

学校编码: 10384

分类号 \_\_\_\_\_ 密级 \_\_\_\_\_

学号: 32420100153800

UDC \_\_\_\_\_

廈門大學

博 士 学 位 论 文

深海热液环境参与氢代谢微生物的多样性  
及产氢特性研究

The diversity and physiological characteristics of microbes  
involved in hydrogen metabolism from deep-sea  
hydrothermal vent fields

姜丽晶

指导教师姓名: 龙敏南 教授

邵宗泽 研究员

专 业 名 称: 能源化学

论文提交日期: 2015 年 6 月 29 日

论文答辩时间: 2015 年 8 月 26 日

学位授予日期: \_\_\_\_\_ 年 \_\_\_\_\_ 月 \_\_\_\_\_ 日

答辩委员会主席: 郑煜铭

评 阅 人: \_\_\_\_\_

2015 年 \_\_\_\_\_ 月

## 厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下,独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果,均在文中以适当方式明确标明,并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范(试行)》。

另外,该学位论文为( )课题(组)的研究成果,获得( )课题(组)经费或实验室的资助,在( )实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称,未有此项声明内容的,可以不作特别声明。)

声明人(签名):  
年 月 日

# 厦门大学学位论文著作权使用声明

本人完全了解厦门大学有关保留、使用学位论文的规定。厦门大学有权保留并向国家主管部门或其指定机构送交论文的纸质版和电子版，有权将学位论文用于非赢利目的的少量复制并允许论文进入学校图书馆被查阅，有权将学位论文的内容编入有关数据库进行检索，有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

本学位论文属于

- 1、保密（ ），在 年解密后适用本授权书。
- 2、不保密（ ）

（请在以上相应括号内打“√”）

作者签名： 日期： 年 月 日

导师签名： 日期： 年 月

厦门大学博硕士学位论文摘要库

# 目录

摘要 .....	I
Abstract.....	III
<b>第一章 前言 .....</b>	<b>1</b>
<b>1.1 生物制氢 .....</b>	<b>1</b>
1.1.1 光合产氢 .....	2
1.1.2 暗发酵制氢 .....	4
<b>1.2 暗发酵产氢微生物 .....</b>	<b>7</b>
1.2.1 常温和中温发酵产氢菌 .....	7
1.2.2 高温发酵产氢微生物 .....	9
<b>1.3 氢酶 .....</b>	<b>13</b>
1.3.1 氢酶的分类 .....	13
1.3.2 <i>Clostridia</i> 纲氢酶特点 .....	15
1.3.3 氢酶的生态多样性分析 .....	17
<b>1.4 深海热液生态系统 .....</b>	<b>18</b>
1.4.1 深海热液生态系统特点 .....	18
1.4.2 研究进展 .....	20
<b>1.5 本文研究思路, 目的和意义 .....</b>	<b>22</b>
<b>第二章 热液环境氢代谢微生物多样性分析 .....</b>	<b>23</b>
<b>2.1 引言 .....</b>	<b>23</b>
<b>2.2 材料与方法 .....</b>	<b>23</b>
2.2.1 样品采集 .....	23
2.2.2 富集和分离培养基 .....	25
2.2.3 主要试剂和仪器 .....	26
2.2.4 微生物富集和分离培养方法 .....	26
2.2.5 氢气检测方法 .....	27
2.2.6 微生物多样性分析 .....	27
<b>2.3 结果与讨论 .....</b>	<b>31</b>
2.3.1 高温发酵产氢菌的分离培养 .....	31
2.3.2 高温菌 <i>Kosmotoga pacifica</i> SLHLJ1 的分离培养 .....	35
2.3.3 中温产氢微生物的分离培养 .....	35
2.3.4 氢氧化菌的分离培养 .....	35
<b>第三章 深海氢代谢微生物新种的分类鉴定 .....</b>	<b>39</b>
<b>3.1 引言 .....</b>	<b>39</b>
<b>3.2 材料与方法 .....</b>	<b>39</b>
3.2.1 实验材料 .....	39

3.2.2 实验方法 .....	40
<b>3.3 结果与讨论 .....</b>	<b>49</b>
3.3.1 <i>Kosmotoga pacifica</i> SLHLJ1 <sup>T</sup> 新种分类鉴定 .....	49
3.3.2 <i>Defluviimonas indica</i> 20V17 <sup>T</sup> 新种分类鉴定 .....	55
<b>第四章高温产氢菌 <i>Caloranaerobacter</i> 属产氢特性研究 .....</b>	<b>62</b>
4.1 引言 .....	62
4.2 材料与方法 .....	62
4.2.1 实验材料 .....	62
4.2.2 实验方法 .....	63
4.3 结果与讨论 .....	66
4.3.1 <i>C. azorensis</i> H53214 产氢条件优化 .....	66
4.3.2 <i>Caloranaerobacter</i> 属菌株发酵产氢特性比较研究 .....	77
<b>第五章 深海氢代谢菌的基因组分析 .....</b>	<b>79</b>
5.1 引言 .....	79
5.2 材料与方法 .....	79
5.2.1 实验材料 .....	79
5.2.2 实验方法 .....	80
5.3 结果与讨论 .....	80
5.3.1 <i>Kosmotoga pacifica</i> SLHLJ1 <sup>T</sup> 基因组完成图分析 .....	80
5.3.2 <i>Defluviimonas indicum</i> 20V17 <sup>T</sup> 菌株基因组草图测序分析 .....	90
5.3.3 <i>Caloranaerobacter azorensis</i> H53214 菌株基因组草图序列分析 .....	92
<b>第六章 <i>Caloranaerobacter</i> 属产氢菌的氢酶分析 .....</b>	<b>95</b>
6.1 引言 .....	95
6.2 材料与方法 .....	95
6.2.1 实验材料 .....	95
6.2.2 分析软件 .....	95
6.3 结果与讨论 .....	95
6.3.1 <i>Caloranaerobacter</i> 属菌株氢酶的系统进化分析 .....	95
6.3.2 <i>Caloranaerobacter</i> 属微生物[FeFe] hydrogenases 的结构分析 .....	99
<b>结论与展望 .....</b>	<b>101</b>
<b>参考文献 .....</b>	<b>103</b>
<b>附 录 .....</b>	<b>116</b>
<b>致谢 .....</b>	<b>119</b>

# Content

<b>Abstract in Chinese.....</b>	<b>I</b>
<b>Abstract in English.....</b>	<b>III</b>
<b>1 Introduction.....</b>	<b>1</b>
<b>1.1 Biohydrogen.....</b>	<b>1</b>
1.1.1 Photosynthetic biohydrogen.....	2
1.1.2 Dark fermentation of biohydrogen.....	4
<b>1.2 Micorbes involved in dark fermentation of biohydrogen .....</b>	<b>7</b>
1.2.1 Mesophilic microbes .....	7
1.2.2 Thermophilic microbes.....	9
<b>1.3 Hydrogenase .....</b>	<b>13</b>
1.3.1 Classification of hydrogenase .....	13
1.3.2 Hydrogenase in class <i>Clostridia</i> .....	15
1.3.3 The diversity of hydrogenase in different environments .....	17
<b>1.4 Deep-sea hydrothermal vent system.....</b>	<b>18</b>
1.4.1 The characterization of hydrothermal vents.....	18
1.4.2 Microbial hydrogen metabolism in hydrothermal vent .....	20
<b>1.5 Purpose, signification and contents of this thesis.....</b>	<b>22</b>
<b>2 The diversity of micorbes involved in hydrogen metabolism from hydrothermal vent fields.....</b>	<b>23</b>
<b>2.1 Introduction.....</b>	<b>23</b>
<b>2.2 Materials and methods .....</b>	<b>23</b>
2.2.1 Sample source .....	23
2.2.2 Culture medium .....	25
2.2.3 Main apparatus and reagents.....	26
2.2.4 Enrichment and isolation of microbes .....	26
2.2.5 H <sub>2</sub> dertermination .....	27
2.2.6 Microbial diversity based on culture-dependent method.....	27
<b>2.3 Result and discussion.....</b>	<b>31</b>
2.3.1 Isolation of thermophilic, fermentative H <sub>2</sub> -producing bacteria.....	31
2.3.2 Isolation of <i>Kosmotoga pacifica</i> SLHLJ1.....	35
2.3.3 Isolation of mesophilic, fermentative H <sub>2</sub> -producing bacteria.....	35
2.3.4 Isolation of hydrogen-oxidizing bacteria.....	35
<b>3 Identification of novel species from hydrothermal vent fields .....</b>	<b>39</b>
<b>3.1 Introduction.....</b>	<b>39</b>

<b>3.2 Materials and methods .....</b>	<b>39</b>
3.2.1 Materials .....	39
3.2.2 Methods.....	40
<b>3.3 Result and discussion.....</b>	<b>49</b>
3.3.1 Classification and identification of <i>Kosmotoga pacifica</i> SLHLJ1 <sup>T</sup> ...	49
3.3.2 Classification and identification of <i>DeFluviimonas indica</i> 20V17 <sup>T</sup> ....	55
<b>4 Thermophilic hydrogen production in genus <i>Caloranaerobacter</i> ...</b>	<b>62</b>
<b>4.1 Introduction.....</b>	<b>62</b>
<b>4.2 Materials and methods .....</b>	<b>62</b>
4.2.1 Materials .....	62
4.2.2 Methods.....	63
<b>4.3 Result and discussion.....</b>	<b>66</b>
4.3.1 Optimization of hydrogen production by <i>C. azorensis</i> H53214 .....	66
4.3.2 Comparative analysis of hydrogen production in <i>Caloranaerobacter</i> .	77
<b>5 Genomic analysis of microbes involved in hydrogen metabolism...79</b>	<b>79</b>
<b>5.1 Introduction.....</b>	<b>79</b>
<b>5.2 Materials and methods .....</b>	<b>79</b>
5.2.1 Materials .....	79
5.2.2 Methods.....	80
<b>5.3 Result and discussion.....</b>	<b>80</b>
5.3.1 Complete genome sequence of <i>Kosmotoga pacifica</i> SLHLJ1 <sup>T</sup> .....	80
5.3.2 Draft genome sequence of <i>DeFluviimonas indicum</i> 20V17 <sup>T</sup> .....	90
5.3.3 Draft Genome Sequence of <i>Caloranaerobacter azorensis</i> H53214 .....	92
<b>6 Hydrogenase in genus <i>Caloranaerobacter</i>.....</b>	<b>95</b>
<b>6.1 Introduction.....</b>	<b>95</b>
<b>6.2 Materials and methods .....</b>	<b>95</b>
6.2.1 Materials .....	95
6.2.2 Methods.....	95
<b>6.3 Result and discussion.....</b>	<b>95</b>
6.3.1 Phylogenetic analysis of [FeFe] hydrogenases of the genus <i>Caloranaerobacter</i> .....	95
6.3.2 Modular structure of [FeFe] hydrogenases of the genus <i>Caloranaerobacter</i> .....	99
<b>Conclusions and perspectives .....</b>	<b>101</b>
<b>References .....</b>	<b>103</b>
<b>Appendix.....</b>	<b>116</b>
<b>Acknowledgements .....</b>	<b>119</b>



## 摘要

由微生物介导的发酵产氢由于具有众多的优点,在制氢方面可能具有更大的生产潜力。深海热液系统具有特殊生态环境,与陆地和海洋中的其他生物群落有着根本的区别。本研究针对深海热液环境开展氢代谢菌的研究工作,以期获得特殊生境中的氢代谢微生物资源和氢酶资源。

利用西南印度洋,南大西洋,东太平洋等不同来源的深海热液环境样品,进行了氢代谢菌的分离培养工作。共获得7个高温发酵产氢富集培养物。细菌16S rRNA基因序列分析表明,富集培养物中的主要类群是 *Caloranaerobacter*, *Clostridium*, *Caminicella*, *Desulfotomaculum* 和 *Caulobacter*, 其中 *Caloranaerobacter* 属在这些富集物中都有富集到而且均是优势类群,约占73.5%。这个结果表明 *Caloranaerobacter* 属菌株在热液环境中普遍存在,可能在该极端环境生物产氢过程中发挥作用。

通过分离纯化,获得2株高温产氢菌,分别标记为菌株H363和菌株H53214。16S rRNA基因鉴定结果表明这些菌属于 *Caloranaerobacter* 属,与模式种 *C. azorensis* MV1087<sup>T</sup> 有最高的序列相似性,分别是99.44%和98.96%。另外,利用其他分离培养方法获得1株高温产氢菌,获得15株中温发酵产氢菌,10株氢氧化菌。目前已完成2株菌 *Kosmotoga pacifica* SLHLJ1<sup>T</sup>和 *Defluviimonas indicum* 20V17<sup>T</sup>的新种系统分类鉴定工作。

深入研究了 *Caloranaerobacter* 属菌株的产氢特性。首先采用响应面方法优化了该属菌株的产氢培养基。结果表明初始pH值,蛋白胨和酵母膏的浓度是影响菌株产氢的重要因素。菌株 *C. azorensis* H53214 在最优产氢条件下:初始pH值7.7,蛋白胨8.3 g/L和酵母膏7.9 g/L,最大累积产氢量,氢气得率和产生速率分别为1.58 L H<sub>2</sub>/L培养基,1.46 mol H<sub>2</sub>/mol葡萄糖和25.7 mmol H<sub>2</sub>/g cell dry weight/h。比较分析了目前所有属于 *Caloranaerobacter* 属菌株的产氢特点,包括 *C. azorensis* H53214, *C. azorensis* H363, *C. ferrireducens* DY22619 以及模式菌株 *C. azorensis* MV1087, 这些菌株均分离自深海热液环境。研究结果表明菌株H363, H53214, DY22619 和 MV107 的氢气得率分别为0.11, 1.21, 3.13 和 2.85

mol H<sub>2</sub>/mol 葡萄糖。液体末端发酵产物的检测结果表明菌株 H363, H53214 和 MV107 采用乙醇-乙酸发酵途径产氢, 而菌株 DY22619 则是采用丁酸-乙酸发酵途径产氢。这些结果表明该属大部分菌株具有较高产氢潜力。另外, 虽然这些菌株分类上同属于 *Caloranaerobacter* 属, 但是发酵产氢的途径却不同。

通过基因组测序方法研究了氢酶基因的多样性。目前获得的基因组序列包括模式菌株 *K. pacifica* SLHLJ1<sup>T</sup> 的完成图序列, 模式菌株 *D. indicum* 20V17<sup>T</sup> 的基因组草图序列, 菌株 *C. azorensis* H53214 和 *C. ferrireducens* DY22619 的基因组草图序列。研究表明菌株 *K. pacifica* SLHLJ1<sup>T</sup> 既含有[NiFe]-氢酶, 又含有[FeFe]-氢酶, 而菌株 *D. indicum* 20V17<sup>T</sup> 则只含有[NiFe]-氢酶。重点关注了 *Caloranaerobacter* 属的氢酶特点。该属菌株只含有[FeFe]-氢酶, 且均位于细胞周质间隙。该酶在 *Caloranaerobacter* 属多样性非常丰富, 含有多种分子结构, 导致 *Caloranaerobacter* 属菌的氢代谢过程非常复杂, 同时这也可能与该属菌在热液环境这个极端生态系统下生存的适应性有关。

总之, 本研究基于可培养方法对不同深海热液环境样品进行了氢代谢微生物的分离培养, 揭示了热液环境氢代谢微生物的多样性, 发现 *Caloranaerobacter* 属菌株在各大洋热液环境中广泛存在。首次描述 *Caloranaerobacter* 属, 具有高温发酵产氢潜力, 其中该属 3 株菌具有优良产氢特性: 高的氢气得率和产生速率, 因此可用作高温生物制氢的模式微生物, 在生物制氢工业化应用中具有潜在的应用价值。基于基因组序列分析, 揭示了深海热液环境中微生物氢酶的类型和多样性, 其中[FeFe]-氢酶在 *Caloranaerobacter* 属含量丰富, 进化类群多样, 分子结构多样。

关键词: 深海热液环境; 氢代谢菌; *Caloranaerobacter*; 高温产氢; [FeFe]-氢酶

## Abstract

Hydrogen production performed by microbiology has many advantages, which considered as the most promising method for H<sub>2</sub> production. The deep-sea hydrothermal vents exhibit unique physicochemical characteristics and host diverse ecosystems, which different from terrestrial and other ocean environments. However, less study has been focused on microbes and their role involving in hydrogen turnover in the environment. The aim of the present study is to isolate, characterize and identify hydrogen-producing/oxidizing microbes and hydrogenase, which play a key role in hydrogen metabolism, from deep-sea hydrothermal vent fields.

Seven thermophilic, fermentative, hydrogen-producing enrichments were obtained from hydrothermal vent sulfides collected from the Southwest Indian Ocean, East Pacific and South Atlantic. 16S rRNA gene analysis revealed that members of the *Caloranaerobacter* were the dominant component in these enrichments, followed by *Clostridium*, *Caminicella*, *Desulfotomaculum* and *Caulobacter*. The results suggested that *Caloranaerobacter* species might be ubiquitous and play a role in biological hydrogen generation in deep-sea hydrothermal vent fields.

Subsequently, two thermophilic hydrogen producers, strains H363 and H53214 were isolated. They were closely related to species in the genus *Caloranaerobacter*, sharing 99.44% and 98.96% 16S rRNA sequence similarity with type species *Caloranaerobacter azorensis* MV1087<sup>T</sup>, respectively. In addition, one hydrogen-producing thermophile, 15 mesophilic hydrogen-generating strains and 10 strains involved in hydrogen oxidation were isolated by other methods. On the basis of the taxonomic data, strain SLHLJ1 and 20V17 have been classified as the novel species of genus, for which the name *Kosmotoga pacifica* sp. nov. and *Defluviimonas indica* sp. nov. were proposed.

To ascertain the hydrogen-evolving capabilities of *Caloranaerobacter*, further studies were conducted. The optimal culture condition for hydrogen generation by *C.*

*azorensis* H53214 was investigated by the response surface methodology (RSM). The data indicated that initial pH, tryptone and yeast were significant variables. The optimal culture conditions for hydrogen production were an initial pH of 7.7, 8.3 g/L tryptone and 7.9 g/L yeast. Under these conditions, the maximum cumulative hydrogen volume, hydrogen yield and maximum H<sub>2</sub> production rate were 1.58 L H<sub>2</sub>/L medium, 1.46 mol H<sub>2</sub> mol/glucose and 25.7 mmol H<sub>2</sub>/g cell dry weight (CDW)/h, respectively. Further comparative analysis of the hydrogen-producing characterization of genus *Caloranaerobacter*, including *C. azorensis* H53214, *C. azorensis* H363, *C. ferrireducens* DY22619 and *C. azorensis* MV107, which was the type species of genus *Caloranaerobacter*. The H<sub>2</sub> yields of strains H363, H53214, DY22619 and MV107 were 0.11, 1.21, 3.13 and 2.85 mol H<sub>2</sub>/mol glucose, respectively. Determination of the main soluble metabolites revealed that strains H363, H53214 and MV107 performed heterolactic fermentations, while strain DY22619 performed butyric acid fermentation, indicating distinct fermentation patterns among members of the genus.

Finally, the diversity of hydrogenase was analyzed based on the genomic data, including the complete genomic sequence of *K. pacifica* SLHLJ1<sup>T</sup>, draft genomic sequences of *D. indicum* 20V17<sup>T</sup>, *C. azorensis* H53214 and *C. ferrireducens* DY22619. The genome of *K. pacifica* SLHLJ1<sup>T</sup> contained [NiFe]-hydrogenase and [FeFe]-hydrogenase, while only [NiFe]-hydrogenase was found in draft genomic sequences of *D. indicum* 20V17<sup>T</sup>. A diversity of forms of [FeFe]-hydrogenase with different modular structures were revealed based on draft genomic data of *Caloranaerobacter* strains. This highlights the complexity of hydrogen metabolism in *Caloranaerobacter*, reflecting adaptations to environmental conditions in hydrothermal vent systems.

Collectively, the diversity of hydrogen-producing and -consuming microbes in hydrothermal vent environments was investigated using a culture-dependent method. The results indicated that *Caloranaerobacter* species might be ubiquitous and play a role in biological hydrogen generation in deep-sea hydrothermal vent fields. In

addition, this was the first description of a novel genus, *Caloranaerobacter*, exhibiting a high potential for hydrogen production at elevated temperature. 3 strains of genus *Caloranaerobacter* were superior to the most thermophilic hydrogen producers owing to the high hydrogen production rate and high hydrogen yield, which could be considered as alternative models for biohydrogen production studies. Further the diversity of hydrogenase gene was investigated based on the genomic sequences. *Caloranaerobacter* only contained [FeFe] hydrogenases exist in multiple forms with different modular structure.

Keywords: Deep-sea hydrothermal vent; microbes involved in hydrogen metabolism; *Caloranaerobacter*; thermophilic hydrogen production; [FeFe]-hydrogenas

## 第一章 前言

能源是经济发展的坚强后盾。目前全球性的经济发展使得能供与能耗间的缺口进一步加大,以石油、煤、天然气为主的传统能源的有限性及其利用过程所引发的后续环境污染和温室效应等问题更加突出了传统能源结构的局限性。因此寻求新的更为有效的可利用能源,以满足逐渐工业化的经济发展需求是当务之急。作为理想的替代能源之一,氢能已经受到了人们的广泛关注。氢作为燃氢发动机的燃料,可用于汽车、火车、轮船和飞机等;氢可被广泛用于燃料电池中,氢气燃烧值高,可以在燃料电池中被转换成电能或燃烧后转换为机械能且不产生二氧化碳。氢燃料电池汽车因其减少了对汽油的依赖和温室气体的排放,而受到越来越多的关注。氢能体系将为人类社会提供清洁,高效,可持续发展,充足的能源,从而缓解能源危机和环境污染问题。因此氢能将是 21 世纪能源结构体系中的重要支柱之一。目前许多发达国家逐步启动对其开发利用的研究。

### 1.1 生物制氢

目前氢能制备的主要技术包括化石燃料制氢、电解水制氢和生物制氢。与传统的物理化学方法相比,生物制氢技术具有来源丰富,价格低廉,清洁环保和节约能源等突出优点,在氢的制备及其应用技术研究开发领域中日益得到人们的重视。生物制氢是利用微生物催化制氢的一项技术,有机废水,城市生活垃圾或者其他生物质都可以用做原料进行制氢。

1931 年, Stephenson 等首次报道了在细菌中含有氢酶(Hydrogenase),这种酶可催化氢的氧化和质子的还原反应。随后, Gaffron<sup>[1]</sup>提出了基于光解水产氢的生物制氢方法,并首先开展了相关研究; Ges 等<sup>[2]</sup>证实了在光照厌氧条件下,光合细菌(*Rhodospirillum rubrum*)能利用有机物产生氢气的特性。20 世纪 70 年代和 90 年代能源危机的出现<sup>[3]</sup>以及全球气候与环境的恶化,引发了生物制氢研究的热潮。

目前用于生物制氢研究的微生物主要分为两个类群：（1）光合生物，包括藻类和光合细菌；（2）暗发酵产氢细菌，包括兼性厌氧菌和专性厌氧菌。根据产氢微生物类群的不同，目前生物制氢方法主要包括光合制氢和暗发酵制氢。每一种生物制氢方法都有其优缺点。

### 1.1.1 光合产氢

光合产氢，包括光解水产氢和光发酵产氢。前者是以微藻和蓝细菌为主，后者是以光合细菌为主。近年来，许多微藻被陆续发现具有产氢的能力，如莱茵衣藻 *Chlamydomonas reinhardtii*，绿藻 *Scenedesmus obliquus*，海洋绿藻 *Chlorococcum littorale* 和 *Playtmonas subcordiformis* 等。产氢的蓝细菌主要包括固氮菌，如鱼腥藻 *Anabaena*，丝状蓝藻 *Calothrix* 和非固氮菌，如聚球藻 *Synechococcus*<sup>[4]</sup>。在厌氧条件下，微藻和蓝细菌能够利用光合作用分解水产生氢气。光解水产氢的作用机理和植物的光合作用类似，产氢的光合系统包括两个光合作用中心：吸收能量分解水产生氧气，质子和电子的光合系统II (PS II)以及固定CO<sub>2</sub>的光合系统I (PS I)。光解水产生的电子由铁氧还蛋白经过光合系统转移至氢酶，随后通过氢酶的催化形成氢气，能量转化如图1-1所示<sup>[5]</sup>。这种制氢方法的优点是：大量的可用底物（H<sub>2</sub>O）和单一的末端产物（H<sub>2</sub>和CO<sub>2</sub>）。

在光发酵产氢过程中，光合细菌，如非硫紫色光合细菌，利用厌氧光合系统，利用捕获的光能产生ATP和高能电子，随后固氮酶利用ATP和还原性的铁氧化还原蛋白驱动质子还原产生氢气。这些微生物不能利用水，而是利用有机酸作为底物，获得电子。能量转化过程如图1-2所示。这种产氢过程的优点是：能完全转化有机酸成H<sub>2</sub>和CO<sub>2</sub>，适用于含有机酸废弃物的处理<sup>[5]</sup>。

这两种产氢方法的缺点：低的光能转化效率，氢酶具有氧敏感性，需要昂贵的防水光合生物反应器；另外，光合菌的生长周期较一般细菌要长，因此光合产氢持续时间长，加大了制氢的成本。同时到发酵后期，宿主菌为回收能量而还原自身生成的氢气，使产氢量降低。

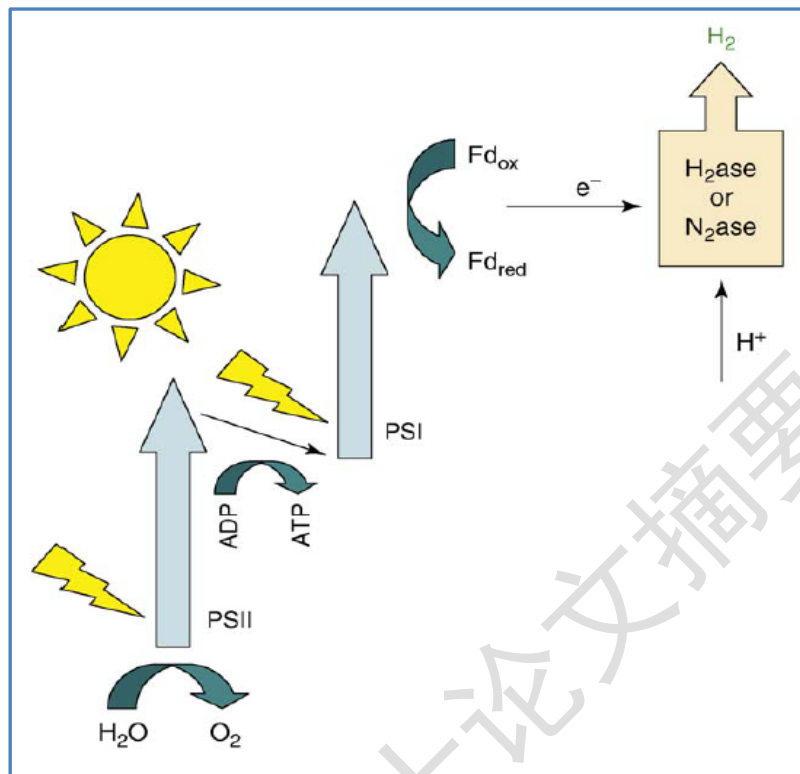


图 1-1 生物光解水产氢过程<sup>[5]</sup>。

Figure 1-1 Biophotolysis<sup>[5]</sup>。

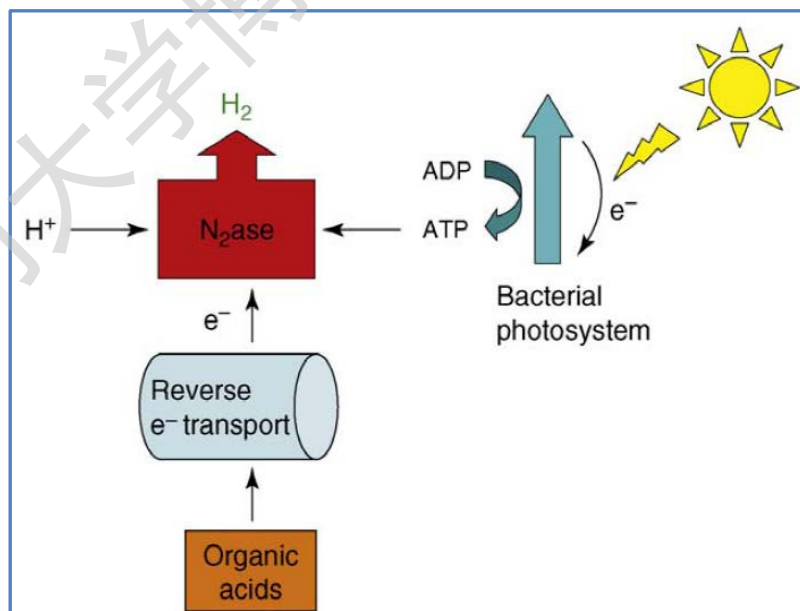


图 1-2 光合发酵产氢过程<sup>[5]</sup>。

Figure 1-2 Photofermentation<sup>[5]</sup>。



Degree papers are in the “[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)”.

Fulltexts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to [etd@xmu.edu.cn](mailto:etd@xmu.edu.cn) for delivery details.