

同型产乙酸菌研究进展及其环境生物技术应用

谢 丽^{1,2}, 杜诗云^{1,2}, 卜 凡^{1,2}

(1. 同济大学 长江水环境教育部重点实验室, 上海 200092; 2. 同济大学 环境科学与工程学院, 上海 200092)

摘要: 同型产乙酸菌(homoacetogen)是一类既能利用多种有机底物异养生长,又能利用 CO_2/H_2 或者 CO 自养生存的厌氧微生物类群. 其对各类生态环境适应能力强,可以通过厌氧乙酰辅酶 A 途径将不同底物转化为乙酸、乙醇等有机物. 随着化石能源的枯竭与对同型产乙酸作用理解的加深,同型产乙酸菌逐步应用于有机物或者合成气厌氧发酵、环烃类有机污染物降解等环境生物技术中,成为近年来的研究热点. 选择了一些研究较为广泛的同型产乙酸菌类型,介绍了相关生理生态特性,以及近年来针对同型产乙酸菌的环境应用研究进展.

关键词: 同型产乙酸菌; 生理生态特性; 厌氧发酵; 有机污染物降解

中图分类号: X701.7

文献标志码: A

Homoacetogen and its Application in Environmental Biotechnology

XIE Li^{1,2}, DU Shiyun^{1,2}, BU Fan^{1,2}

(1. Tongji University, The Yangtze River Water Environment Key Laboratory of the Ministry of Education, Shanghai 200092, China; 2. College of Environmental Science and Engineering, Tongji University, Shanghai 200092, China)

Abstract: Homoacetogen is a kind of anaerobic microbial group which can utilize a variety of organic substrates and gas substrates(such as CO_2 , H_2 and CO) to form acetate, ethanol and other chemicals through acetyl-CoA pathway. They can survive in almost all kinds of ecological environment. With the depletion of fossil energy and the better understanding of homoacetogenic, it becomes more popular to apply homoacetogen into organic matter fermentation, syngas fermentation, and degradation of organic pollutants with nitrocellulose. Certain species of homoacetogen and their physiological and ecological characteristics are summarized in this paper. And the applications and research progress about homoacetogen in environmental biotechnology are also

discussed thereafter.

Key words: homoacetogen; physiological and ecological characters; anaerobic fermentation; degradation of organic pollutants

随着化石能源的枯竭,利用微生物合成乙酸替代部分化石能源成为许多国家可持续发展的战略目标之一. 同型产乙酸菌(homoacetogen)是一类既能利用多种有机底物进行异养生长,又能利用 CO_2/H_2 或者 CO 自养生存的厌氧微生物类群^[1]. 同型产乙酸菌适应不同生态环境,广泛分布在土壤、海底沉积物、厌氧污泥、污水、极地、动物瘤胃和人类肠道等不同生境中^[2]. 此外,同型产乙酸菌还在地球碳循环中起着重要的作用,据统计,每年由同型乙酸菌合成的乙酸约 2×10^{12} kg^[3]. 在泥炭地中,同型产乙酸菌合成的乙酸占其总产乙酸量的 16%-63%^[4].

随着对同型产乙酸作用理解的加深,利用同型产乙酸菌进行有机物定向发酵产酸,合成气发酵成为近年来的研究热点,其研究方向主要有有机物厌氧发酵产酸、合成气厌氧发酵产酸、生物电化学系统中产酸、有机污染物代谢分解等. 本文总结了一些研究较为广泛的同型产乙酸菌的类型,介绍了它们的生理生态特性,以及近年来利用同型产乙酸菌的环境生物技术研究进展.

1 同型产乙酸菌生理生态特性及其代谢途径

1.1 同型产乙酸菌生理生态特性

1936 年, Wieringa 从污泥中分离出第一株同型产乙酸菌株^[5]. 至今,已有 100 多株同型产乙酸菌被发现^[6]. 它们分布在不同的 22 个属,分别是

收稿日期: 2017-01-23

基金项目: 国家自然科学基金资助(51378373;51678424)

第一作者: 谢丽(1976—),女,工学博士,教授,博士生导师,主要研究方向为有机废水厌氧生物处理技术.

E-mail: sally.xieli@tongji.edu.cn

Acetitomaculum, *Acetoanaerobium*, *Acetobacterium*, *Acetohalobium*, *Acetonema*, *Bryantella*, *Butyribacterium*, *Caloramator*, *Clostridium*, *Eubacterium*, *Holophaga*, *Moorella*, *Natroniella*, *Natronincola*, *Oxobacter*, *Ruminococcus*, *Sporomusa*, *Syntrophococcus*, *Tindallia*, *Thermoacetogenium*, *Thermoanaerobacter* 和 *Treponema* [7]. 不同菌属的同型产乙酸菌在形态、营养特性和生理生态特性上均

有很大不同[2].

表 1 总结了环境生物技术领域常见的同型产乙酸菌及其生理生态特性. 其中 *Acetobacterium woodii*, *Clostridium ljungdahlii* 和 *Moorella thermoacetica* 是目前研究有关同型产乙酸菌代谢途径的典型菌种[8]. 大部分菌株为革兰氏阳性菌, 分布在 *Acetobacterium*、*Clostridium*、*Moorella* 以及 *Sporomusa* 四个属. *Acetobacterium* 中的所有菌均

表 1 常见同型产乙酸菌生理生态特性[9-14]

Tab.1 Physiological and ecological characters of some common homoacetogen

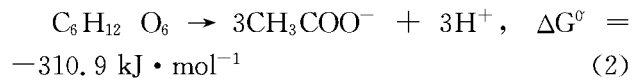
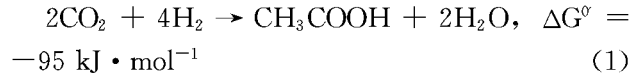
菌株名称	革兰氏类型	分离时间	分离地点	生理特性	适应生长温度/℃	适宜 pH	代谢产物
<i>Acetitomaculum ruminis</i>	+	1989 年	牛瘤胃	弯曲的杆菌	34~43	6.4~7.5	
<i>Acetoanaerobium noterae</i>	—	1985 年	沉淀物	具鞭毛、杆状	37	7.6~7.8	
<i>Acetobacterium carbimolicum</i>	+	1984 年	淡水沉积物	不产芽孢、杆状	27	7	
<i>Acetobacterium dehalogenans</i>	+	1991 年	污水处理反应器的污泥	细长的球菌, 排列成链状	23~28	7.3~7.7	
<i>Acetobacterium malicum</i>	+	1988 年	淡水沉积物	杆状	30	7.5~8	
<i>Acetobacterium strain</i>	+	2003 年		不产生孢子、杆状			
<i>Acetobacterium wieringae</i>	+	1982 年	污水处理反应器	侧生鞭毛、短杆状、时呈链状	30	7.2~7.8	
<i>Acetobacterium woodii</i>	+	1977 年	海洋沉积物	具有鞭毛、椭圆形或短杆状	30~35	7.5	乙酸
<i>Acetogenium kivi</i>	+	1981 年	湖泊沉积物	不能运动、不产芽孢、杆状	50~72	5.3~7.3	
<i>Butyribacterium methylophilum</i>	+	1980 年	污水处理反应器	不能运动、杆状	37~40	7.5	乙酸、乙醇、丁酸、丁醇
<i>Clostridium aceticum</i>	—	1936 年	土壤	周生鞭毛, 具有芽孢、杆状	30	8.3	乙酸
<i>Clostridium coccoides</i>	+	1976 年	老鼠粪便、人类粪便	小球状到杆状			
<i>Clostridium formicaceticum</i>	—	1967 年	污水	周生鞭毛、杆状	37	7~7.2	
<i>Clostridium scatologenes</i>	+	1927 年	土壤、煤矿池塘沉积物	杆状	37		乙酸、乙醇、丁酸
<i>Clostridium scatologenes SL1</i>	—	2000 年	酸性沉淀物	能运动、长杆状	25~30	5.8~6.9	
<i>Clostridium sp. CV-AA1</i>	—	1982 年	污泥	周生鞭毛, 弯曲的杆状菌	30	7.5	
<i>Clostridium ljungdahlii</i>	+	1988 年	鸡粪	能运动、杆状、很少形成孢子	37	6.0	乙酸、乙醇
<i>Eubacterium limosum</i>	+	1981 年	羊的瘤胃液	不具鞭毛、杆状	39	7.4	乙酸、乙醇、丁酸、丁醇
<i>Moorella glycerini</i>	+	1997 年	热泉水中沉淀物	直杆状	43~65	5.9~7.8	
<i>Moorella mulderi</i>	+	2003 年	生物反应器	杆状	40~75	5.5~8.5	
<i>Moorella thermoacetica</i>	+/-	1942 年	马的粪便、土壤	杆状	55~60	6.9	乙酸
<i>Moorella thermoautotrophica</i>	+/-	1981 年	热泉	杆状	55~58	4.5~7.6	乙酸
<i>Ruminococcus hydrogenotrophicus</i>	+	1996 年	人类粪便	不产孢子、球杆状			
<i>Sporomusa acidovorans</i>	—	1985 年	蒸馏发酵产乙醇的废液	能运动、弯曲的杆状菌	20~40	5.4~7.5	
<i>Sporomusa aerivorans</i>	—	2003 年	食土白蚁的肠内	有鞭毛、稍弯曲的杆菌	19~35	6.2~8.2	
<i>Sporomusa malonica</i>	—	1989 年	淡水沉积物	弯曲的杆状菌	28~30	7.2~7.4	
<i>Sporomusa ovata</i>	—	1984 年	饲料	具有芽孢、杆状	34	5.3~7.3	
<i>Sporomusa sphaeroides</i>	—	1984 年	河底污泥	杆状	35~39	6.4~7.6	
<i>Sporomusa termitida</i>	—	1988 年	食木材白蚁的肠内	侧生鞭、能运动	19~37	6.2~8.1	

为产酸菌,第一株被发现的产乙酸菌 *Acetobacterium woodii* 呈革兰氏阳性且不产生孢子^[8]。20 世纪 80 年代 *Clostridium* 菌属被广泛应用于合成气厌氧发酵。与 *Acetobacterium* 不同, *Clostridium* 中除含有产乙酸菌外,也包含非产乙酸菌种^[8]。 *Clostridium ljungdahlii* 是一个典型的产乙酸菌种,也可以发酵合成乙醇^[15]。其命名也是为了感谢 Lars G Ljungdahl 教授对梭菌和产酸菌研究所做出的贡献。大部分的同型产乙酸菌为适温型(20℃~39℃),但是 *Moorella* 属却为嗜热菌群,其适应温度范围可达 40℃~70℃。由于 *Moorella thermoacetica* 包含了进行乙酰辅酶 A 途径所需要的所有酶,因此数十年来被作为生物化学研究的典型产酸菌种^[8]。

从表中还可以看出,大部分同型产乙酸菌的适宜 pH 为 5~8,但菌种 *Moorella thermoautotrophica* 却能在 pH 为 4.5 的条件下生存。大部分同型产乙酸菌的代谢产物为乙酸、乙醇,但某些菌种例如 *Butyribacterium methylotrophicum*、*Clostridium scatologenes*、*Eubacterium limosum* 也被发现在适宜条件下可以生成丁酸、丁醇等更长链的有机物。

1.2 同型产乙酸菌代谢途径

同型产乙酸菌可以利用 CO₂ 和 H₂ 自养生存(反应 1),也能以葡萄糖为底物异养生存(反应 2),但是都需要通过厌氧乙酰辅酶 A 途径,以 CO₂ 作为电子受体,产生相应的能量和生物量^[9]。



本文将以 *Clostridium ljungdahlii* 为例(图 1),对这两个途径进行简要阐述。图 1 中,反应物的缩写词:Acetate-P 为乙酸磷酸盐;CoA 为辅酶 A;CoFeSP 为钴铁硫蛋白;THF 为四氢叶酸;Fdxox 为氧化的铁氧化还原蛋白;Fdxred 为还原的铁氧化还原蛋白;Pyr 为丙酮酸;Pep 为磷酸烯醇式丙酮酸;2PG 为 2-磷酸甘油酸;3PG 为 3-磷酸甘油酸;1,3-DPG 为 1,3-二磷酸甘油酸;DHAP 为磷酸二羟丙酮;Gly-3P 为甘油 3 磷酸;Fru-1,6P 为 1,6-二磷酸果糖;Fru-6P 为 6-磷酸果糖;Glc-6P 为 6-磷酸葡萄糖;Glc 为葡萄糖;Fru-1P 为 1-磷酸果糖;Pyr

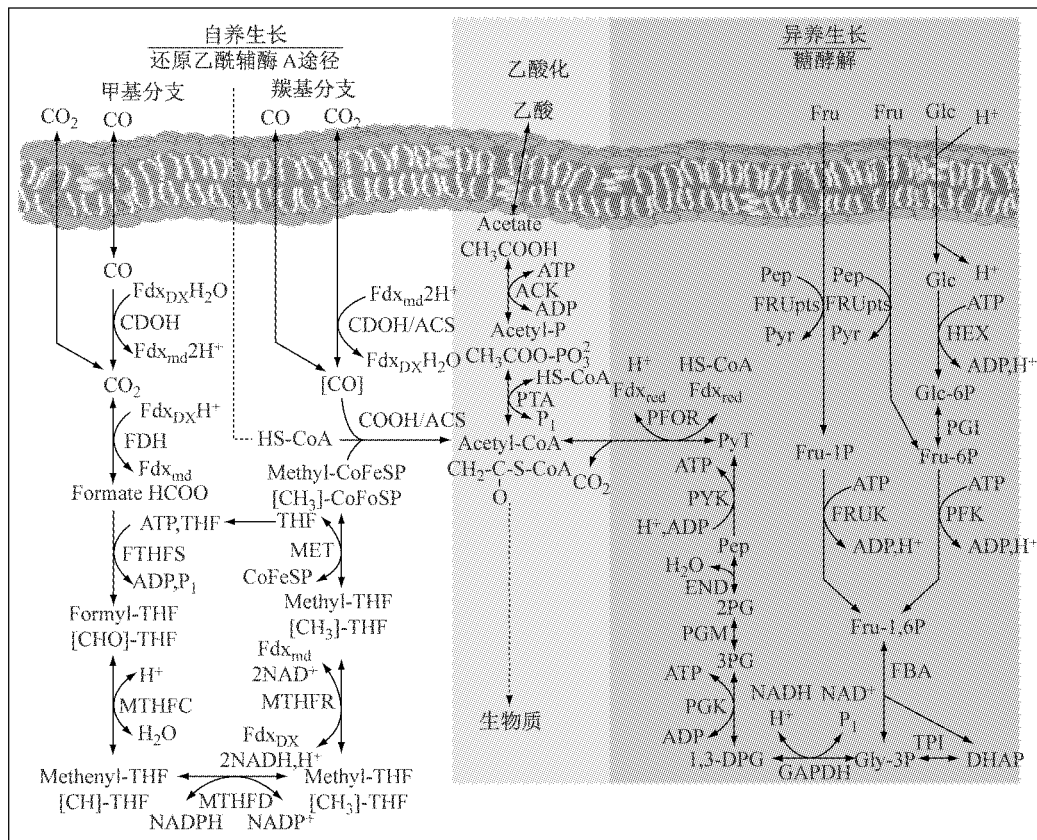


图 1 *Clostridium ljungdahlii* 自养与异养代谢途径机理^[16]

Fig.1 Autotrophic growth and heterotrophic growth pathway of *Clostridium ljungdahlii*

泥厌氧发酵产酸过程中的混合菌群,王晋等考察了该过程中微生物的种群生态及其互营关系,研究发现,在抑制甲烷生成的情况下,同型产乙酸过程对产氢产乙酸过程起促进作用,且二者互营将产生更多的乙酸;该研究还进一步探究了种泥浓度、底物浓度、pH等工艺条件对同型产乙酸作用的影响,并对强化同型产乙酸作用后的厌氧产酸发酵构建了动力学模型^[7].为进一步明晰不同生境微生物利用合成气发酵的潜力,刘和教授课题组还对不同来源污泥(剩余污泥、牛粪、产甲烷污泥和河道底物样品)进行了同型产乙酸菌的富集以及培养,结果表明不同来源污泥的产酸情况以及微生物的组成都不尽相同,证明同型产乙酸菌的丰富度和数量两个因素都对复杂微生物群落转化 H_2/CO_2 产乙酸效率至关重要^[23].此外,哈尔滨工业大学李建政教授课题组也致力于探究同型产乙酸菌在厌氧生物系统中的作用,对以 H_2/CO_2 为气体底物富集分离纯化得到的同型产乙酸菌开展了生理生态特性及代谢特性研究^[24].

2.2 合成气(syngas)厌氧发酵

合成气是一种可以通过热解或气化石油、煤炭、生物质以及含有木质纤维素的有机废物等得到的以 CO 、 CO_2 、 H_2 为主的混合气体^[25].合成气微生物发酵主要指利用微生物将合成气转化为可利用烃类的过程^[26].目前研究发现的能以合成气为唯一碳源和能源的微生物均为厌氧微生物,以产乙酸菌居多^[27].根据同型产乙酸菌可利用 CO_2 和 H_2 生成乙酸的这一代谢特性,已有部分科研工作者对其在有关于合成气资源化过程中的应用以及效率提升等方面进行了探究.

在有关微生物合成气厌氧发酵的研究中,梭菌属为常见菌属,如 *Clostridium ljungdahlii*, *Clostridium autoethanogenum*, *Clostridium ragsdalei* (P11)等. Younesi 等表明, *Clostridium ljungdahlii* 在其最适生长温度($37^\circ C$)下,气体总压力为 1.4 atm 时可达最优产乙酸量 $1.3\text{ g} \cdot L^{-1}$,气体总压力为 1.6 atm 时可达最优产乙醇量 $0.6\text{ g} \cdot L^{-1}$ ^[24].为提高 *Clostridium ljungdahlii* 在合成气发酵中的产量, Kim 等通过向基质中投加改性硅纳米颗粒,增加了气液传质效率,将系统中乙酸与乙醇产量分别提高了 166.1% 与 29.1% ^[28].此外, Cotter 等人发现在最优气体流速的情况下($10\text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$)进行合成气厌氧发酵, *Clostridium ljungdahlii* 与 *Clostridium autoethanogenum* 的乙

酸产量分别可达 $42\text{ m mol} \cdot L^{-1}$ 与 $25\text{ m mol} \cdot L^{-1}$,而乙醇的产量则分别为 $4\text{ m mol} \cdot L^{-1}$ 及 $1.4\text{ m mol} \cdot L^{-1}$ ^[29]. Abubakar 等表明,当 $pH=4.75$,以 CO 作为底物时,向培养基中添加钨,可以使 *Clostridium autoethanogenum* 乙醇产量达到 $867\text{ mg} \cdot L^{-1}$ ^[30]. *Clostridium ragsdalei* (P11)则是经常被 Saxena 等作为探究微量元素对同型产乙酸菌利用合成气发酵的研究对象,当培养基中的 Zn^{2+} 由 $6.96\text{ } \mu\text{mol} \cdot L^{-1}$ 提高到 $34.8\text{ } \mu\text{mol} \cdot L^{-1}$ 时,其乙醇产量可由 $35\text{ m mol} \cdot L^{-1}$ 提高到 $188\text{ m mol} \cdot L^{-1}$ ^[31].

虽然目前针对利用合成气厌氧发酵的研究菌种大多为纯菌,由于纯菌的培养条件较为严格,不适于大规模工业应用,近年来研究热点已逐步转向混菌. Liu 等发现,相比于只利用 *Alkalibaculum bacchi strain* CP15 纯菌,主要由 CP15 (56%) 与 *Clostridium propionicum* (34%) 构成的混合菌群更有利于合成气的转化与醇类的生成,在连续发酵过程中,其乙醇、丙醇与丁醇的产量分别可达到 8 、 6 与 $1\text{ g} \cdot L^{-1}$ ^[32]. Liu 等在后续研究中还表明,在间歇实验中,此类混菌的醇类产量比 *Alkalibaculum* CP15 纯菌高出 60% ,且在向培养基中投加丙酸、丁酸、己酸时,酸的转化率比纯菌高出 50% ^[33].此外, Zhang 等利用中空纤维膜反应器进行了合成气(H_2 与 CO_2 的体积之比为 $60:40$)混菌发酵,结果表明,当 $pH=6.0$,膜面积为 0.11 m^2 时,反应器中的氢气得以完全地利用,代谢产物如乙酸、丁酸、己酸和辛酸的最高浓度分别可达 7.4 、 1.8 、 0.98 和 $0.42\text{ g} \cdot L^{-1}$,微生物分析结果进一步表明 *Clostridium ljungdahlii* 与 *Clostridium kluyveri* 为反应的主要菌群,占混菌的 67.1% ^[34].而当中空纤维膜的膜面积扩大至 0.28 m^2 , pH 控制在 $4.5\sim 4.8$ 之间时,混菌的最高产乙酸量可达 $12.5\text{ g} \cdot L^{-1}$,同型产乙酸菌 *Clostridium ljungdahlii* 仍为优势菌种,所占比例达到 65.9% ^[35].

2.3 同型产乙酸菌在生物电化学系统中的应用(微生物电合成, Microbial electrosynthesis)

部分同型产乙酸菌除了可以利用 H_2 还原 CO_2 ,还可以依靠来自电极的电子将 CO_2 转化为多碳有机酸,例如 *Sporomusa ovata*、*Clostridium ljungdahlii*、*Clostridium aceticum* 和 *Moorella thermoacetica*^[36-37].同型产乙酸菌在生物电合成方面的应用也逐步开始受到关注.

美国南卡医科大学的 Marshall 利用含有产甲烷菌和产乙酸菌的混菌进行了为期 90 d 的生物电合

成,在以 CO_2 为唯一碳源的情况下,回收乙酸的同时也回收了甲烷,其产率分别可达到 $4 \text{ m mol} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 与 $7 \text{ m mol} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ [38]。之后,为了进一步探究生物电合成的商业化可行性,Marshall 将培养时间延长至 150 d,乙酸的产率最大可达到 $17.25 \text{ m mol} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$,证明了其具有一定的生物持久性与产品生成的长久性,具有进一步扩大培养的可能[39]。国内中科院成都生物研究所通过生物电合成富集了含有同型产乙酸菌的功能性混合菌群,研究表明,该菌群可以通过电极直接传递或利用电极电子转化的氢气两种方式获得电子,向系统通入纯 CO_2 的同时产生了甲烷和乙酸[40]。之后,该研究所还富集了可以通过生物电合成来还原 CO_2 生成乙酸和丁酸的混合菌群,PCR-DGGE 结果分析表明该混菌含有 *Acetobacterium woodii* [41]。为了进一步探究同型产乙酸菌在生物电合成产酸过程中的作用,2015 年印度研究者 Modestra 等人利用 H_2 和 CO_2 将富集的同型产乙酸菌群与未抑制产甲烷菌的混菌分别作为生物电化学系统(BES)中的阴极,实验结果表明富集的同型产乙酸菌群的产酸效果更好,最大产酸量可达到 $3500 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,而对照组只有 $1200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ [42]。

2.4 有机污染物代谢分解

除 2.1~2.3 节比较热门的研究方向外,同型产乙酸菌还曾被发现可以用于降解含有硝基的环烃类污染物,但其作用机理并不明确。2000 年,Huang 等发现同型产乙酸菌 *Clostridium thermoaceticum* 的 CODH 可以使 2,4,6-三硝基甲苯(TNT)得以降解,且氰化物的添加可以通过抑制 CODH 的活性,抑制 TNT 的转化[43]。Adrian 等在 2004 年研究表明,同型产乙酸菌 Strain HAAP-1 在以 H_2 和 CO_2 (体积比 80:20)为气体底物的情况下,在 14 d 内可以降解 $29.0 \mu \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的三亚甲基三硝胺(RDX)并且产生 $14 \text{ m mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的乙酸[44]。此外,Sherburne 等则发现当不添加酵母膏、果糖以及铵盐的情况下,同型产乙酸菌 *Acetobacterium paludosum* 可以促进 RDX 的开环转化,且其降解速率达到最大[45]。

3 结论与展望

同型产乙酸菌作为参与厌氧消化的主要微生物类群之一,在环境生物技术领域发挥着不可忽视的作用。

(1) 同型产乙酸菌所产生的乙酸或者更长链的

酸或醇可以被用来作为化工原料或者燃料,随着能源消耗的增加,充分利用同型产乙酸菌的代谢特点对废弃有机质与气体的资源化有着重要的意义。

(2) 在微生物合成气发酵的过程中,由于合成气通常温度较高,若利用适温菌进行发酵还需要降温措施,但如果能利用 *Moorella* 这类嗜热菌属同型产乙酸菌,这一问题就能得到更好的解决,但菌属的筛选与反应条件的控制仍然需要进一步的研究[13]。

(3) 除合成气以外,若能将同型产乙酸菌应用在转化其他物质分解生成的 CO_2 等方面,将对减少温室气体的排放与减缓气候变暖有着重要意义。

(4) 目前对于同型产乙酸菌的研究已经开始由纯菌逐步向混菌转变,混菌发酵因其不需要严格的无菌培养、对环境适应能力更强,并且微生物之间存在共发酵的协同作用而更适用于工业应用[46]。随着对同型产乙酸菌以及相关菌群的作用机制了解得更加深入,加强同型产乙酸菌在微生物发酵之中的应用,将为同型产乙酸菌投入污染治理与工业生产奠定良好的基础。

参考文献:

- [1] RYAN P, FORBES C, COLLERAN E. Investigation of the diversity of homoacetogenic bacteria in mesophilic and thermophilic anaerobic sludges using the formyltetrahydrofolate synthetase gene[J]. Water Science & Technology, 2008, 57(5): 675.
- [2] DRAKE H L, GÖBNER A S, DANIEL S L. Old acetogens, new Light[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 2008, 1125(1): 100.
- [3] 郭蔚,刘成,邹少兰,等. 同型乙酸菌研究进展及应用前景[J]. 应用与环境生物学报, 2006, 12(6): 874.
GUO Wei, LIU Cheng, Zou Shaolan, et al. Progress in research and application of homoacetogen[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2006, 12(6): 874.
- [4] YE R, JIN Q, Bohannon B, et al. Homoacetogenesis: A potentially underappreciated carbon pathway in peatlands[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 68(1): 385.
- [5] WIERINGA. Over het verdwijnen van waterstof en koolzuur onder anaerobe voorwaarden[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 1936, 1-4(3): 263.
- [6] SCHUCHMANN K, MÜLLER V. Autotrophy at the thermodynamic limit of life: a model for energy conservation in acetogenic bacteria[J]. Nature Reviews Microbiology, 2014, 12(12): 809.
- [7] 王晋. 厌氧发酵产酸微生物种群生态及互营关系研究[D]. 无锡:江南大学, 2013.
WANG Jin. Research of microbial community ecology and the trophic link during acidogenic fermentation[D]. Wuxi: Jiang Nan University, 2013.
- [8] SCHUCHMANN K, MÜLLER V. Autotrophy at the

- thermodynamic limit of life: a model for energy conservation in acetogenic bacteria[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2014, 12(12): 809.
- [9] 尤立剑. 同型产乙酸的分离纯化及生理生态研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学市政环境工程学院, 2013.
- YOU Lijian. Isolation of homoacetogenic bacteria and research on their ecophysiology [D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2013.
- [10] DRAKE H L, GÖBNER A S, DANIEL S L. Old acetogens, new light[J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2008, 1125(1): 100.
- [11] MUNASINGHE P C, KHANAL S K. Biomass-derived syngas fermentation into biofuels: opportunities and challenges[J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101(13): 5013.
- [12] KÖPKE M, MIHALCEA C, BROMLEY J C, *et al.* Fermentative production of ethanol from carbon monoxide [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2011, 22(3): 320.
- [13] MOHAMMADI M, NAJAFPOUR G D, YOUNESI H, *et al.* Bioconversion of synthesis gas to second generation biofuels: a review[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2011, 15(9): 4255.
- [14] DRZYGA O, REVELLES O, DURANTE-RODRIGUEZ G, *et al.* New challenges for syngas fermentation: towards production of biopolymers[J]. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 2015, 90(10): 1735.
- [15] TANNER R S, MILLER L M, YANG D. *Clostridium ljungdahlii* sp. nov., an acetogenic species in clostridial rRNA homology group I [J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1993, 43(43): 232.
- [16] LATIF H, ZEIDAN A A, NIELSEN A T, *et al.* Trash to treasure: production of biofuels and commodity chemicals via syngas fermenting microorganisms [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2014, 27(6): 79.
- [17] 徐惠娟, 许敬亮, 郭颖, 等. 合成气厌氧发酵生产有机酸和醇的研究进展[J]. *中国生物工程杂志*, 2010, 30(3): 112.
- XU Huijuan, XU Jingliang, GUO Ying, *et al.* Research Progress on Synthesis of organic acids and alcohols by syngas anaerobic fermentation [J]. *China Biotechnology*, 2010, 30 (3): 112.
- [18] ABUBACKAR H N, VEIGA M C, KENNES C. Biological conversion of carbon monoxide: rich syngas or waste gases to bioethanol [J]. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining*, 2011, 1 (5): 93.
- [19] BENGELSDORF F R, STRAUB M, DURRE P. Bacterial synthesis gas (syngas) fermentation [J]. *Environmental Technology*, 2013, 34(13-16): 1639.
- [20] HURST K M, LEWIS R S. Carbon monoxide partial pressure effects on the metabolic process of syngas fermentation [J]. *Biochemical Engineering Journal*, 2010, 48(2): 159.
- [21] 聂艳秋. 废水产氢产酸/同型产乙酸耦合系统厌氧发酵产酸工艺及条件优化[D]. 无锡: 江南大学, 2007.
- NIE Yanqiu. Development of an acidogenesis and homoacetogenesis coupling system for wastewater anaerobic fermentation and its conditions optimization [D]. Wuxi: Jiang Nan University, 2007.
- [22] 马琳. 厌氧消化反应器中同型产乙酸菌产乙酸机制研究[D]. 无锡: 江南大学, 2012.
- MA Lin. Mechanism of acetate production by homoacetogens in anaerobic digester [D]. Wuxi: Jiang Nan University, 2012.
- [23] 田森, 张丽娟, 符波, 等. 不同生境微生物转化 H_2/CO_2 产乙酸及其在合成气发酵中应用 [J]. *微生物学通报*, 2017, 44 (7): 1563.
- TIAN Miao, ZHANG Lijuan, FU Bo, *et al.* Acetate production from H_2/CO_2 by mixed cultures from diverse ecosystems and their application for syngas fermentation [J]. *Microbiology China*, 2017, 44(7): 1563.
- [24] 李建政, 尤立剑, 刘崇, 等. 同型产乙酸菌株 CA3 及其发酵葡萄糖产乙酸条件优化 [J]. *科技导报*, 2013(31): 20.
- LI Jianzheng, YOU Lijian, LIU Chong, *et al.* Homoacetogenic Strain CA3 and Its Optimization Condition for Acetate Yield from Glucose by Fermentation [J]. *Science & Technology Review*, 2013(31): 20.
- [25] YOUNESI H, NAJAFPOUR G, MOHAMED A R. Ethanol and acetate production from synthesis gas via fermentation processes using anaerobic bacterium, *Clostridium ljungdahlii* [J]. *Biochemical Engineering Journal*, 2005, 27(2): 110.
- [26] DANIEL J, KÖPKE M, SIMPSON S. Commercial biomass syngas fermentation [J]. *Energies*, 2012, 5(12): 5372.
- [27] DRZYGA O, REVELLES O, DURANTE-RODRIGUEZ G, *et al.* New challenges for syngas fermentation: towards production of biopolymers [J]. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 2015, 90(10): 1735.
- [28] KIM Y, PARK S E, LEE H, *et al.* Enhancement of bioethanol production in syngas fermentation with *Clostridium ljungdahlii* using nanoparticles [J]. *Bioresource Technology*, 2014, 159(5): 446.
- [29] COTTER J L, CHINN M S, GRUNDEN A M. Influence of process parameters on growth of *Clostridium ljungdahlii* and *Clostridium autoethanogenum* on synthesis gas [J]. *Enzyme and Microbial Technology*, 2009, 44(5): 281.
- [30] ABUBACKAR H N, VEIGA M C, KENNES C. Carbon monoxide fermentation to ethanol by *Clostridium autoethanogenum* in a bioreactor with no accumulation of acetic acid [J]. *Bioresource Technology*, 2015, 186: 122.
- [31] SAXENA J, TANNER R S. Effect of trace metals on ethanol production from synthesis gas by the ethanologenic acetogen, *Clostridium ragsdalei* [J]. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 2011, 38(4): 513.
- [32] LIU K, ATIYEH H K, STEVENSON B S, *et al.* Continuous syngas fermentation for the production of ethanol, n-propanol and n-butanol [J]. *Bioresource Technology*, 2014, 151 (1): 69.
- [33] LIU K, ATIYEH H K, STEVENSON B S, *et al.* Mixed culture syngas fermentation and conversion of carboxylic acids into alcohols [J]. *Bioresource Technology*, 2014, 152(1): 337.
- [34] ZHANG F, DING J, ZHANG Y, *et al.* Fatty acids production from hydrogen and carbon dioxide by mixed culture in the membrane biofilm reactor [J]. *Water Research*, 2013, 47 (16): 6122.
- [35] ZHANG F, DING J, SHEN N, *et al.* In situ hydrogen utilization for high fraction acetate production in mixed culture hollow-fiber membrane biofilm reactor [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2013, 97(23): 10233.