегид-3-фосфат; GUT1 – глицеролкиназа; GUT2 – глицерол-3-фосфатдегидрогеназа; GPD – глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (NAD⁺); LPA – лизофосфатидная кислота; ME – малатдегидрогеназа (малик-энзим); OAA – оксалоацетат; PA – фосфатидная кислота; PAP – фосфатидатфосфатаза; Ru5P – рибозо-5-фосфат; SCT1 – ацилтрансфераза глицерол-3-фосфата; SCL1 – 1-ацил-sn-глицерол-3-фосфат-ацилтрансфераза; TAG – триацилглицерид; TCA – цикл трикарбоновых кислот; TGL – триацилглицероллипаза; X5P – ксилулозо-5-фосфат; ЖК – жирные кислоты

Note. ACL – ATP-citrate lyase; ACC1 – acetyl-CoA carboxylase; AAL – acyl-CoA ligase; CAT – carnitine acyltransferase; DAG – diacylglycerol; DGA – diacylglycerol acyltransferase; DHAP – dihydroxyacetone phosphate; F6P – fructose-6-phosphate; FAA1 – acyl-CoA synthetase; FAS – fatty acid synthase; G3P – glycerol-3-phosphate; G6P – glucose-6-phosphate; GAP – glyceraldehyde-3-phosphate; GUT1 – glycerol kinase; GUT2 – glycerol-3-phosphate dehydrogenase; GPD – glycerol-3-phosphate dehydrogenase (NAD⁺); LPA – lysophosphatidic acid; ME – malic enzyme; OAA – oxaloacetate; PA – phosphatidic acid; PAP – phosphatidate phosphatase; Ru5P – ribulose-5-phosphate; SCT1 – glycerol-3-phosphate acyltransferase; SCL1 – 1-acyl-sn-glycerol-3-phosphate acyltransferase; TAG – triacylglycerol; TCA – tricarboxylic acid cycle; TGL – triacylglycerol lipase; X5P – xylulose-5-phosphate; FA – fatty acids

ется в пируват. Часть глюкозы направляется в пентозофосфатный путь для генерации NADPH (Veoroulos et al., 2009). Пируват окисляется в митохондриях до ацетил-КоА, который включается в цикл трикарбоновых кислот. Цитрат транспортируется в цитозоль и расщепляется АТФ-цитратлиазой на ацетил-КоА и оксалоацетат, обеспечивая цитозольный пул ацетил-КоА для синтеза жирных кислот (Bertels, 2021). В цитозоле ацетил-КоА под действием ацетил-КоА-карбоксилазы превращается в малонил-КоА. Затем в мультиферментном комплексе жирно-ацилсинтетазы происходит последовательное присоединение ацетильных единиц, что приводит к образованию насыщенных жирных кислот, главным образом С16 и С18. Этот процесс требует NADPH, который поступает преимущественно из пентозофосфатного пути. Синтезированные жирные кислоты активируются ацил-КоА-синтетазой до ацил-КоА и становятся доступными для синтеза глицеролипидов.

Синтез триацилглицеридов начинается с образования глицеринового остова в виде глицерин-3-фосфата, который может быть получен двумя способами: путем восстановления дигидроксиацетонфосфата под действием NAD⁺-зависимой глицерол-3-фосфатдегидрогеназы или за счет фосфорилирования поступающего извне глицерина с участием глицеролкиназы. Дальнейшая сборка ТАГ происходит в эндоплазматическом ретикулуме и включает четыре последовательные ферментативные реакции. Сначала глицерол-3-фосфат-ацилтрансфераза ацилирует глицерин-3-фосфат, образуя лизофосфатидную кислоту. Затем 1-ацил-*sn*-глицерол-3-фосфат-ацилтрансфераза присоединяет вторую ацильную группу, превращая лизофосфатидную кислоту в фосфатидную кислоту. После этого фосфатидатфосфатаза удаляет фосфатную группу, превращая фосфатидную кислоту в диацилглицерол. В завершение ацилтрансфераза переносит третью ацильную группу с ацил-КоА на диацилглицерол, завершая формирование триацилглицеридов (Szczepańska et al., 2021; Caporusso et al., 2021; Beld et al., 2015; Veoroulos et al., 2011). Синтезированные молекулы ТАГ экспортируются из эндоплазматического ретикулума и накапливаются в липидных телах — специализированных органеллах для хранения нейтральных липидов. При дефиците энергии происходит мобилизация липидных запасов: триацилглицероллипаза расщепляет ТАГ с высвобождением свободных жирных кислот и глицерина. Затем жирные кислоты активируются ацил-/арил-КоА-лигазой и транспортируются в пероксисомы и митохондрии с помощью карнитинацилтрансферазы для β-окисления и вовлечения в энергетический обмен (Arous et al., 2017). Таким образом, олеогенные дрожжи обладают высокоэффективным метаболическим путем *de novo* синтеза липидов, позволяющим им накапливать значительные запасы ТАГ — до 20–70 % сухой массы биомассы в оптимальных условиях культивирования (Bertels et al., 2021; Papanikolaou et al., 2011).

Направленный мутагенез штаммов

Для промышленного культивирования олеогенные дрожжи должны обладать высокой скоростью роста, способностью к значительному накоплению липидов, эффективным ростом на недорогих средах, хорошей флокулируемостью/оседаемостью, технологической простотой обработки и экстракции липидов. Поскольку большинство диких штаммов не удовлетворяют всем этим требованиям, разрабатываются методы повышения их продуктивности, включая классический (случайный) мутагенез и генную инженерию (Agora et al., 2020).

Случайный мутагенез приводит к образованию множества мутантных колоний, что затрудняет выявление и отбор штаммов с высоким содержанием липидов. Процесс отбора становится трудоемким и сложным. Традиционные методы скрининга предполагают ручной отбор каждой колонии, её культивирование и последующий анализ содержания липидов, что является длительным и малопродуктивным процессом (Yu et al., 2020).

Для упрощения отбора мутантов с повышенным содержанием липидов используются ингибиторы биосинтеза липидов. Отбираются колонии, устойчивые к таким ингибиторам, поскольку они, как правило, обладают усиленным липидным метаболизмом, повышенной активностью ингибируемого фермента, или активируют альтернативные пути, позволяющие обойти ингибирование накопления липидов и увеличить их синтез (Agora et al., 2018).

Химический мутагенез основан на воздействии химических агентов, которые, взаимодействуя с ДНК, индуцируют мутации различными механизмами (изменение оснований, дезаминирование пуринов, сдвиг рамки считывания и др.) (Agora et al., 2020). Физический мутагенез, в свою очередь, использует физические факторы (ультрафиолетовое (УФ) излучение, лазерное облучение, пучки тяжелых ионов, плазму атмосферного давления, рентгеновское и гамма-излучение) для внесения изменений в геном. В результате физического мутагенеза возникают точечные мутации, делеции генов, сдвиги рамки считывания и хромосомные перестройки (Adiguzel, 2022).

Химический и физический мутагенез относятся к классическим (случайным или полуслучайным) методам улучшения штаммов микроорганизмов, позволяющим модифицировать их фенотип и характеристики. Для достижения наилучших результатов часто применяют комбинированный подход: клетки сначала облучают УФ-светом, затем после стабилизации штамма обрабатывают этилметансульфонатом (ЭМС) с обогащением популяции в среде с липидорастворимыми веществами. ЭМС, алкилируя ДНК, способствует улучшению биосинтеза липидов. Полученные стабильные и устойчивые

мутанты могут повторно подвергаться УФ-мутагенезу и обработке 4-нитрохиолин-1-оксидом (Adiguzel, 2022; Parker et al., 2024). На эффективность мутагенеза существенное влияние оказывают факторы окружающей среды, тип мутагена, его концентрация и продолжительность воздействия. Для определения оптимальной дозы мутагена (обеспечивающей достаточную частоту мутаций при ~5–20 % выживаемости клеток) предварительно оценивают жизнеспособность обработанных клеток с помощью красителей (например, метиленового синего, эозина, нильского синего, йодида пропидия, трипанового синего и др.), выделяя дозу, при которой остается ~5–20 % жизнеспособных клеток (Bleisch et al., 2022).

В последние годы появляются всё более совершенные технологии редактирования генома, а также инструменты для выполнения генетических манипуляций с масляными дрожжами. Для генетической модификации олеогенных штаммов применяются методы трансформации: агробактериальный перенос (*Agrobacterium-mediated transformation*), электропорация и химическая трансформация (Wen & Al-Makishah, 2022). В 2019 г. для *Lipomyces starkeyi* разработаны методы редактирования генома на основе системы CRISPR/Cas9 (Lau et al., 2019). Также широко используются подходы метаболической инженерии для повышения накопления липидов. Например, у *Yarrowia lipolytica* содержание липидов увеличилось до 56 % за счет сверхэкспрессии треонинсинтазы (TS) и диацилглицерол-ацилтрансферазы (DGA1) на фоне делеции генов MFE и CEX (Duman-Özdamar et al., 2025).

Биотехнология олеогенных дрожжей и их применение в промышленности

Олеогенные масла находят применение в различных отраслях, включая производство биотоплива и продуктов питания (например, эквивалентов какао-масла, заменителей пальмового масла), получение полиненасыщенных жирных кислот, олеохимических продуктов и кормовых добавок (Spagnuolo et al., 2019).

Биодизель и гидрогенизированные эфиры жирных кислот. В качестве альтернативы нефтяному топливу развиваются технологии производства транспортного биотоплива с использованием микробных систем. Олеогенные дрожжи обладают уникальными метаболическими путями, позволяющими эффективно конвертировать жирные кислоты (накопленные в виде нейтральных липидов) в различные виды топлива (Abeln & Chuck, 2021). Сегодня мировое производство биодизеля составляет ~44 млрд литров в год, причем 75 % биодизеля производится из растительных масел первого поколения (пищевых), что эквивалентно ~14 % мирового выпуска растительных масел (OECD-FAO Agricultural Outlook 2019–2028). Развитие технологий биодизеля второго

поколения (из непищевого растительного сырья, отработанных масел и животных жиров) позволяет снизить нагрузку на продовольственные ресурсы (Drabik & Venus, 2019; Bhuiya et al., 2014).

«Микробный» биодизель, полученный с помощью микроорганизмов, часто относят к биотопливу третьего поколения. Поскольку для биодизеля не требуются пищевые стандарты качества, эксплуатационные расходы могут быть снижены за счет использования полустерильных условий культивирования и даже смешанных культур. Так, предлагается культивировать масляные дрожжи во взаимодействии с антагонистическими микроорганизмами (например, *Metschnikowia pulcherrima* или *Wickerhamomyces anomalus*), способными подавлять конкурентов, что уменьшает требования к стерильности (Santamauro et al., 2014; Abeln et al., 2019). Кроме того, изучается возможность прямой переэтерификации липидов микробной биомассы в метил- или этилэфиры жирных кислот без предварительной экстракции масел (Cheirsilp & Louhasakul, 2013; Liu & Zhao, 2007; Louhasakul et al., 2018).

Заменители растительных масел. Какао-масло, получаемое из какао-бобов, характеризуется богатым шоколадным вкусом и твердой консистенцией при комнатной температуре, обусловленной высоким (~60 %) содержанием насыщенных жирных кислот. Для создания эквивалента какао-масла необходимо, чтобы триглицеридный состав масла включал как насыщенные, так и ненасыщенные жирные кислоты в нужной пропорции. В связи с высокой стоимостью какао-масла его часто заменяют более дешевыми растительными маслами, например, пальмовым. Это создает нишу для более дорогих липидов микробного происхождения, которые потенциально могут обеспечить более высокий уровень качества продукта (Ratledge, 2010). Пальмовое масло, получаемое из плодов масличной пальмы, содержит большой процент насыщенных жирных кислот (около 44 % пальмитиновой C16 : 0), что обуславливает его полутвердое состояние при комнатной температуре. Мировое производство пальмового масла превышает 69 млн т в год (~1/3 от общего объема производства растительных масел) (Oil World, 2017).

Пальмовое масло широко используется в пищевой и химической промышленности (производство косметики), а также всё активнее применяется в качестве биотоплива (Drabik & Venus, 2019, Naylor & Higgins, 2017). Однако резкий рост спроса на пальмовое масло привел к масштабной вырубке тропических лесов, особенно в Юго-Восточной Азии и Южной Америке (Braunwald et al., 2016). Исследования показывают, что некоторые дрожжи (например, *Lipomyces lipofer*, *Lipomyces starkeyi*, *Macalpinomyces spermophorus*, *Metschnikowia pulcherrima*, *Rhodotorula glutinis*) способны синтезировать масла, по составу сход-

ные с пальмовым (Gong et al., 2012; Kunthiphun et al., 2018; Spier et al., 2015). Такие дрожжевые масла могут использоваться как для дальнейшей переработки, так и в нерафинированном виде в кулинарии. Несмотря на ценность этих липидов (их биогенное происхождение, возможность варьирования состава), коммерциализация затруднена из-за низкой цены пальмового масла (Parsons et al., 2019). Снижение себестоимости, например, за счет применения дешевых субстратов и оптимизации процессов, является ключом к повышению конкурентоспособности микробных масел (Santamauro et al., 2014).

Кормовые добавки. Масляные дрожжи могут служить ценным кормом для сельскохозяйственных животных и в аквакультуре, обеспечивая источник высококачественного белка, витаминов, антиоксидантов и жирных кислот. Использование генетически модифицированных штаммов дрожжей *Yarrowia lipolytica* для обогащения кормов улучшает поедаемость и усвояемость корма. Помимо липидов, дрожжи могут обогащать корм дополнительными питательными веществами, особенно это актуально при наличии сбалансированного набора аминокислот и антимикробных соединений. Белок масляных дрожжей, как правило, богат лизином и содержит достаточное количество метионина (на уровне соевого шрота), что делает его перспективным компонентом кормовых смесей. Дрожжевая биомасса сохраняет высокую пищевую ценность для различных нутрицевтиков. Производимые дрожжами антимикробные соединения также могут улучшать сохранность кормов и повышать устойчивость животных к заболеваниям (Agboola et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Олеогенные микроорганизмы, особенно дрожжи, представляют собой многообещающий и устойчивый источник липидов, обладающий значительным потенциалом для применения в производстве биодизеля, в качестве альтернативы традиционным растительным и животным жирам, а также в кормопроизводстве. Способность дрожжей накапливать высокие концентрации липидов при оптимизации условий культивирования делает их привлекательным объектом для биотехнологической промышленности. Современные методы мутагенеза и геномной инженерии открывают новые возможности для повышения продуктивности олеогенных дрожжей и более эффективного использования этих микроорганизмов в различных промышленных процессах.

С учетом растущего спроса на экологически чистые источники энергии и пищи дальнейшие исследования и разработки в области олеогенных микроорганизмов приобретают особую актуальность. Ключевые задачи для эффективного получения липидов из олеогенных дрожжей включают: 1) поиск и селекцию высокопродук-

тивных штаммов-продуцентов с активным липидным метаболизмом; 2) скрининг штаммов на способность к гипернакоплению липидов (оценка скорости и эффективности липидонакопления, отбор лучших штаммов для оптимизации); 3) применение мутагенеза для повышения выхода липидов и жирных кислот с целью создания штаммов с улучшенными свойствами; 4) отработку процессов ферментации в лабораторных ферментерах с оптимизацией параметров культивирования, мониторингом кинетики роста, потребления субстрата и накопления липидов; 5) разработку и внедрение высокоэффективных, экономически и экологически устойчивых технологий культивирования олеогенных дрожжей в промышленность.

ВКЛАД АВТОРОВ

Бельский И. Д.: методология, написание и редактирование рукописи, валидация результатов.

Карачун А. И.: написание и редактирование рукописи, оформление статьи в соответствии с требованиями журнала.

Фоменко И. А.: руководство исследованием и его концептуализация, курирование данных.

Алексаночкин Д. И.: создание черновика рукописи, курирование данных.

Шомахова А. С.: написание рукописи, оформление списка литературы.

Машенцева Н. Г.: руководство исследованием, верификация данных, внесение правок.

AUTHOR'S CONTRIBUTION

Ivan D. Belsky: methodology, writing and editing of the manuscript, and validation of the results.

Aleksandra I. Karachun: writing and editing of the manuscript, and formatting it according to the journal's requirements.

Ivan A. Fomenko: research management and conceptualization, and data curation.

Denis I. Aleksanochkin: drafting the manuscript and data curation.

Alena S. Shomakhova: writing the manuscript and formatting the bibliography.

Natalya G. Mashentseva: research management, data verification, writing and editing.

ЛИТЕРАТУРА/REFERENCES

- Хвостов, И. И., & Борисова, А. В. (2021). Анализ технологий получения микробных масел. *Ползуновский вестник*, (3), 83–88. <https://doi.org/10.25712/ASTU.2072-8921.2021.03.011>
- Abdelkarim, O. H., Wijffels, R. H., & Barbosa, M. J. (2025). Microalgal lipid production: A comparative analysis of *Nannochloropsis* and *Microchloropsis* strains. *Journal of Applied Phycology*, 37(1), 15–34. <https://doi.org/10.1007/s10811-024-03318-7>
- Abeln, F., & Chuck, C. J. (2019). Achieving a high-density oleaginous yeast culture: Comparison of four processing strategies using *Metschnikowia pulcherrima*. *Biotechnology and Bioengineering*, 116(12), 3200–3214. <https://doi.org/10.1002/bit.27141>
- Abeln, F., & Chuck, C. J. (2021). The history, state of the art and future prospects for oleaginous yeast research. *Microbial Cell Factories*, 20(1), 221. <https://doi.org/10.1186/s12934-021-01712-1>
- Adiguzel, A. O. (2023). The use of omics technologies, random mutagenesis, and genetic transformation techniques to improve algae for biodiesel industry. *Technological advancement in algal biofuels production. Clean Energy Production Technologies. Springer Nature*, 43–80. https://doi.org/10.1007/978-981-19-6806-8_2
- Agboola, J. O., Øverland, M., Skrede, A., & Hansen, J. Ø. (2021). Yeast as major protein-rich ingredient in aquafeeds: A review of the implications for aquaculture production. *Reviews in Aquaculture*, 13(2), 949–970. <https://doi.org/10.1111/raq.12507>
- Andreo-Martinez, P., Ortiz-Martinez, V. M., Salar-Garcia, M. J., Veiga-del-Bano, J. M., Chica, A., & Quesada-Medina, J. (2022). Waste animal fats as feedstock for biodiesel production using non-catalytic supercritical alcohol transesterification: A perspective by the PRISMA methodology. *Energy for Sustainable Development*, 69, 150–163. <https://doi.org/10.1016/j.esd.2022.06.004>
- Arous, F., Azabou, S., Triantaphyllidou, I. E., Aggelis, G., Jaouani, A., Nasri, M., & Mechichi, T. (2017). Newly isolated yeasts from Tunisian microhabitats: Lipid accumulation and fatty acid composition. *Engineering in Life Sciences*, 17(3), 226–236. <https://doi.org/10.1002/elsc.201500156>
- Arous, F., Mechichi, T., Nasri, M., & Aggelis, G. (2016). Fatty acid biosynthesis during the life cycle of *Debaryomyces etchellsii*. *Microbiology*, 162(7), 1080–1090. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000298>
- Arora, N., Pienkos, P. T., Pruthi, V., Poluri, K. M., & Guarnieri, M. T. (2020). Leveraging algal omics to reveal potential targets for augmenting TAG accumulation. *Biotechnology Advances*, 36(4), 1274–1292. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2018.04.005>
- Arora, N., Yen, H. W., & Philippidis, G. P. (2020). Harnessing the power of mutagenesis and adaptive laboratory evolution for high lipid production by oleaginous microalgae and yeasts. *Sustainability*, 12(12), 5125. <https://doi.org/10.3390/su12125125>
- Beopoulos, A., Cescut, J., Haddouche, R., Uribebarrea, J. L., Molina-Jouve, C., & Nicaud, J. M. (2009). *Yarrowia lipolytica* as a model for bio-oil production. *Progress in Lipid Research*, 48(6), 375–387. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2009.08.005>
- Beopoulos, A., Nicaud, J. M., & Gaillardin, C. (2011). An overview of lipid metabolism in yeasts and its impact on biotechnological processes. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 90(4), 1193–1206. <https://doi.org/10.1007/s00253-011-3212-8>
- Beld, J., Lee, D. J., & Burkart, M. D. (2015). Fatty acid biosynthesis revisited: Structure elucidation and metabolic engineering. *Molecular BioSystems*, 11(1), 38–59. <https://doi.org/10.1039/c4mb00443d>
- Bhuiya, M. M. K., Rasul, M. G., Khan, M. M. K., Ashwath, N., Azad, A. K., & Hazrat, M. A. (2014). Second generation biodiesel: Potential alternative to edible oil-derived biodiesel. *Energy Procedia*, 61, 1969–1972. <https://doi.org/10.1016/j.egypro.2014.12.054>
- Bleisch, R., Freitag, L., Ihdjadene, Y., Sprenger, U., Steingröwer, J., Walther, T., & Krujatz, F. (2022). Strain development in microalgal biotechnology – random mutagenesis techniques. *Life*, 12(7), 961. <https://doi.org/10.3390/life12070961>
- Braunwald, T., French, W. T., Claupein, W., & Graeff-Hönninger, S. (2016). Economic assessment of microbial biodiesel production using heterotrophic yeasts. *International Journal of Green Energy*, 13(3), 274–282. <https://doi.org/10.1080/15435075.2014.940957>
- Cao, X., Pan, Y., Wei, W., Yuan, T., Wang, S., Xiang, L., & Yuan, Y. (2021). Single cell oil production by *Trichosporon* sp.: Effects of fermentation conditions on fatty acid composition and applications in synthesis of structured triacylglycerols. *LWT – Food Science and Technology*, 148, 111691. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2021.111691>

- Caporusso, A., Capece, A., & De Bari, I. (2021). Oleaginous yeasts as cell factories for the sustainable production of microbial lipids by the valorization of agri-food wastes. *Fermentation*, 7(2), 50. <https://doi.org/10.3390/fermentation7020050>
- Chaturvedi, S., Bhattacharya, A., & Khare, S. K. (2018). Trends in oil production from oleaginous yeast using biomass: Biotechnological potential and constraints. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 54(4), 361–369. <https://doi.org/10.1134/S000368381804004X>
- Chatzifragkou, A., Makri, A., Belka, A., Bellou, S., Mavrou, M., Mastoridou, M., & Papanikolaou, S. (2011). Biotechnological conversions of biodiesel derived waste glycerol by yeast and fungal species. *Energy*, 36(2), 1097–1108. <https://doi.org/10.1016/j.energy.2010.11.040>
- Dhanavel, N., & Nandakrishnan, M. H. (2024). A review of animal fat: a great source for industrial applications. *Journal of Chemical Review*, 6(2), 115–137. <https://doi.org/10.48309/JCR.2024.425819.1276>
- Galafassi, S., Cucchetti, D., Pizza, F., Franzosi, G., Bianchi, D., & Compagno, C. (2012). Lipid production for second generation biodiesel by the oleaginous yeast *Rhodotorula graminis*. *Bioresource Technology*, 111, 398–403. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2012.02.004>
- Galanakis, C. M. (2024). The future of food. *Foods*, 13(4), 506. <https://doi.org/10.3390/foods13040506>
- Gong, Z., Shen, H., Zhou, W., Wang, Y., Yang, X., & Zhao, Z. K. (2015). Efficient conversion of acetate into lipids by the oleaginous yeast *Cryptococcus curvatus*. *Biotechnology for Biofuels*, 8(1), 189. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0371-3>
- Gong, Z., Wang, Q., Shen, H., Hu, C., Jin, G., & Zhao, Z. K. (2012). Co-fermentation of cellobiose and xylose by *Lipomyces starkeyi* for lipid production. *Bioresource Technology*, 117, 20–24. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2012.04.063>
- Gouda, M. K., Omar, S. H., & Aouad, L. M. (2008). Single cell oil production by *Gordonia* sp. DG using agro-industrial wastes. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 24(9), 1703–1711. <https://doi.org/10.1007/s11274-008-9664-z>
- Hájek, M., Vávra, A., de Paz Carmona, H., & Kocík, J. (2021). The catalysed transformation of vegetable oils or animal fats to biofuels and bio-lubricants: A review. *Catalysts*, 11(9), 1118. <https://doi.org/10.3390/catal11091118>
- Keskin, A., Ünlü, A. E., & Takac, S. (2023). Utilization of olive mill wastewater for selective production of lipids and carotenoids by *Rhodotorula glutinis*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 107(15), 4973–4985. <https://doi.org/10.1007/s00253-023-12625-x>
- Kumar, M., Rathour, R., Gupta, J., Pandey, A., Gnansounou, E., & Thakur, I. S. (2020). Bacterial production of fatty acid and biodiesel: Opportunity and challenges. *Refining biomass residues for sustainable energy and bioproducts. Technology, Advances, Life Cycle Assessment, and Economics*. Academic Press, 21–49. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818996-2.00002-8>
- Kurosawa, K., Wewetzer, S. J., & Sinskey, A. J. (2013). Engineering xylose metabolism in triacylglycerol-producing *Rhodococcus opacus* for lignocellulosic fuel production. *Biotechnology for Biofuels*, 6(1), 134. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-6-134>
- Lau, Z., Stuart, D., & McNeil, B. (2019). Establishing CRISPR/Cas9 in *Lipomyces starkeyi*. *Alberta Academic Review*, 2(2), 51–52. <https://doi.org/10.29173/aar61>
- Li, X., Xiong, L., Chen, X., Huang, C., Chen, X., & Ma, L. (2015). Effects of acetic acid on growth and lipid production by *Cryptococcus albidus*. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 92(8), 1113–1118. <https://doi.org/10.1007/s11746-015-2685-5>
- Lin, X., Wu, J., & Li, Z. (2025). Vegetable oil intake: The distinctive trilateral relationship of bile acid, gut microbiota and health. *Trends in Food Science & Technology*, 160, 105001. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2025.105001>
- Liu, B., & Zhao, Z. (2007). Biodiesel production by direct methanolysis of oleaginous microbial biomass. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 82(8), 775–780. <https://doi.org/10.1002/jctb.1744>
- Liu, J., Liu, J. N., Yuan, M., Shen, Z. H., Peng, K. M., Lu, L. J., & Huang, X. F. (2016). Bioconversion of volatile fatty acids derived from waste activated sludge into lipids by *Cryptococcus curvatus*. *Bioresource Technology*, 211, 548–555. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.03.146>
- Louhasakul, Y., Cheirsilp, B., Maneerat, S., & Prasertsan, P. (2018). Direct transesterification of oleaginous yeast lipids into biodiesel: Development of vigorously stirred tank reactor and process optimization. *Biochemical Engineering Journal*, 137, 232–238. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2018.06.009>
- Maltsev, Y., & Maltseva, K. (2021). Fatty acids of microalgae: Diversity and applications. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 20(2), 515–547. <https://doi.org/10.1007/s11157-021-09571-3>

- Martinez-Silveira, A., Pereyra, V., Garmendia, G., Rufo, C., & Vero, S. (2019). Optimization of culture conditions of *Rhodotorula graminis* S1/2R to obtain saponifiable lipids for the production of second-generation biodiesel. *Environmental Sustainability*, 2(4), 419–428. <https://doi.org/10.1007/s42398-019-00085-x>
- McNeil, B. A., & Stuart, D. T. (2018). *Lipomyces starkeyi*: An emerging cell factory for production of lipids, oleochemicals and biotechnology applications. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 34(10), 147. <https://doi.org/10.1007/s11274-018-2532-6>
- Mielke, T. (2017). World markets for vegetable oils and animal fats: Dynamics of global production, trade flows, consumption and prices. *Biokerosene: Status and prospects*. Springer, 147–188. https://doi.org/10.1007/978-3-662-53065-8_8
- Murphy, D. J. (2025). Agronomy and environmental sustainability of the four major global vegetable oil crops: Oil palm, soybean, rapeseed, and sunflower. *Agronomy*, 15(6), 1465. <https://doi.org/10.3390/agronomy15061465>
- Naylor, R. L., & Higgins, M. M. (2017). The political economy of biodiesel in an era of low oil prices. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 77, 695–705. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2017.04.026>
- Němcová, A., Szotkowski, M., Samek, O., Cagaňová, L., Sipiczki, M., & Márová, I. (2021). Use of waste substrates for the lipid production by yeasts of the genus *Metschnikowia*-Screening study. *Microorganisms*, 9(11), 2295. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9112295>
- Niehus, X., Casas-Godoy, L., Vargas-Sánchez, M., & Sandoval, G. (2018). A fast and simple qualitative method for screening oleaginous yeasts on agar. *Journal of Lipids*, 2018(1), 5325804. <https://doi.org/10.1155/2018/5325804>
- Papanikolaou, S., & Aggelis, G. (2011). Lipids of oleaginous yeasts. Part I: Biochemistry of single cell oil production. *European Journal of Lipid Science and Technology*, 113(8), 1031–1051. <https://doi.org/10.1002/ejlt.201100014>
- Parker, L., Ward, K., Pilarski, T., Price, J., Derkach, P., Correa, M., & Franklin, S. (2024). Development and large-scale production of high-oleic acid oil by fermentation of microalgae. *Fermentation*, 10(11), 566. <https://doi.org/10.3390/fermentation10110566>
- Parsons, S., Abeln, F., McManus, M. C., & Chuck, C. J. (2019). Techno-economic analysis (TEA) of microbial oil production from waste resources as part of a biorefinery concept: Assessment at multiple scales under uncertainty. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 94(3), 701–711. <https://doi.org/10.1002/jctb.5811>
- Passoth, V., & Sandgren, M. (2019). Biofuel production from straw hydrolysates: Current achievements and perspectives. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(13), 5105–5116. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-09863-3>
- Patel, A., Karageorgou, D., Rova, E., Katapodis, P., Rova, U., & Christakopoulos, P. (2020). An overview of potential oleaginous microorganisms and their role in biodiesel and omega-3 fatty acid-based industries. *Microorganisms*, 8(3), 434. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8030434>
- Pérez-Rodríguez, A., Flores-Ortiz, C. M., Chávez-Camarillo, G. M., Cristiani-Urbina, E., & Morales-Barrera, L. (2023). Potential capacity of *Candida wangnamkhiaoensis* to produce oleic acid. *Fermentation*, 9(5), 443. <https://doi.org/10.3390/fermentation9050443>
- Ramírez-Castrillón, M., Jaramillo-García, V. P., Rosa, P. D., Landell, M. F., Vu, D., Fabricio, M. F., & Valente, P. (2017). The oleaginous yeast *Meyerozyma guilliermondii* B1281A as a new potential biodiesel feedstock: Selection and lipid production optimization. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1776. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01776>
- Ratledge, C. (2013). Single cell oils for the 21st century. Single cell oils. *Microbial and Algal Oils*. AOCS Press, 3–26. <https://doi.org/10.1016/B978-1-893997-73-8.50005-0>
- Rees, P., Summers, H. D., Filby, A., Carpenter, A. E., & Doan, M. (2022). Imaging flow cytometry. *Nature Reviews Methods Primers*, 2(1), 86. <https://doi.org/10.1038/s43586-022-00167-x>
- Robinson, J. P., Ostafe, R., Iyengar, S. N., Rajwa, B., Fischer, R., & Walther, T. (2023). Flow cytometry: The next revolution. *Cells*, 12(14), 1875. <https://doi.org/10.3390/cells12141875>
- Santamauro, F., Whiffin, F. M., Scott, R. J., & Chuck, C. J. (2014). Low-cost lipid production by an oleaginous yeast cultured in non-sterile conditions using model waste resources. *Biotechnology for Biofuels*, 7(1), 34. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-7-34>
- Sabahannur, S., & Alimuddin, S. (2022). Identification of fatty acids in virgin coconut oil (VCO), cocoa beans, crude palm oil (CPO), and palm kernel beans using gas chromatography. *In IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 1083(1), 012036. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1083/1/012036>
- Sekova, V. Y., Isakova, E. P., & Deryabina, Y. I. (2015). Biotechnological applications of the extremophilic yeast *Yarrowia lipolytica*. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 51(3), 278–291. <https://doi.org/10.1134/S0003683815030151>
- Soccol, C. R., Colonia, B. S. O., de Melo Pereira, G. V., Mamani, L. D. G., Karp, S. G., Soccol, V. T., & de Carvalho, J. C. (2022). Bioprospecting lipid-producing microorganisms: From metagenomic-assisted isolation techniques to industrial application and innovations. *Bioresource Technology*, 346, 126455. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.126455>

- Spagnuolo, M., Yaguchi, A., & Blenner, M. (2019). Oleaginous yeast for biofuel and oleochemical production. *Current Opinion in Biotechnology*, 57, 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2019.02.011>
- Spier, F., Buffon, J. G., & Burkert, C. A. (2015). Bioconversion of raw glycerol generated from the synthesis of biodiesel by different oleaginous yeasts: Lipid content and fatty acid profile of biomass. *Indian Journal of Microbiology*, 55(4), 415–422. <https://doi.org/10.1007/s12088-015-0533-9>
- Stuhr, N. L., Nhan, J. D., Hammerquist, A. M., Van Camp, B., Reoyo, D., & Curran, S. P. (2022). Rapid lipid quantification in *Caenorhabditis elegans* by oil red O and Nile red staining. *Bio-protocol*, 12(5), e4340. <https://doi.org/10.21769/BioProtoc.4340>
- Szczepańska, P., Hapeta, P., & Lazar, Z. (2021). Advances in production of high-value lipids by oleaginous yeasts. *Critical Reviews in Biotechnology*, 42(1), 1–22. <https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1922353>
- Tsakraklides, V., Kamineni, A., Consiglio, A. L., MacEwen, K., Friedlander, J., Blitzblau, H. G., & Brevnova, E. E. (2018). High-oleate yeast oil without polyunsaturated fatty acids. *Biotechnology for Biofuels*, 11(1), 131. <https://doi.org/10.1186/s13068-018-1131-y>
- Wang, C., Li, Z., & Wu, W. (2023). Understanding fatty acid composition and lipid profile of rapeseed oil in response to nitrogen management strategies. *Food Research International*, 165, 112565. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2023.112565>
- Wang, X., Ma, L., Yan, S., Chen, X., & Growe, A. (2023). Trade for food security: The stability of global agricultural trade networks. *Foods*, 12(2), 271. <https://doi.org/10.3390/foods12020271>
- Wen, Z., & Al Makishah, N. H. (2022). Recent advances in genetic technology development of oleaginous yeasts. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 106(17), 5385–5397. <https://doi.org/10.1007/s00253-022-12101-y>
- Yang, X., Jin, G., Gong, Z., Shen, H., Bai, F., & Zhao, Z. K. (2014). Recycling biodiesel-derived glycerol by the oleaginous yeast *Rhodospiridium toruloides* Y4 through the two-stage lipid production process. *Biochemical Engineering Journal*, 91, 86–91. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2014.07.015>
- Zhang, S., Skerker, J. M., Rutter, C. D., Maurer, M. J., Arkin, A. P., & Rao, C. V. (2016). Engineering *Rhodospiridium toruloides* for increased lipid production. *Biotechnology and Bioengineering*, 113(5), 1056–1066. <https://doi.org/10.1002/bit.25864>
- Zhang, X. Y., Li, B., Huang, B. C., Wang, F. B., Zhang, Y. Q., Zhao, S. G., & Wang, Z. P. (2022). Production, biosynthesis, and commercial applications of fatty acids from oleaginous fungi. *Frontiers in Nutrition*, 9, 873657. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.873657>
- Zheng, S., Sun, S., Zou, S., Song, J., Hua, L., Chen, H., & Wang, Q. (2024). Effects of culture temperature and light regimes on biomass and lipid accumulation of *Chlamydomonas reinhardtii* under carbon-rich and nitrogen-limited conditions. *Bioresource Technology*, 399, 130613. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2024.130613>

REFERENCES

- Abdelkarim, O. H., Wijffels, R. H., & Barbosa, M. J. (2025). Microalgal lipid production: A comparative analysis of *Nannochloropsis* and *Microchloropsis* strains. *Journal of Applied Phycology*, 37(1), 15–34. <https://doi.org/10.1007/s10811-024-03318-7>
- Abeln, F., & Chuck, C. J. (2019). Achieving a high-density oleaginous yeast culture: Comparison of four processing strategies using *Metschnikowia pulcherrima*. *Biotechnology and Bioengineering*, 116(12), 3200–3214. <https://doi.org/10.1002/bit.27141>
- Abeln, F., & Chuck, C. J. (2021). The history, state of the art and future prospects for oleaginous yeast research. *Microbial Cell Factories*, 20(1), 221. <https://doi.org/10.1186/s12934-021-01712-1>
- Adiguzel, A. O. (2023). The use of omics technologies, random mutagenesis, and genetic transformation techniques to improve algae for biodiesel industry. *Technological advancement in algal biofuels production. Clean Energy Production Technologies. Springer Nature*, 43–80. https://doi.org/10.1007/978-981-19-6806-8_2
- Agboola, J. O., Øverland, M., Skrede, A., & Hansen, J. Ø. (2021). Yeast as major protein-rich ingredient in aquafeeds: A review of the implications for aquaculture production. *Reviews in Aquaculture*, 13(2), 949–970. <https://doi.org/10.1111/raq.12507>
- Andreo-Martinez, P., Ortiz-Martinez, V. M., Salar-Garcia, M. J., Veiga-del-Bano, J. M., Chica, A., & Quesada-Medina, J. (2022). Waste animal fats as feedstock for biodiesel production using non-catalytic supercritical alcohol

- transesterification: A perspective by the PRISMA methodology. *Energy for Sustainable Development*, 69, 150–163. <https://doi.org/10.1016/j.esd.2022.06.004>
- Arous, F., Azabou, S., Triantaphyllidou, I. E., Aggelis, G., Jaouani, A., Nasri, M., & Mechichi, T. (2017). Newly isolated yeasts from Tunisian microhabitats: Lipid accumulation and fatty acid composition. *Engineering in Life Sciences*, 17(3), 226–236. <https://doi.org/10.1002/elsc.201500156>
- Arous, F., Mechichi, T., Nasri, M., & Aggelis, G. (2016). Fatty acid biosynthesis during the life cycle of *Debaryomyces etchellsii*. *Microbiology*, 162(7), 1080–1090. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000298>
- Arora, N., Pienkos, P. T., Pruthi, V., Poluri, K. M., & Guarnieri, M. T. (2020). Leveraging algal omics to reveal potential targets for augmenting TAG accumulation. *Biotechnology Advances*, 36(4), 1274–1292. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2018.04.005>
- Arora, N., Yen, H. W., & Philippidis, G. P. (2020). Harnessing the power of mutagenesis and adaptive laboratory evolution for high lipid production by oleaginous microalgae and yeasts. *Sustainability*, 12(12), 5125. <https://doi.org/10.3390/su12125125>
- Beopoulos, A., Cescut, J., Haddouche, R., Uribelarrea, J. L., Molina-Jouve, C., & Nicaud, J. M. (2009). *Yarrowia lipolytica* as a model for bio-oil production. *Progress in Lipid Research*, 48(6), 375–387. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2009.08.005>
- Beopoulos, A., Nicaud, J. M., & Gaillardin, C. (2011). An overview of lipid metabolism in yeasts and its impact on biotechnological processes. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 90(4), 1193–1206. <https://doi.org/10.1007/s00253-011-3212-8>
- Beld, J., Lee, D. J., & Burkart, M. D. (2015). Fatty acid biosynthesis revisited: Structure elucidation and metabolic engineering. *Molecular BioSystems*, 11(1), 38–59. <https://doi.org/10.1039/c4mb00443d>
- Bhuiya, M. M. K., Rasul, M. G., Khan, M. M. K., Ashwath, N., Azad, A. K., & Hazrat, M. A. (2014). Second generation biodiesel: Potential alternative to edible oil-derived biodiesel. *Energy Procedia*, 61, 1969–1972. <https://doi.org/10.1016/j.egypro.2014.12.054>
- Bleisch, R., Freitag, L., Ihadjadene, Y., Sprenger, U., Steingröwer, J., Walther, T., & Krujatz, F. (2022). Strain development in microalgal biotechnology – random mutagenesis techniques. *Life*, 12(7), 961. <https://doi.org/10.3390/life12070961>
- Braunwald, T., French, W. T., Claupein, W., & Graeff-Hönninger, S. (2016). Economic assessment of microbial biodiesel production using heterotrophic yeasts. *International Journal of Green Energy*, 13(3), 274–282. <https://doi.org/10.1080/15435075.2014.940957>
- Cao, X., Pan, Y., Wei, W., Yuan, T., Wang, S., Xiang, L., & Yuan, Y. (2021). Single cell oil production by *Trichosporon* sp.: Effects of fermentation conditions on fatty acid composition and applications in synthesis of structured triacylglycerols. *LWT – Food Science and Technology*, 148, 111691. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2021.111691>
- Caporusso, A., Capece, A., & De Bari, I. (2021). Oleaginous yeasts as cell factories for the sustainable production of microbial lipids by the valorization of agri-food wastes. *Fermentation*, 7(2), 50. <https://doi.org/10.3390/fermentation7020050>
- Chaturvedi, S., Bhattacharya, A., & Khare, S. K. (2018). Trends in oil production from oleaginous yeast using biomass: Biotechnological potential and constraints. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 54(4), 361–369. <https://doi.org/10.1134/S000368381804004X>
- Chatzifragkou, A., Makri, A., Belka, A., Bellou, S., Mavrou, M., Mastoridou, M., & Papanikolaou, S. (2011). Biotechnological conversions of biodiesel derived waste glycerol by yeast and fungal species. *Energy*, 36(2), 1097–1108. <https://doi.org/10.1016/j.energy.2010.11.040>
- Dhanavel, N., & Nandakrishnan, M. H. (2024). A review of animal fat: a great source for industrial applications. *Journal of Chemical Review*, 6(2), 115–137. <https://doi.org/10.48309/JCR.2024.425819.1276>
- Galafassi, S., Cucchetti, D., Pizza, F., Franzosi, G., Bianchi, D., & Compagno, C. (2012). Lipid production for second generation biodiesel by the oleaginous yeast *Rhodotorula graminis*. *Bioresource Technology*, 111, 398–403. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2012.02.004>
- Galanakis, C. M. (2024). The future of food. *Foods*, 13(4), 506. <https://doi.org/10.3390/foods13040506>
- Gong, Z., Shen, H., Zhou, W., Wang, Y., Yang, X., & Zhao, Z. K. (2015). Efficient conversion of acetate into lipids by the oleaginous yeast *Cryptococcus curvatus*. *Biotechnology for Biofuels*, 8(1), 189. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0371-3>
- Gong, Z., Wang, Q., Shen, H., Hu, C., Jin, G., & Zhao, Z. K. (2012). Co-fermentation of cellobiose and xylose by *Lipomyces starkeyi* for lipid production. *Bioresource Technology*, 117, 20–24. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2012.04.063>

- Gouda, M. K., Omar, S. H., & Aouad, L. M. (2008). Single cell oil production by *Gordonia* sp. DG using agro-industrial wastes. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 24(9), 1703–1711. <https://doi.org/10.1007/s11274-008-9664-z>
- Hájek, M., Vávra, A., de Paz Carmona, H., & Kocík, J. (2021). The catalysed transformation of vegetable oils or animal fats to biofuels and bio-lubricants: A review. *Catalysts*, 11(9), 1118. <https://doi.org/10.3390/catal11091118>
- Keskin, A., Ünlü, A. E., & Takac, S. (2023). Utilization of olive mill wastewater for selective production of lipids and carotenoids by *Rhodotorula glutinis*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 107(15), 4973–4985. <https://doi.org/10.1007/s00253-023-12625-x>
- Khvostov, I. I. & Borisova, A. V. (2021). Biosynthesis of oils. *Polzunovskiy vestnik*, (3), 83–88. (In Russ.). <https://doi.org/10.25712/ASTU.2072-8921.2021.03.011>
- Kumar, M., Rathour, R., Gupta, J., Pandey, A., Gnansounou, E., & Thakur, I. S. (2020). Bacterial production of fatty acid and biodiesel: Opportunity and challenges. *Refining biomass residues for sustainable energy and bioproducts. Technology, Advances, Life Cycle Assessment, and Economics*. Academic Press, 21–49. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818996-2.00002-8>
- Kurosawa, K., Wewetzer, S. J., & Sinskey, A. J. (2013). Engineering xylose metabolism in triacylglycerol-producing *Rhodococcus opacus* for lignocellulosic fuel production. *Biotechnology for Biofuels*, 6(1), 134. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-6-134>
- Lau, Z., Stuart, D., & McNeil, B. (2019). Establishing CRISPR/Cas9 in *Lipomyces starkeyi*. *Alberta Academic Review*, 2(2), 51–52. <https://doi.org/10.29173/aar61>
- Li, X., Xiong, L., Chen, X., Huang, C., Chen, X., & Ma, L. (2015). Effects of acetic acid on growth and lipid production by *Cryptococcus albidus*. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 92(8), 1113–1118. <https://doi.org/10.1007/s11746-015-2685-5>
- Lin, X., Wu, J., & Li, Z. (2025). Vegetable oil intake: The distinctive trilateral relationship of bile acid, gut microbiota and health. *Trends in Food Science & Technology*, 160, 105001. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2025.105001>
- Liu, B., & Zhao, Z. (2007). Biodiesel production by direct methanolysis of oleaginous microbial biomass. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 82(8), 775–780. <https://doi.org/10.1002/jctb.1744>
- Liu, J., Liu, J. N., Yuan, M., Shen, Z. H., Peng, K. M., Lu, L. J., & Huang, X. F. (2016). Bioconversion of volatile fatty acids derived from waste activated sludge into lipids by *Cryptococcus curvatus*. *Bioresource Technology*, 211, 548–555. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.03.146>
- Louhasakul, Y., Cheirsilp, B., Maneerat, S., & Prasertsan, P. (2018). Direct transesterification of oleaginous yeast lipids into biodiesel: Development of vigorously stirred tank reactor and process optimization. *Biochemical Engineering Journal*, 137, 232–238. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2018.06.009>
- Maltsev, Y., & Maltseva, K. (2021). Fatty acids of microalgae: Diversity and applications. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 20(2), 515–547. <https://doi.org/10.1007/s11157-021-09571-3>
- Martinez-Silveira, A., Pereyra, V., Garmendia, G., Rufo, C., & Vero, S. (2019). Optimization of culture conditions of *Rhodotorula graminis* S1/2R to obtain saponifiable lipids for the production of second-generation biodiesel. *Environmental Sustainability*, 2(4), 419–428. <https://doi.org/10.1007/s42398-019-00085-x>
- McNeil, B. A., & Stuart, D. T. (2018). *Lipomyces starkeyi*: An emerging cell factory for production of lipids, oleochemicals and biotechnology applications. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 34(10), 147. <https://doi.org/10.1007/s11274-018-2532-6>
- Mielke, T. (2017). World markets for vegetable oils and animal fats: Dynamics of global production, trade flows, consumption and prices. *Biokerosene: Status and prospects*. Springer, 147–188. https://doi.org/10.1007/978-3-662-53065-8_8
- Murphy, D. J. (2025). Agronomy and environmental sustainability of the four major global vegetable oil crops: Oil palm, soybean, rapeseed, and sunflower. *Agronomy*, 15(6), 1465. <https://doi.org/10.3390/agronomy15061465>
- Naylor, R. L., & Higgins, M. M. (2017). The political economy of biodiesel in an era of low oil prices. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 77, 695–705. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2017.04.026>
- Němcová, A., Szotkowski, M., Samek, O., Cagaňová, L., Sipiczki, M., & Márová, I. (2021). Use of waste substrates for the lipid production by yeasts of the genus *Metschnikowia*-Screening study. *Microorganisms*, 9(11), 2295. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9112295>
- Niehus, X., Casas-Godoy, L., Vargas-Sánchez, M., & Sandoval, G. (2018). A fast and simple qualitative method for screening oleaginous yeasts on agar. *Journal of Lipids*, 2018(1), 5325804. <https://doi.org/10.1155/2018/5325804>
- Papanikolaou, S., & Aggelis, G. (2011). Lipids of oleaginous yeasts. Part I: Biochemistry of single cell oil production. *European Journal of Lipid Science and Technology*, 113(8), 1031–1051. <https://doi.org/10.1002/ejlt.201100014>

- Parker, L., Ward, K., Pilarski, T., Price, J., Derkach, P., Correa, M., & Franklin, S. (2024). Development and large-scale production of high-oleic acid oil by fermentation of microalgae. *Fermentation*, 10(11), 566. <https://doi.org/10.3390/fermentation10110566>
- Parsons, S., Abeln, F., McManus, M. C., & Chuck, C. J. (2019). Techno-economic analysis (TEA) of microbial oil production from waste resources as part of a biorefinery concept: Assessment at multiple scales under uncertainty. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 94(3), 701–711. <https://doi.org/10.1002/jctb.5811>
- Passoth, V., & Sandgren, M. (2019). Biofuel production from straw hydrolysates: Current achievements and perspectives. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(13), 5105–5116. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-09863-3>
- Patel, A., Karageorgou, D., Rova, E., Katapodis, P., Rova, U., & Christakopoulos, P. (2020). An overview of potential oleaginous microorganisms and their role in biodiesel and omega-3 fatty acid-based industries. *Microorganisms*, 8(3), 434. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8030434>
- Pérez-Rodríguez, A., Flores-Ortiz, C. M., Chávez-Camarillo, G. M., Cristiani-Urbina, E., & Morales-Barrera, L. (2023). Potential capacity of *Candida wangnamkhiaoensis* to produce oleic acid. *Fermentation*, 9(5), 443. <https://doi.org/10.3390/fermentation9050443>
- Ramírez-Castrillón, M., Jaramillo-García, V. P., Rosa, P. D., Landell, M. F., Vu, D., Fabricio, M. F., & Valente, P. (2017). The oleaginous yeast *Meyerozyma guilliermondii* B1281A as a new potential biodiesel feedstock: Selection and lipid production optimization. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1776. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01776>
- Ratledge, C. (2013). Single cell oils for the 21st century. Single cell oils. *Microbial and Algal Oils*. AOCS Press, 3–26. <https://doi.org/10.1016/B978-1-893997-73-8.50005-0>
- Rees, P., Summers, H. D., Filby, A., Carpenter, A. E., & Doan, M. (2022). Imaging flow cytometry. *Nature Reviews Methods Primers*, 2(1), 86. <https://doi.org/10.1038/s43586-022-00167-x>
- Robinson, J. P., Ostafe, R., Iyengar, S. N., Rajwa, B., Fischer, R., & Walther, T. (2023). Flow cytometry: The next revolution. *Cells*, 12(14), 1875. <https://doi.org/10.3390/cells12141875>
- Santamauro, F., Whiffin, F. M., Scott, R. J., & Chuck, C. J. (2014). Low-cost lipid production by an oleaginous yeast cultured in non-sterile conditions using model waste resources. *Biotechnology for Biofuels*, 7(1), 34. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-7-34>
- Sabahannur, S., & Alimuddin, S. (2022). Identification of fatty acids in virgin coconut oil (VCO), cocoa beans, crude palm oil (CPO), and palm kernel beans using gas chromatography. *In IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 1083(1), 012036. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1083/1/012036>
- Sekova, V. Y., Isakova, E. P., & Deryabina, Y. I. (2015). Biotechnological applications of the extremophilic yeast *Yarrowia lipolytica*. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 51(3), 278–291. <https://doi.org/10.1134/S0003683815030151>
- Soccol, C. R., Colonia, B. S. O., de Melo Pereira, G. V., Mamani, L. D. G., Karp, S. G., Soccol, V. T., & de Carvalho, J. C. (2022). Bioprospecting lipid-producing microorganisms: From metagenomic-assisted isolation techniques to industrial application and innovations. *Bioresour. Technol.*, 346, 126455. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.126455>
- Spagnuolo, M., Yaguchi, A., & Blenner, M. (2019). Oleaginous yeast for biofuel and oleochemical production. *Current Opinion in Biotechnology*, 57, 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2019.02.011>
- Spier, F., Buffon, J. G., & Burkert, C. A. (2015). Bioconversion of raw glycerol generated from the synthesis of biodiesel by different oleaginous yeasts: Lipid content and fatty acid profile of biomass. *Indian Journal of Microbiology*, 55(4), 415–422. <https://doi.org/10.1007/s12088-015-0533-9>
- Stuhr, N. L., Nhan, J. D., Hammerquist, A. M., Van Camp, B., Reoyo, D., & Curran, S. P. (2022). Rapid lipid quantification in *Caenorhabditis elegans* by oil red O and Nile red staining. *Bio-protocol*, 12(5), e4340. <https://doi.org/10.21769/BioProtoc.4340>
- Szczepańska, P., Hapeta, P., & Lazar, Z. (2021). Advances in production of high-value lipids by oleaginous yeasts. *Critical Reviews in Biotechnology*, 42(1), 1–22. <https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1922353>
- Tsakraklides, V., Kamineni, A., Consiglio, A. L., MacEwen, K., Friedlander, J., Blitzblau, H. G., & Brevnova, E. E. (2018). High-oleate yeast oil without polyunsaturated fatty acids. *Biotechnology for Biofuels*, 11(1), 131. <https://doi.org/10.1186/s13068-018-1131-y>
- Wang, C., Li, Z., & Wu, W. (2023). Understanding fatty acid composition and lipid profile of rapeseed oil in response to nitrogen management strategies. *Food Research International*, 165, 112565. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2023.112565>
- Wang, X., Ma, L., Yan, S., Chen, X., & Grove, A. (2023). Trade for food security: The stability of global agricultural trade networks. *Foods*, 12(2), 271. <https://doi.org/10.3390/foods12020271>

- Wen, Z., & Al Makishah, N. H. (2022). Recent advances in genetic technology development of oleaginous yeasts. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 106(17), 5385–5397. <https://doi.org/10.1007/s00253-022-12101-y>
- Yang, X., Jin, G., Gong, Z., Shen, H., Bai, F., & Zhao, Z. K. (2014). Recycling biodiesel-derived glycerol by the oleaginous yeast *Rhodospiridium toruloides* Y4 through the two-stage lipid production process. *Biochemical Engineering Journal*, 91, 86–91. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2014.07.015>
- Zhang, S., Skerker, J. M., Rutter, C. D., Maurer, M. J., Arkin, A. P., & Rao, C. V. (2016). Engineering *Rhodospiridium toruloides* for increased lipid production. *Biotechnology and Bioengineering*, 113(5), 1056–1066. <https://doi.org/10.1002/bit.25864>
- Zhang, X. Y., Li, B., Huang, B. C., Wang, F. B., Zhang, Y. Q., Zhao, S. G., & Wang, Z. P. (2022). Production, biosynthesis, and commercial applications of fatty acids from oleaginous fungi. *Frontiers in Nutrition*, 9, 873657. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.873657>
- Zheng, S., Sun, S., Zou, S., Song, J., Hua, L., Chen, H., & Wang, Q. (2024). Effects of culture temperature and light regimes on biomass and lipid accumulation of *Chlamydomonas reinhardtii* under carbon-rich and nitrogen-limited conditions. *Bioresource Technology*, 399, 130613. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2024.130613>