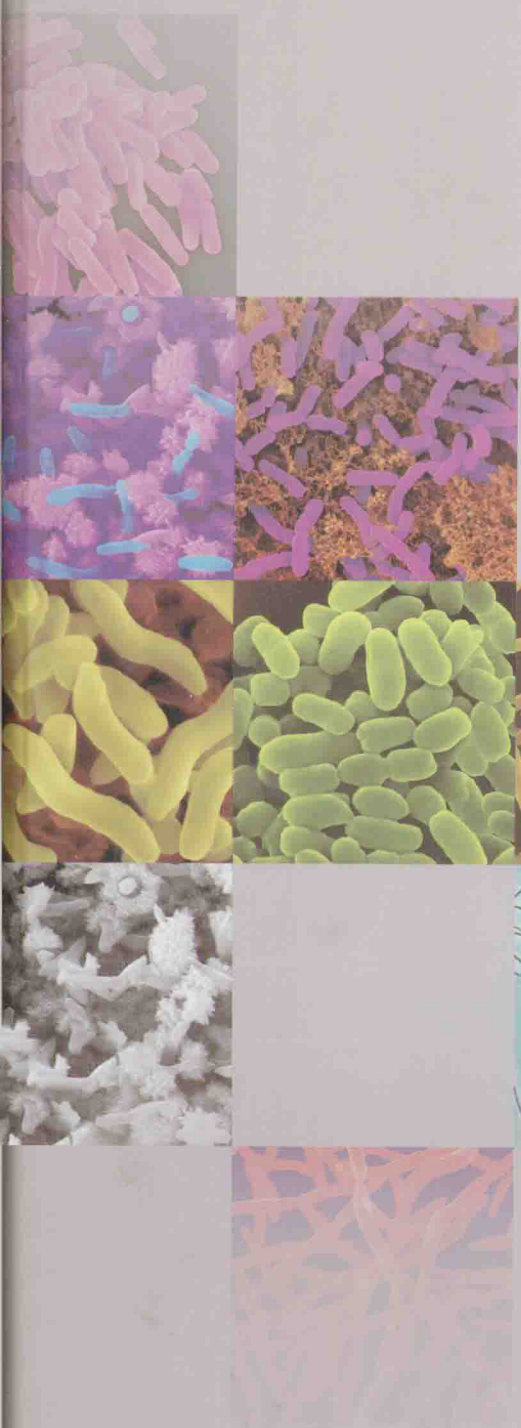




光合细菌

污水资源化技术

Photosynthetic bacteria wastewater treatment technology

■ 卢海凤 张光明 赵 微 著

中国建筑工业出版社

光合细菌污水资源化技术

卢海凤 张光明 赵 微 著

中国建筑工业出版社

图书在版编目(CIP)数据

光合细菌污水资源化技术/卢海凤等著. —北京: 中国建筑工业出版社, 2014.6
ISBN 978-7-112-16582-7

I. ①光… II. ①卢… III. ①光合细菌-应用-污水处理-生物处理 IV. ①X703.1

中国版本图书馆CIP数据核字(2014)第052626号

本书将作者在光合细菌污水资源化的理论和技术方向上将近十年的研究成果与世界上其他研究人员在该领域的研究成果进行了综合的论述,系统地探讨了光合细菌在污水处理过程中的作用机制、光合细菌污水处理过程中降解有机物同时回收高蛋白菌体的技术及光合细菌生物制氢技术,并对光合细菌污水资源化技术的应用和前景进行了展望。本书取材新颖,编排合理,结构紧凑,内容丰富而精炼,可供环境工程、生物工程、市政工程等专业的科研设计人员及大专院校相关的师生参考使用,帮助其更全面、更深入地了解光合细菌污水资源化技术,从而推动该技术在我国的应用和发展。本书也可作为从事微生物生态学研究人员的参考用书。

责任编辑:石枫华 兰丽婷

责任设计:张虹

责任校对:李美娜 张颖

光合细菌污水资源化技术

卢海凤 张光明 赵微 著

*

中国建筑工业出版社出版、发行(北京西郊百万庄)

各地新华书店、建筑书店经销

华鲁印联(北京)科贸有限公司制版

北京圣夫亚美印刷有限公司印刷

*

开本: 787×1092 毫米 1/16 印张: 13³/₄ 字数: 338 千字

2015年1月第一版 2015年1月第一次印刷

定价: 50.00元

ISBN 978-7-112-16582-7

(25405)

版权所有 翻印必究

如有印装质量问题,可寄本社退换

(邮政编码 100037)



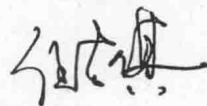
序 一

随着国民经济的发展和人民生活水平的提高,我国工业企业污水排放量急剧增加,污水含有的大量碳、氮以及磷等营养元素排放到环境中,既污染了环境,又造成了污水中营养物质的浪费。传统的污水处理方法自开始运用以来一直在污水处理技术领域占主导地位。活性污泥法处理污水效率高,但处理后会产生大量的剩余污泥。剩余污泥在环境中堆放极易造成二次污染,并且污泥的处理费用较高。

光合细菌污水处理方法是以单纯的光合细菌为主体的污水处理技术。光合细菌本身降解有机污染物的能力较强,同时光合细菌菌体无毒无害,营养物质丰富,较早时就被应用于畜禽与渔业养殖的饲料添加剂。若能够将光合细菌污水处理技术推广应用于某些无毒无害食品废水的处理,则会在削减环境中污染物排放量的同时,产生大量菌体资源,可以同时实现环境保护与资源回收的双重功效,避免活性污泥的产生所带来的一系列问题,具有重大意义。本技术若能推广应用,则会对整个社会的环境、经济发展产生深远的影响。

本书是张光明教授课题组基于多年在此领域的研究经验,发表了大量论文之后,并总结了世界范围内光合细菌污水处理以及资源化技术内容基础之上而集成的著作。该书将光合细菌污水处理与光合细菌资源化两个割裂的内容合并在一起,提出了光合细菌污水资源化的新思路,具有重要的创新意义。

本书就光合细菌污水处理及资源化两个方面的内容,对光合细菌污水处理技术以及资源化过程进行了详细的介绍,对光合细菌生理生化特性、处理污水工艺流程、处理污水的研究现状、光合细菌资源化的方向与研究内容进展进行了详尽的总结与描述。与此同时,本书作者还将课题组的研究进展做了相应的案例介绍,是一本内容全面的书籍。该书能够为广大从事环境保护以及资源增值方向的研究人员提供较为宽广的思路。



(中国工程院院士, 哈尔滨工业大学副校长, 教授)

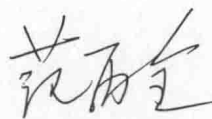
序 二

自日本科学家发现光合细菌在自然界中的污水净化原理以来,利用光合细菌处理污水的试验研究就广泛地开展起来。经几十年发展,光合细菌污水处理领域取得了一定的成绩。光合细菌具有较强的降解有机污染物的能力,污水处理过程容易控制,因此利用光合细菌处理污水,是一种高效、便捷的方法。光合细菌菌体本身无毒无害,营养丰富,其的使用能够提高动物产量,减少农作物病害,目前国内已有许多光合细菌制剂公司培养光合细菌并进行菌剂的制作,以满足农、林、牧、渔业对此的需求。

本书作者能够考虑到将污水处理与资源化应用两者结合起来,充分体现了其在思路上的具有的前瞻性与创新性。作者提出了将废水中的营养物质转化为光合细菌菌体资源,从而实现废水中营养物质的回收。这种方法既可以解决污水的环境污染问题,又能实现资源的再生,在当今污染严重、资源短缺的社会具有重要应用价值。

该书对以往文献资料的总结较为系统、全面,阐述了污水处理与资源化两部分现有的研究成果,并将自己课题的研究成果予以补充与总结,提出现有的优化工艺。这些内容是以往相关书籍与资料中不曾涉及的,具有重要的创新性。另外,本书的一些重要理论研究成果,如大分子降解、能量代谢等内容为后续光合细菌污水处理及资源化的研究以及工程应用奠定了理论基础。

张光明教授课题组在光合细菌污水资源化领域进行了多年的研究,提出了很多污水处理与资源化的新思路,也有大量高水平论文的产出,所有这些研究成果使得本书所涉及的研究领域相对新颖。该书的出版,可为广大学者提供较为详尽的资料,同时也是对污水处理技术领域内容的补充与对污水资源化领域内容的补充和创新。若该技术能够实现工程应用与推广,则对解决环境污染、实现污水经济效益产出、促进国民经济发展具有较为重要的指导意义。



(中国农业科学院,农业资源与农业区划研究所,研究员)

前 言

随着我国政府与公众环境意识的不断提高,污水处理与资源化进入了快速发展的阶段。在污水处理技术快速发展,更高效地降低污染物的同时,如何将污水变为资源,即如何发展污水资源化技术,也得到了国内外学术界和工业界人士的高度重视。目前,污水资源化技术研究主要集中于中水回用与特种行业废水中特种物质的回收。然而,目前我国乃至全世界的污水处理与资源化技术都忽略了一个方面的研究,即污水中大量有机物质与营养物质的回收。有种观点认为,废物是放错地方的资源。如果我们转变思路,将大量的有机废水视为低浓度的微生物培养基,将污水处理反应器视为生物转化反应器乃至微生物发酵反应器,就可以在实现有机污染物与营养型污染物去除的同时收获生物资源。而光合细菌污水资源化就是这一思路的最佳体现。利用光合细菌进行污水处理的同时实现菌体资源的增殖,即光合细菌污水资源化技术,就是这一思路的最佳范例。

光合细菌是自然界广泛存在的一大类细菌,同时具有光能代谢与氧化代谢两套代谢通路,灵活的能量与物质合成、代谢机制使得它们能适应各种不同的生态环境。光合细菌的大部分种属无毒无害,菌体中蛋白质含量超过50%,有的甚至高达70%;另外,菌体中还富含多种维生素、胡萝卜素、叶绿素、辅酶Q等高价值营养物质。这些特性使得光合细菌被用作饲料、饵料、肥料时,可以有效提高各种蔬菜花卉、虾、蟹的生长速率,提高鸡、鸭、猪、牛、鱼等动物的产肉、产蛋、产奶率。目前,将光合细菌应用于农业与畜禽养殖业已经实现了商业化生产与销售,年销售规模超过30亿美元。

研究者们对光合细菌处理废水的原理、处理多种废水的可行性分析及处理效果、处理污水的光合细菌菌种选育、光合细菌处理废水过程中影响因素以及工艺条件的控制、反应器内微生物菌群关系、反应器的设计、菌体回收、光合细菌产氢等内容进行了大量的试验,取得了良好成果。结果表明,利用光合细菌分解污水中污染物,可以达到削减污染物的同时实现资源增值的双重效果。

虽然目前已有大量关于光合细菌污水处理的研究,但是尚无关于光合细菌污水处理与资源化的专门著作。本书集各家所长,在查阅大量新旧文献的基础上,去粗存精,从生物学角度、污水处理角度以及资源化角度,全面总结了光合细菌生物学原理、国内外光合细菌污水处理研究状况、光合细菌产氢、光合细菌生产高价值营养物质等方面的内容后,结合自己的科研实践经验,利用一株从土壤中分离出的光合细菌,总结了光合细菌的分离、纯化以及培养方法,并以此为基础,进行了污水处理及资源化的研究实例。

本书一共分为8章。第1章总括了光合细菌的基本性质;第2章总括了国内外光合细菌污水处理工艺;第3章~第5章分别介绍了光合细菌处理营养型废水工艺与方法、处理食品型废水试验研究、处理非营养型废水工艺与方法;第6章~第8章分别介绍了光合细菌生物制氢工艺与方法、菌体分离回收技术、高价值营养物质的生产。附录部分介绍了光合细菌的富集、分离、鉴定与培养。

本书全面、系统和深入地阐述了有关光合细菌污水处理及资源化的原理与应用，首次并且充分地展示了国内外光合细菌污水资源化技术的最新研究进展与成果，有些内容在同类著作中尚未涉及，具有先进性和理论深度。同时，本书中作者提出的光合细菌水处理及资源化等理念以及实际研究案例部分的内容也展现了光合细菌污水资源化工程的应用情况及前景，具有较强的前沿性与现实指导意义。

本书思路新颖、条理清晰、信息量大、知识性强，为该领域的科研人员与工程技术人员提供了研究思路与方向，可作为环境科学、环境工程、市政工程、城市水资源等科研人员的研究参考用书，也可供高等院校相关专业研究生与教师教学参考使用。

本书在写作过程中，得到了国家自然科学基金（51278489，51308535）的资助以及民和生物科技有限公司横向课题（201305410911168）的支持，特别感谢中国农业大学李保明教授的大力支持，同时吴盼、董姗、卢玉凤等同志对本书有重要贡献。

限于篇幅和作者水平，书中难免有不妥之处，热忱盼望同行提出宝贵意见。

目 录

第1章 光合细菌基本性质	1
1.1 概论	1
1.2 光合细菌结构	4
1.3 光合细菌的能量代谢与物质合成	6
1.4 光合细菌的应用价值	8
1.5 光合细菌的应用研究及存在问题	10
第2章 光合细菌污水处理工艺	13
2.1 光合细菌处理污水的原理	13
2.2 光合细菌污水处理工艺简介	17
2.3 传统光合细菌污水处理工艺流程	18
2.4 新型光合细菌污水处理工艺流程	30
2.5 光合细菌处理污水效果的主要影响因素	34
2.6 光合细菌处理污水法的优缺点	47
第3章 光合细菌处理营养型废水的研究	50
3.1 光合细菌处理淀粉废水的研究	50
3.2 光合细菌处理大豆加工废水的研究	53
3.3 光合细菌处理糖蜜废水的研究	56
3.4 光合细菌处理柠檬酸废水的研究	57
3.5 光合细菌处理味精废水的研究	58
3.6 光合细菌处理啤酒废水的研究	60
3.7 光合细菌处理酒糟废水的研究	63
3.8 光合细菌处理含油废水的研究	64
第4章 光合细菌处理食品类废水的试验研究	66
4.1 制糖废水	66
4.2 淀粉加工废水	78
4.3 乳品加工废水	84
4.4 大豆蛋白废水	88
4.5 味精废水	92
4.6 柠檬酸废水	95

4.7 结论	99
第5章 光合细菌处理非营养型废水	100
5.1 光合细菌处理养殖废水的研究	100
5.2 光合细菌处理生活污水和垃圾渗滤液的研究	103
5.3 光合细菌处理制药废水的研究	104
5.4 光合细菌处理其他高浓度有毒有害工业废水的研究	109
5.5 光合细菌降解特殊污染物的研究	116
第6章 光合细菌生物制氢	120
6.1 光合细菌生物制氢简介	120
6.2 光合细菌产氢机理	121
6.3 提高光合细菌产氢效率的途径	124
6.4 光合细菌制氢反应器研究进展	130
第7章 光合细菌菌体分离回收	144
7.1 光合细菌自然沉降的研究	144
7.2 光合细菌固液分离常用方法	154
7.3 固定化	158
7.4 膜分离	161
第8章 光合细菌高价值物质的生产	168
8.1 概述	168
8.2 光合细菌性质和成分	169
8.3 SCP生产条件优化	173
8.4 富含蛋白质的光合细菌的应用	176
8.5 CoQ10的研究进展	184
8.6 PHA的研究进展	187
8.7 4-ALA的研究进展	188
8.8 类胡萝卜素的研究进展	189
8.9 结论	190
附录A 光合细菌的富集、分离、鉴定以及培养	191
A1 光合细菌的富集	191
A2 菌种分离	191
A3 光合细菌的鉴定	192
A4 光合细菌的扩大培养	192
A5 案例: Z08研究	192
参考文献	197

第1章 光合细菌基本性质

1.1 概论

1.1.1 光合细菌的定义

光合细菌 (Photosynthetic Bacteria, PSB) 是地球上出现最早的、具有原始光能合成体系的原核生物的总称, 广泛存在于水田、湖泊、江河、海洋、活性污泥及土壤中。光合细菌是一类以光作为能源的微生物, 能在厌氧光照或好氧黑暗条件下利用自然界中的有机物、硫化物、氨等作为供氢体兼碳源进行光合作用。光合作用色素由细菌叶绿素和类胡萝卜素组成, 现已发现的细菌叶绿素有a、b、c、d 4种, 每种都有固定的光吸收波长。细菌叶绿素和类胡萝卜素的光吸收波长分别为714~1050nm和450~550nm。类胡萝卜素是捕获光能的主要色素, 它扩大了可供光合细菌利用的光谱范围。

光合细菌的光合作用与绿色植物和藻类及蓝细菌的不同, 主要表现在其光合作用基本上是在厌氧过程中实现的。由于细菌不存在光化学反应系统, 所以光合作用过程不以水作供氢体, 不发生水的光解, 也不释放分子氧还原的供氢体; 还原CO₂的供氢体主要是硫化物、分子氢或有机物。

光合细菌的繁殖方式基本上可以分为3种: 二分裂繁殖 (也称直接分裂繁殖), 这是绝大多数光合细菌采用的繁殖方式; 出芽分裂繁殖, 例如: 沼泽红假单胞菌的菌种就是以这种方式繁殖的; 极性伸长分裂繁殖, 例如: 着色菌科的泥网硫杆菌属就是以这种极少见的繁殖方式来完成繁殖活动的。

1.1.2 光合细菌的分布及环境条件影响

光合细菌是水圈微生物的一类, 广泛分布于地球生物圈的各处, 无论是江、河、湖、海, 还是水田等处, 都有光合细菌的存在, 甚至在90℃的温泉, 在深达200m的深海里, 在南极冰封的海岸上也有它的踪迹。根据光合细菌的生理生化特性, 研究结果表明, 光合细菌的生长受到周围光照、氧气、pH值等3个重要因素的影响。

1.1.2.1 氧和光照

光合细菌对光照和氧的需求与其获能方式有关。光合作用获能过程基本上是一个厌氧的过程, 而有机物的氧化磷酸化获能过程 (主要为紫色非硫细菌) 则需要在有氧的条件下进行。由于各种光合细菌所含细菌色素不同, 它们对光的利用也不同。一般认为, 红外灯和钨灯的发光波长较荧光灯更适于光合细菌吸收。在供给光照的条件下, 光合细菌的活性随着光照强度的增加而增加, 光照强度不足会强烈抑制光合细菌的生长, 而光照强度过高会导致光饱和现象 (Saturation Light Intensity)。适宜的光照强度与反应器的形式、光源种类和微生物浓度有关。一般认为合适光合细菌生长的光照强度范围为几百至几千勒克斯。

有研究者认为紫色非硫细菌光合代谢和有氧呼吸代谢可以同时进行,其竞争由光照强度和溶解氧浓度决定。当光照强度足够强时,即使在溶解氧分压达到100%空气饱和度时光合代谢仍然占优势;而当光照强度受限制时,随着溶解氧分压的提高,有氧呼吸代谢将相应增强。在对紫色非硫细菌与一般异养细菌混合培养研究中发现,氧的控制对光合细菌的优势有重要作用:在微氧环境下(氧分压0.5%~1%)光合细菌占据主导地位;随着氧分压的提高(氧分压15%),其他的一般兼性异氧菌开始占据优势。

1.1.2.2 温度

光合细菌可以在10~40℃的温度范围内生长。一般认为光合细菌在30℃可以良好生长。温度降至10℃以下,光合细菌生长缓慢,5℃以下基本停止生长,温度低至1℃并置于黑暗条件下时,菌绿素将分解并导致光合细菌死亡。

1.1.2.3 pH值

Pfennig提出大多数光合细菌的最佳pH值为7.0~8.5,少量光合细菌为6.5~6.8。在光合细菌生长过程中,CO₂的同化或释放、H₂S或硫代硫酸盐等被氧化生成硫酸或者有机酸的消耗等代谢过程都将导致培养基中pH值的变化。

1.1.3 光合细菌的分类

按照《伯杰细菌手册》来分,光合细菌在分类地位上属于细菌门,真细菌纲,红螺菌目,下分为红螺菌亚目和绿菌亚目。目前,根据Bergey's细菌学分类手册(《伯杰细菌鉴定手册》第8版)记载,光合细菌包括红螺菌科、着色菌科、绿硫细菌科、绿色丝状细菌科,共计有19属、49种。近年来,以分子生物学指征为依据的分类学研究使光合细菌的分类地位发生了较大的改变,不断有关于新种和新属的报道。

尽管上述四个科同属光合细菌,但它们的生理生态学特征还是存在着一定的差异:

1.1.3.1 红螺菌科 (Rhodospirillaceae)

惯用名为*Purple non-sulfur bacteria*,该科的细菌可利用各种有机物作为碳源和光合反应的氢供体,进行光合异养生长,是兼性光养微生物。可同化脂肪酸、碳水化合物以及芳香族化合物等多种有机物。红螺菌科的光合细菌对H₂S很敏感,但有的菌种能在光照和厌氧条件下氧化低浓度的硫化物。

1.1.3.2 着色菌科 (Chromatiaceae)

惯用名为*Purple sulfur bacteria*,以专性光能自养为主,能利用CO₂为碳源、H₂S作为光合作用的供氢体,有的利用其他无机硫化物供氢体,严格厌氧。有些菌能同化醋酸等有机物,典型生境为含硫化物的水体。

1.1.3.3 绿硫细菌科 (Chlorobiaceae)

惯用名为*Green sulfur bacteria*,在营养和生理性质方面,大多数和着色菌科相似,也是严格厌氧的光能自养菌。能利用H₂S或者其他还原性无机硫化物或者H₂作电子供体,氧化H₂S生成元素硫沉积于细胞外;不能利用硫酸盐作为硫源。具有固氮活性,有的菌种需要维生素B₁₂。不能利用有机物作为唯一碳源。虽然能在光照下同化乙酸,但必须同时存在H₂S和CO₂,不能合成聚-β-羟基丁酸。

1.1.3.4 绿色丝状细菌科 (Chloroflexaceae)

惯用名为*Gliding filamentous green sulfur bacteria*,此科细菌于1971年才由B Pierson和K

Castenholtz发现,它们在结构、营养、代谢和生态学特征上均与绿硫细菌有所不同,但菌体内有绿色泡囊,含多量菌绿素c和少量菌绿素a。1976年Trüper才把新发现的绿色丝状光合细菌列为一个独立的菌科。其光合作用中不释放氧气。它由丝状体组成,能滑动,有时可长达300nm。耐热,可生长在45~70℃中性或碱性温泉中。丝状体能够构成橙色到暗绿色的质团,能利用各种有机物作为碳源和光合作用的供氢体,有时也能利用CO₂作为碳源和H₂S作为氢供体,因此,它们是光能异养和兼性异养细菌。由于它们常与蓝细菌生长在一起,其天然生境常常是微好氧的,所以,菌绿素的合成常常被抑制,而大量合成橙色的类胡萝卜素,使水体呈橙色或与蓝细菌在一起共同形成灰绿色。

1.1.4 光合细菌在物质循环中的作用

1.1.4.1 光合细菌与碳循环

紫色非硫细菌以低级脂肪酸、乙醇类、糖类或氨基酸等有机物作碳源进行光合作用,几乎不产生CO₂。这可能是因为这种菌能在厌氧层,利用其他发酵细菌产生的低分子有机化合物,并利用光能合成菌体的高分子物质。

紫色硫细菌和绿硫细菌以水中厌氧层下面生产的CO₂作为碳源,在厌氧层进行着有机物质的大量合成。这两种菌均可在H₂S存在的情况下同化CO₂,但其同化途径不同。紫硫细菌通过卡尔文循环同化CO₂。例如,酒色着色菌在有光条件下同化CO₂,得到的有机物有一部分贮藏于细胞内,在黑暗条件下分解。而绿硫细菌主要通过三羧酸循环同化CO₂,得到的有机物一部分分泌到细胞外。

紫硫细菌不仅以CO₂为碳源,还可以以乙酸等有机物为碳源。在以乙酸作碳源的条件下,细胞内1,5-二磷酸核酮糖羧化酶含量低,所以基本上不固定CO₂。绿硫细菌仅以CO₂作唯一碳源,但在H₂S和CO₂共同存在的条件下,可以以乙酸等有机物作为某种细胞成分的合成材料。

1.1.4.2 光合细菌与硫循环

紫硫细菌和绿硫细菌可把下层水中生产的H₂S氧化成硫,进一步氧化成SO₄²⁻。紫硫细菌在进行H₂S→S反应的同时,也进行S→SO₄²⁻的反应。但后者反应很慢,在反应过程中,生成的硫粒蓄积在细胞内。而绿硫细菌在H₂S存在的情况下,只能进行H₂S→S反应,生成的硫粒附着在细胞外侧。由于绿硫细菌生活的厌氧层不断有H₂S产生,所以在细胞表面不断有硫粒蓄积,其中一部分硫粒被还原菌再还原成H₂S,一部分硫粒沉积在水底。这说明光合细菌可能与湖底硫床的形成有关。

1.1.4.3 光合细菌与氮循环

光合细菌除铵盐外,还可利用大气中的N₂作氮源。从海岸分离得到紫色非硫细菌,具有固氮酶活性,基本可以认定这种固氮能力是光合细菌的一般共性。在水田中,紫色非硫光合细菌与固氮菌共生时产生的固氮量,比任何一种菌单独产生的固氮量要多。所以紫色非硫细菌和固氮菌共生可直接或间接地增加自然界的含氮量。

1.1.4.4 光合细菌与氢气

光合细菌除H₂S外,还可利用H₂作为供氢体。但在自然水域厌氧层中,硫酸还原菌生产的H₂S比细菌发酵产生的H₂更多,所以光合细菌利用H₂的量并不多。光合细菌能在氮源不足和固氮酶的催化作用下释放出H₂。但因其所处的自然水域,氮源不足是很少见的,所以光合细菌基本上不参与自然界H₂的生产。

1.2 光合细菌结构

光合细菌均为革兰氏阴性细菌，是一群没有形成芽孢能力的细菌。光合细菌的细胞结构和其他细菌并无差别，具有细胞壁、细胞质膜、细胞质、原生质和拟核等基本结构。有的还有荚膜、鞭毛等附属结构，同时还发现红螺菌科的某些种类含有第二复制子——质粒（Plasmid）。这里主要介绍光合细菌细胞具有的特殊结构：类似叶绿体的内膜系统。

1.2.1 色素蛋白复合体（PSU）

与植物相比，光合细菌的光合系统非常简单。光合细菌既无叶绿体，也没有类囊体，光合作用发生在位于细胞膜上的反应中心，细胞膜向细胞内折叠成囊状、管状或褶皱状，增进了可利用的表面区域，被称为内膜系统（ICM），上面有由色素分子（包括细菌叶绿素（BChl）、类胡萝卜素（Crt））和膜蛋白构成的色素蛋白复合体。色素蛋白复合体是光合系统的重要组分，包括捕光色素蛋白复合体（LHs）及反应中心蛋白复合体（RC）；捕光色素蛋白复合体包括中心捕光复合体（LH1）和外周捕光复合体（LH2）。其中，RC是进行光能转化为化学能的反应场所，LHs则吸收和传递光能给RC。不同的光合作用系统中存在很多种不同的天线复合体，这些天线复合体是光合作用反应中的重要功能体。它们的存在，极大地增加了有机生物体对太阳光的吸收截面，并确保这些被吸收的光子能高效地传递和向化学能转换，其中的能量传递及转换效率在95%以上。

通过使用X射线衍射技术以及超快光谱技术对光合细菌的色素蛋白复合体分子结构及光合作用原初反应动力学进行的研究结果表明，多数光合细菌的PSU都有LH1和LH2两种捕光色素蛋白复合体，见图1-1所示光合细菌PSU结构图。其中，LH1围绕在RC周围，直接与RC相连，而LH2则不直接与RC相连，通过LH1传递能量给RC，见图1-2所示光合细菌能量传递图。在嗜酸红假单胞菌（*Rhodopseudomonas acidophila*）和莫氏红螺菌（*Rhodospirillum rubrum*）的突变株DSM120中存在有第三种色素蛋白复合体LH3。RC和LH1通常以1:1的比率存在，LH2和LH3在膜上存在的数目随培养条件而变化，如培养光照和温度等。

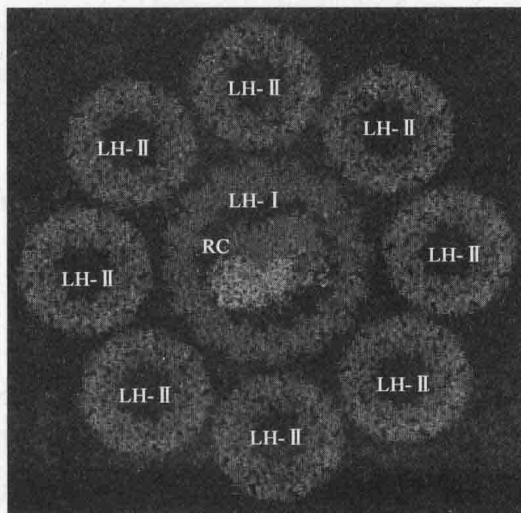


图1-1 光合细菌PSU结构图

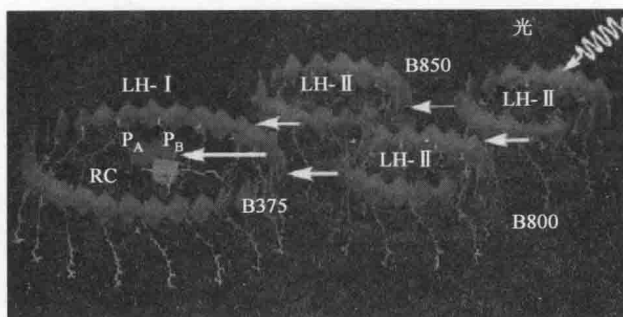


图1-2 光合细菌能量传递图

1.2.2 光合电子传递链

光合细菌的光合电子传递链一般是由细菌叶绿素、脱镁菌绿素、苯醌、铁硫蛋白以及细胞色素b、细胞色素c等组成。光合细菌的电子传递链是从其反应中心的细菌叶绿素原初电子供体 P_{870} 开始的。当光合细菌的光色素蛋白复合体吸收了光能后，表面的电子被激发，激发态的 P_{780} 将电子传给细菌脱镁叶绿素，之后沿着电子传递链传递给一系列电子载体。在这个过程中，形成质子动力（PMF）用来通过氧化磷酸化形成ATP。在电子传递链的最后将电子传递回 P_{870} ，使它准备完成下一次光激发的电子传递。光合作用反应中心驱动循环电子流如图1-3所示。

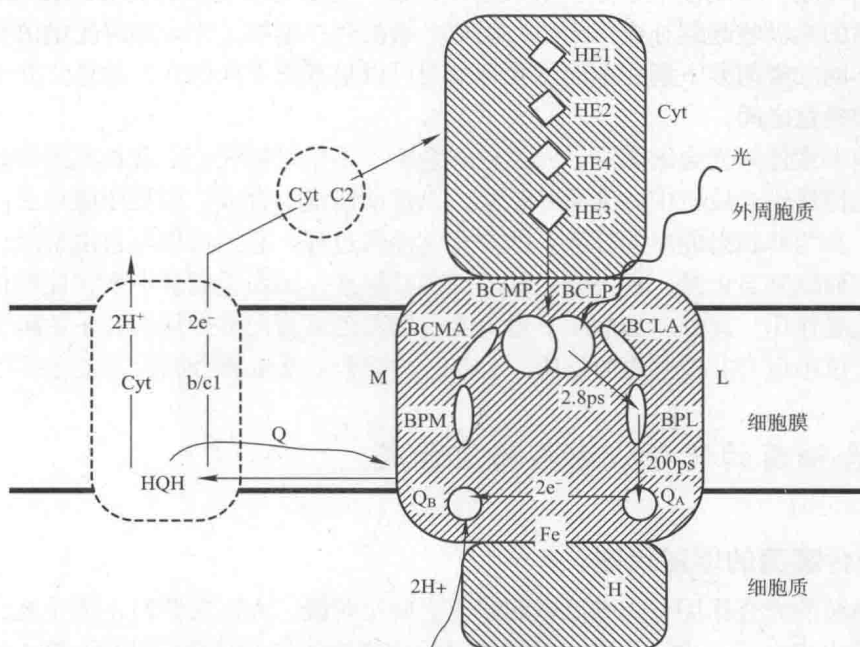


图1-3 光合作用反应中心驱动循环电子流

1.2.3 光合色素

光合细菌中含有丰富的光合色素，分为细菌叶绿素和类胡萝卜素两大类。这两种色素都存

在于细胞内，主要与细胞内膜上的光合系统蛋白组分以一定比例相结合，形成三种光合色素蛋白复合体。光合色素作为光合系统的重要组成成分，对光合作用过程中光能捕获和传递以及光合作用效率都有重要的影响。还有研究表明，光合色素的组成和含量会影响到光合放氢作用。

1.2.3.1 细菌叶绿素

光合细菌中的细菌叶绿素与藻类中主要的色素叶绿素类似，能在光合作用中发挥作用，是主要的捕获光能的色素。但不同于真核细胞生物的叶绿素，它们吸收光的最大吸收波长分别为775nm和790nm。另外，这些色素有更长的吸收波长，其中一些存在于红外光谱中。以上这种现象与其生活环境具有极大的相关性。光合细菌一般生活在湖泊、河流或海洋中，阳光照射到水面后，大部分短波长的光很难深入水底，只有长波长的红光或红外光能进入海水并到达一定深度。因此，这些细菌叶绿素对于光的吸收体现了其适应环境的特性。

细菌叶绿素与植物叶绿素相比，两者侧链有明显的不同，Bchl的卟啉环3、4位没有双键，因此它们的光谱性质也不相同。叶绿素a的特征吸收峰位于430~450nm和630~650nm，叶绿素b特征吸收峰位于450~480nm和650~680nm；而细菌叶绿素的特征吸收峰位于350~400nm和750~800nm，在400~700nm的可见光区域没有吸收。

研究发现，不同类群的光合细菌中含有的细菌叶绿素种类不尽相同，已发现有Bchl a、Bchl b、Bchl c、Bchl d 4种；而细菌叶绿素的合成代谢途径也已十分清晰。

1.2.3.2 类胡萝卜素

在光合作用中，除细菌叶绿素外，类胡萝卜素也是必不可少的，其在光合作用中也发挥着重要的作用。类胡萝卜素是主要的捕光色素，它的光吸收波长为450~500nm，能够对细菌叶绿素的光吸收起到补充作用。类胡萝卜素的存在增加了光合细菌光谱的利用范围。由于含有不同的类胡萝卜素，不同的光合细菌可以呈现出不同的几种颜色，介于紫色、红色、棕色和橙色之间。

类胡萝卜素作为光合细菌第二大类色素系统，不仅可捕获一定波长范围的光能，并将捕获的光能传递给光反应中心细菌叶绿素，以推动能量的合成，而且还能淬灭叶绿素所产生的荧光，参与非辐射能量的耗散，即非化学淬灭过程。它还可以与自由基反应或通过自由基链反应而清除自由基，保护光敏性的细菌叶绿素，因而类胡萝卜素在能量传递以及光保护中有重要作用。此外，类胡萝卜素对光合细菌色素蛋白复合体大分子的组装、稳定性以及在膜定位中也有非常重要的作用。目前，类胡萝卜素生物合成的主要途径已被证实。

1.3 光合细菌的能量代谢与物质合成

1.3.1 光合细菌的能量代谢

光合细菌的光合作用分为光反应和暗反应两个阶段。光反应阶段主要是光合细菌将吸收的光能转化成电子并进行传递，在传递过程中把电能转变成化学能储存在ATP中。这一过程中伴随着水的光解以及氢气的产生。但是由于光合细菌是一类能够进行光合作用的兼性细菌，所以具有三条能量代谢途径：有氧呼吸、无氧呼吸（发酵）、光合作用（光反应阶段）。三条代谢途径产生能量的机制与传统生物化学理论并无差别。特别的是，光合细菌具有独一无二的光合电子传递链与呼吸电子传递链的耦合部分，即光合链与呼吸链共同

利用三个电子传递体 (CoQ、Cyt bc1、Cyt c2)。

1.3.2 光合细菌的物质合成

光合细菌光合作用中的暗反应阶段主要是利用光反应阶段产生的能量和NADPH固定二氧化碳合成细胞物质 (例如葡萄糖) 的过程, 即C3循环, 又称卡尔文循环 (Calvin Cycle)。

1.3.2.1 C3途径的发现

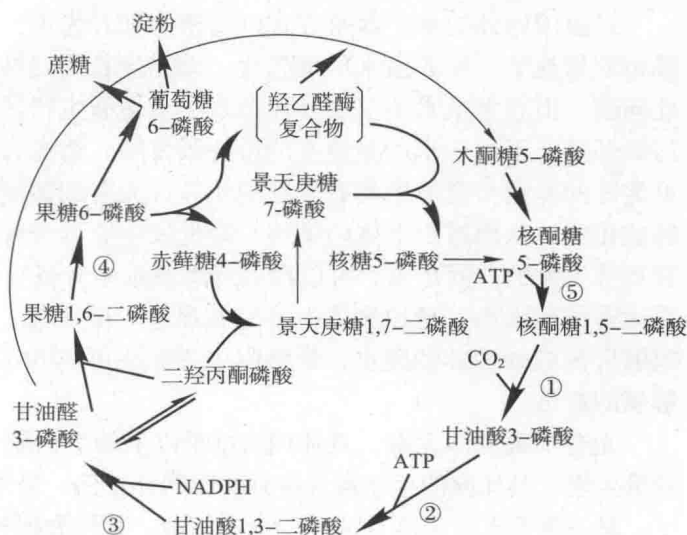
美国加州大学伯利克分校的马尔文·卡尔文等人利用 C_{14} 示踪技术和双向纸层析法技术, 研究绿藻细胞的光合作用固定二氧化碳的途径。

将培养出来的细胞放置在含有未标记二氧化碳的密闭容器中, 然后将 C_{14} 标记的二氧化碳注入容器, 培养相当短的时间之后, 浸入热的乙醇杀死细胞, 使细胞中的酶变性而失效。接着提取溶液里的分子, 并将提取物应用双向纸层析法分离各种化合物, 再通过放射自显影分析放射性上面的斑点, 并与已知化学成分进行比较。

卡尔文在实验中发现, 标记有 C_{14} 的二氧化碳很快就能转变成有机物。在几秒钟之内, 层析纸上就出现放射性的斑点, 经与已知化学物比较, 斑点中的化学成分是三磷酸甘油酸 (3-phosphoglycerate, PGA), 是糖酵解的中间体。这第一个被提取到的产物是一个三碳分子, 所以将这种二氧化碳固定途径称为C3途径, 将通过这种途径固定二氧化碳的植物称为C3植物。后来研究还发现, 二氧化碳固定的C3途径是一个循环过程, 人们称之为C3循环, 又称卡尔文循环。

1.3.2.2 卡尔文循环

卡尔文循环又称还原磷酸戊糖循环 (以对应呼吸作用中的氧化磷酸戊糖途径), 是光合作用的暗反应的一部分。循环可分为三个阶段: 羧化、还原和二磷酸核酮糖的再生。大部分光合生物会将吸收到的二氧化碳通过一种叫1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶的作用整合到一个五碳糖分子1, 5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 的第二位碳原子上, 此过程称为二氧化碳的固定。该反应步骤把原本并不活泼的二氧化碳分子活化, 使之随后能被还原。但这种六碳化合物极不稳定, 会立刻分解为两分子的三碳化合物3-磷酸甘油酸。后者被在光反应中生成的 $NADPH^+$ 还原, 此过程需要消耗ATP, 产物是3-磷酸丙糖。再经过一系列复杂的生化反应, 一个碳原子将会被用于合成葡萄糖而离开循环, 剩下的五个碳原子经一系列变化, 最后再生成一个1, 5-二磷酸核酮糖, 循环重新开始。循环运行六次, 生成一分子的葡萄糖。图1-4为卡尔文循环各主要反应示意图。



粗黑线表示 CO_2 转变为蔗糖、淀粉的途径

图1-4 卡尔文循环各主要反应示意图

1.4 光合细菌的应用价值

1.4.1 光合细菌理论价值

光合细菌作为地球上最早出现的具有原始光能合成体系的原核生物,广泛地存在于自然界中,是光合作用机理、光合作用进展起源和生物固氮研究的较理想材料。瑞典生物学家Huber H. Michel曾经以光合细菌为材料,研究了光合细菌细胞膜的光合作用反应中心的三维结构,从而获得了1988年的诺贝尔奖。我国学者张纯喜、樊红军等人利用光合细菌对光合作用的原初反应提出了光合细菌光合反应作用中心三维结构的新模型,并利用该模型对动力学和定点突变结果给予了解释。匡延云等在对光合作用高效光能转化的机理研究中,首次发现了紫细菌反应中色素转换和激发能在色素高激发态能级中的传递。

除此以外,生物固氮的研究领域也离不开光合细菌。例如,铵对固氮酶活性的瞬间调节作用即所谓的瞬间关闭效应首先是在深红螺菌(*Rhodospirillum rubrum*)和沼泽红假单胞菌中发现的。Elsen、吴永强等人在对光合细菌的hupT基因的研究中发现,该基因对氢酶起负调控作用,而氢酶与生物固氮、生物产氢有关。Yasuhirood等研究了在不同生长条件和状态下对光合细菌细胞杂交率的影响,研究结果表明,光合细菌生长速率对杂交率的影响不大,只有长时间的饥饿才会对其杂交率造成显著影响。

研究早期地球的大多数科学家认为,光合细菌首先将存在于早期地球中的水转化为现在的氧气。杨惠芳等人还对光合细菌的空间生物学效应进行了研究,发现空间条件对菌的存活力有一定的促进作用。

1.4.2 光合细菌的实用价值

1.4.2.1 光合细菌作为单细胞蛋白在养殖上的应用

目前国内外的水产养殖方式以高密度塘养为主,大量鱼、虾等水产动物的排泄物及残饵积聚池底,使养殖水环境恶化,动物生长受到抑制。传统上采用换水的方法来解决此问题,但频繁换水不仅不易保持水中最适微生物区系,而且此方法成本较高,易造成污染环境,不利于水产养殖业的可持续发展。将光合细菌应用于海、淡水鱼类、虾类及贝类等的养殖与育苗中具有较好的功效:光合细菌能吸收利用氮、磷和其他有机质,消解硫化物,从而减少水体污染物,降低发生有毒分解产物的机会;另外,光合细菌与异营型微生物的共同作用,可以提高降解废水中有机物的效率,同时还能调节水体的pH值在适宜的范围内、增加水体中溶解氧含量。崔竞进、丁美丽等人在实验室用多株光合细菌混合菌液处理养虾废水,最终COD去除率可达90%以上,并且极大地提高了水体中溶解氧的含量。

光合细菌菌体无毒,其体内含60%以上的蛋白质,并富含例如维生素B₁₂、叶酸等多种维生素,其体内的生物素含量是酵母的几千倍。另外,光合细菌体内还含有生长促进因子,是一类营养价值高且成分较全的细菌。其作为饲料添加剂而应用于养殖业中具有明显的增产效果。例如,刘如林研究结果表明,孵化后第二天的鲤鱼苗,只投给光合细菌的冻结品和活菌饲育,2周后体长增加了12~17mm,约为投喂干松鱼和面粉组的3倍。