

特色专题

化能自养细菌在生物反应器中的高效固碳：挑战、对策及应用前景

赵晓迪¹, 谢丽¹, 王磊^{1,2*}

摘要 阐述了在生物反应器中培养化能自养细菌面临的难以持续固碳,且固碳效率较低等问题,并提出了一系列基于代谢工程、过程优化和新型反应器设计等手段以调控化能自养细菌的碳代谢过程并提高其固碳效率。介绍了在生物反应器中培养的化能自养固碳微生物的应用前景,包括提高自然生态系统的初级生产力、减少特定场合的碳排放量以及生产微生物高价值副产品等。最后强调了化能自养细菌在上述领域应用的环境优势以及后续在规模化应用方面尚存在的问题,丰富了对化能自养细菌捕碳、固碳和转化碳过程中的机理和影响因素的认识。

关键词 化能自养细菌;生物反应器;生物固碳;调控策略;应用前景

CO₂ 是一种主要的温室气体,对地球气候系统产生显著影响。开发具有成本效益且可持续的 CO₂ 减排方法对于研究国际环境政策至关重要。在现有技术中,微生物固碳以其大规模利用 CO₂ 生产化合物、低能耗、无污染的能力脱颖而出^[1]。目前大量研究集中在光能自养生物如大型藻类、微藻、蓝藻和紫色细菌上,然而,由于光能自养生物对光的依赖,在生物反应器中扩大其固碳规模面临重重挑战,包括成本增加以及大型反应器的设计,光穿透率不易控制、热力学效率低和太阳能的间歇性等技术问题。

而吸收 CO₂ 的能力并非光合生物所独有,许多化能自养细菌也具备这种能力。它们通过氧化 S、S²⁻、H₂S、NH₃、NO₂⁻、H₂、Fe²⁺等还原性无机物的过程中获得能量来同化 CO₂ 为有机物,进一步合成细胞骨架^[2]。

化能自养细菌在固碳和碳循环中的重要作用主要归因于以下 3 个因素:(1) 这些细菌群落通过改变其群落结构、功能范围和生物量水平来响应 CO₂ 浓度的变化,使其在极端环境中也能实现固碳^[3];(2) 化能自养细菌能够采用专性或兼性营养策略以适应环境中有机物的存在或波动,这种适应性支持它们向生物反应器和工业规模生物过程的潜在转移^[4];(3) 化能自养细菌能够将温室气体 CO₂ 转化为有价值的化学产品,如生物燃料、生物表面活性剂、胞外多糖和生物聚合物,这种能力不仅显著减少碳排放,还提高了 CO₂ 的经济价值^[1]。

关于自然生态系统中化能自养细菌固碳的研究激发了其在大规模工业生产中应用的兴趣。已有研究关注在生物反应器中培养和高密度富集化能自养细菌。然而,控制系统与自然生态系统在细菌的生长环境和目标结果方面存在显著差异(表 1)。在控制系统中培养和富集化能自养细菌的主要挑战是如何在小体积内实现高细胞密度。要在人工条件下维持固

1. 同济大学环境科学与工程学院 污染控制与资源化研究国家重点实验室,上海 200092

2. 新疆大学建筑工程学院,乌鲁木齐 830017

收稿日期: 2024-09-12; 修回日期: 2024-09-29

基金项目: 国家自然科学基金(52170115); 上海市科学技术委员会科研项目(21DZ120660)

作者简介: 赵晓迪,博士研究生,研究方向为微生物固碳,电子信箱: zxd19990429@126.com; 王磊(通信作者),教授,研究方向为微生物固碳与生态系统碳封存,电子信箱: celwang@tongji.edu.cn

引用格式: 赵晓迪, 谢丽, 王磊. 化能自养细菌在生物反应器中的高效固碳: 挑战、对策及应用前景[J]. 科技导报, 2025, 43(22): 86-97; doi:10.3981/j.issn.1000-7857.2024.09.01295

碳的稳定性和效率,必须考虑所有与自然环境不同的过程参数对化能自养细菌高密度培养的影响。在海水等自然生态系统中,微生物群落通过显著的稀释和碳泵效应,缓解了自养细菌生长过程中自我产生的有

机代谢产物的积累和环境条件的恶化。然而,在体积有限的生物反应器中复制和放大这些过程是一个重大挑战。

表 1 化能自养细菌在自然生态系统与生物反应器中固碳的差异

区别	自然生态系统	生物反应器
目标	维持生态系统中一定量的有机碳输入	扩大细胞培养的规模,提高细胞密度,同时保证系统稳定运行
反应体积	物质连续流动的广袤的开放系统	物质流动不连续且反应体积有限的封闭系统
功能微生物	微生物群落由隶属于3个生态位的特定微生物组成,包括初级生产、初级降解和最终氧化	单一化能自养细菌或人工构建的微生物群落
环境条件	大自然的缓冲稀释能力可使胞外代谢物浓度维持在较低的水平	细菌分泌的有机代谢物在系统中积累,其浓度的逐渐上升使得细菌的生存环境不断恶化

尽管研究化能自养细菌在生态系统中固碳取得了进展,但其在人工生物反应器中的固碳潜力在很大程度上被忽视。本文首先介绍了在生物反应器中高密度培养化能自养细菌面临的种种挑战,在此基础上

详细讨论了可能的应对对策,最后探讨了在受控环境中高密度培养的化能自养细菌的潜在应用,为未来发展可持续生物生产和负碳微生物经济提供参考(图 1)。

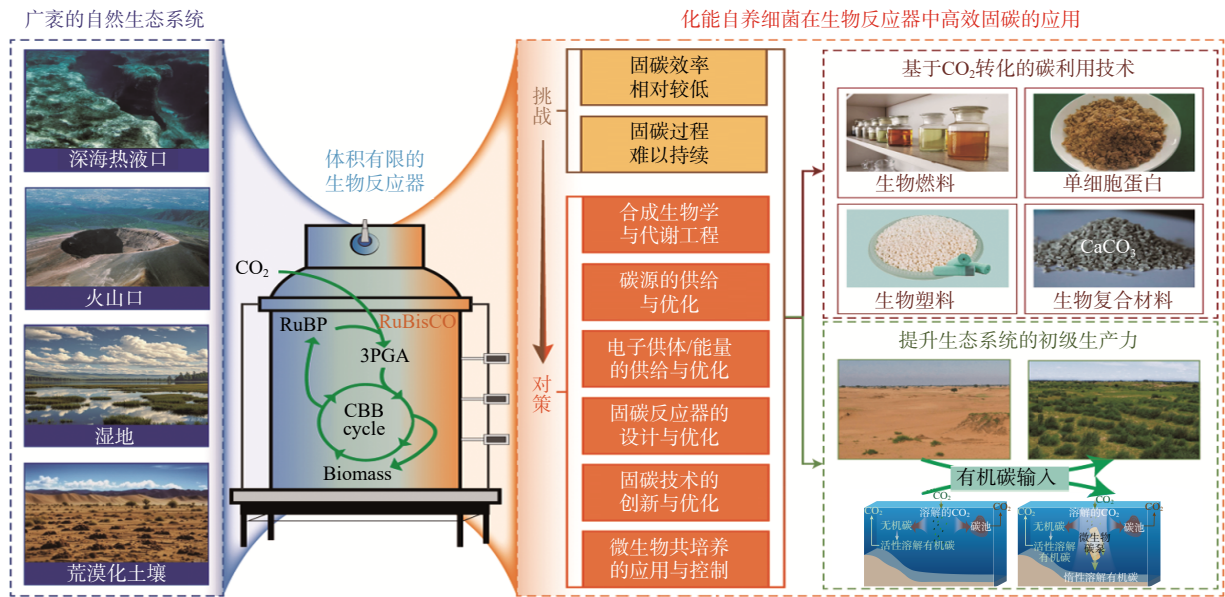


图 1 化能自养细菌在生物反应器中的高效固碳: 挑战、对策及应用前景

1 化能自养细菌在生物反应器中持续高效固碳所面临的挑战

化能自养细菌独特的碳代谢功能使其在生物反应器中固碳并将 CO₂ 转化为高附加值产物成为可能。但影响自养细菌可培养性的因素众多,自然生境下自养细菌细胞的生理状态、营养需求与生态系统中

其他生物和非生物因子的相互作用等,均制约着自养细菌细胞是否能够在人为控制条件下生长和繁殖。由于生物反应器体积的有限,一些在自然生境中影响较小的因素(如胞外有机代谢产物的浓度)将在反应器中被放大,从而影响化能自养细菌固碳过程的高效性和可持续性。因此,为了在人工条件下保持其固碳

的稳定和高效,必须考虑到不同于自然环境的所有工艺参数对化能自养细菌高密度培养的影响。

一般而言,所有细菌的生长速率取决于其内在本身的遗传特性及外在的环境条件(图2)。就内部因素而言,化能自养细菌通过氧化还原性物质获得能量和同化 CO_2 获得有机碳为合成细胞骨架提供能量和底物,所以其生长和固碳效率由蛋白质的合成速率和 CO_2 同化途径关键酶的表达活性和催化活性等因素所决定。以卡尔文循环(Calvin-Benson-Bassham cycle, CBB)为例,固碳关键酶 RuBisCO 催化羧化反应将 CO_2 转化为有机碳化合物,被认为是 CO_2 同化的限速步骤。虽然 RuBisCO 的 I、II 和 III 型参与固碳,但它们同化 CO_2 的速率相对较慢。且当 O_2 存在于反应体系中时, RuBisCO 难以区分 O_2 和 CO_2 ,即氧可以与 CO_2 竞争相同的结合位点进而抑制化能自养细菌的碳代谢^[5]。

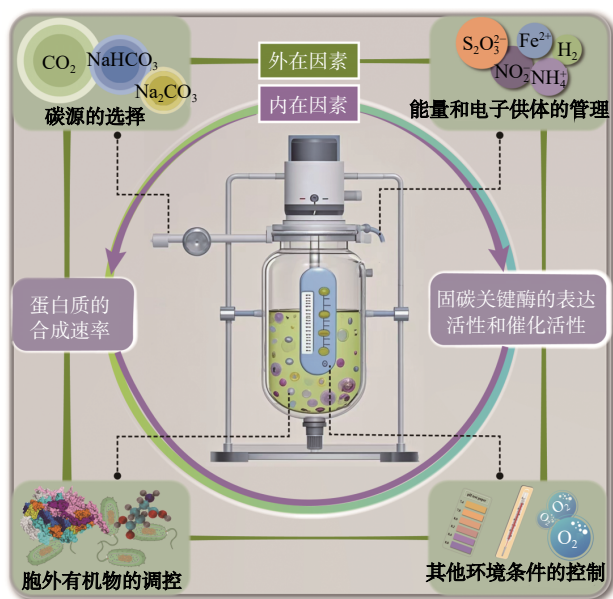


图2 限制化能自养细菌在生物反应器中高效固碳的因素

影响化能自养细菌的生长和固碳效率的环境因素除了传统的温度、pH 值、盐度等参数,还包括碳源、能量/电子供体的有效供给及有机代谢产物的积累^[6]。就碳源而言, CO_2 作为化能自养细菌的唯一碳源,其浓度和可用性是化能自养细菌在生物反应器中进行生物合成的重要限制因素。研究发现, CO_2 浓度升高会降低关键固碳酶基因的表达水平^[7]。此外,由于化能自养生物不能直接将气态 CO_2 运输到细胞中,

因此,确保气态 CO_2 在水相中的溶解至关重要^[8]。对于能够在高 CO_2 浓度下固碳的化能自养细菌来说,如何从工业废气或合成气中有效捕获、预处理和输送 CO_2 ,是工业应用中需要面临的挑战。

不同的电子供体(如 H_2 、 NO_2^- 、 NH_4^+ 、 S^{2-} 、 S^0 、 $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ 和 Fe^{2+} 等)也会影响化能自养细菌的能量代谢效率^[9]。高效的电子供体可以提高固碳效率,但其稳定供应与存储要求可能增加工业应用的复杂性。例如, H_2 作为氢氧化细菌的电子供体,在氧化过程中释放的能量明显高于其他无机电子供体/受体组合^[10],但 H_2 的储运存在安全隐患,且获取成本较高。Hu 等^[11]和 Wu 等^[12]发现在混合电子供体系统(S^{2-} 、 $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ 和 NO_2^-)中,非光合微生物菌群的 CO_2 固定效率显著提高,意味着构建一个适合固碳微生物菌群的混合电子供体系统可以获得更高的固碳效率。

由于化能自养细菌通常不能利用有机物,有机物的存在不仅抑制化能自养细菌生长,还会对其固碳过程产生负面影响。有研究证明,某些有机化合物可制约 CBB 循环中关键酶 RuBisCO 的合成^[13]。尽管某些兼性自养细菌可以在一定程度上同化特定有机化合物,但这种同化能力有限,并不能显著改善其固定 CO_2 的效率。值得注意的是,在生物反应器中易于控制外源有机物,但化能自养细菌仍能在其细胞内合成并释放胞外游离有机物(extracellular free organic carbon, EFOC)。这些溶解有机碳来自细胞内源呼吸过程中内含物的分解和细胞衰亡解体所释放的大分子有机物以及 CO_2 同化过程中的产物,且研究发现这些代谢产物对细胞生长没有有益帮助^[14]。尤其在生物反应器中培养化能自养细菌时,要求的细菌密度远高于自然环境,因此,细菌在 CO_2 同化过程中自身产生和积累的 EFOC 浓度必然较高,若未能及时分离反应器中的 EFOC,其积累将显著抑制化能自养细菌的固碳^[15]。因此,在人工系统中监控和管理有机物的浓度尤其是 EFOC 的积累,成为实现高细胞密度和高固碳效率的关键路径和瓶颈。

综上,在生物反应器中通过化能自养细菌实现高效稳定的固碳需要解决多重挑战,不仅需要对细菌内部的代谢过程进行优化,也需要强调在工业应用中外部反应条件的调控,主要包括碳源的选择、能量和电子供体的管理、有机物的影响以及整体环境条件的控

制。这些挑战需要通过生物技术手段和工程策略共同应对,以实现工业化规模的化能自养细菌高效固碳。

2 化能自养细菌在生物反应器中持续高效固碳的调控策略

2.1 合成生物学与代谢工程

合成生物学与代谢工程是提高化能自养细菌固碳效率的主要手段之一,目前基于合成生物学与代谢工程的调控主要集中在3个方面(图3):(1)对天然固碳途径的人工改造和优化。Liang等^[16]开发了一种基于活性筛选系统,以实现RuBisCO酶的定向进化,从而提高其羧化活性。此外,优化RuBisCO的CO₂/O₂选择性也是人工改造的另一策略,通过组装来自不同来源的RuBisCO大、小亚基,可以获得具有高CO₂/O₂

选择性的杂合RuBisCO酶^[17]。(2)利用天然固碳途径中的羧化酶或还原酶设计新的人工固碳途径。例如,Bar-Even等^[18]以固碳效率最高的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶为基础,计算获得的合成固碳途径的固碳效率比CBB循环高2~3倍。(3)寻找新的高效固碳酶以构建人工固碳途径。研究人员利用新酶设计创建了全新的生物固碳途径,包括以CO₂为底物合成乙醛酸的巴豆酰辅酶A/乙基丙二酰辅酶A/羟基丁酰辅酶A(crotonyl-coenzyme A(CoA)/ethylmalonyl-CoA/hydroxybutyryl-CoA, CETCH)循环^[19]和不依赖ATP生成乙酰辅酶A的合成乙酰辅酶A(Synthetic Acetyl-CoA, SACA)固碳途径^[20]。值得注意的是,凭借单一的优化方案提高固碳效率的效果是有限的,未来仍需合理设计多途径优化以提高工业应用中微生物固碳的效率。

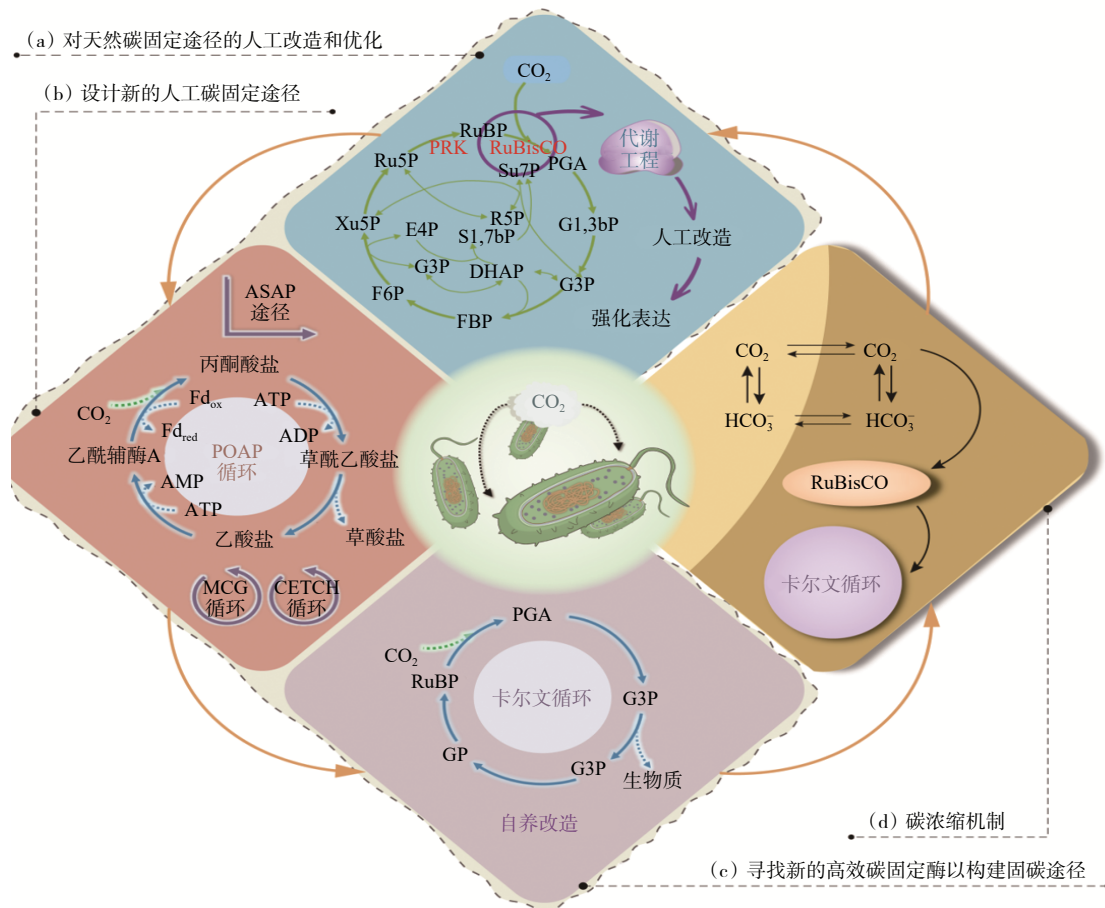


图3 合成生物学与代谢工程调控生物反应器中化能自养细菌固碳

此外,微生物内部的CO₂浓缩机制(CO₂-concentrating mechanism, CCM)是提高固碳酶催化速率的常

用策略^[21],目的在于克服CO₂在水中的低扩散速率和改善细胞内部固碳酶RuBisCO周围的CO₂浓度,从

而提高固碳效率。目前,在 CO_2 的生物固定中,CCM 系统的在化能自养细菌中改造和应用主要包括 2 个方面:(1) 无机碳传输系统的异源重建。提高酶性能的常见策略是增加底物浓度以提高催化速率,尤其是 CO_2 浓度。Xiao 等^[22]通过过表达 *Synechococcus sp.* PCC 7002 细菌中的碳酸氢盐转运蛋白基因 *bicA*,发现与对照菌株相比固碳效率提高了 59.3%。该研究预示了在固碳微生物中重建无机碳传输系统在提高固碳效率方面的有效性。(2) 羧基小体的工程改造。羧基体的独特结构和半渗透性使其在催化增强、酶保护和分子递送方面具备应用潜力,将酶掺入蛋白质壳中,以进行区室化和提高催化活性^[23]。构建含有固碳

酶、碳酸酐酶或其他酶的功能性人工羧基体以取代原始 RuBisCO,可能在未来进一步提高化能自养细菌的固碳效率。

2.2 碳源的供给与优化

与光能自养微生物相比,化能自养细菌在固碳方面的一个显著优势是它们对高 CO_2 浓度的耐受性^[6]。因此,在生物反应器中培养化能自养细菌需要对碳源进行管理(图 4)。空气中只有 $400 \mu\text{mol/mol}$ 的 CO_2 ,为增强生长培养基中 CO_2 的混合、溶解和运输,提出了 2 种方法:改善碳源的溶解度^[24];从其他来源收集/捕获 CO_2 ,如燃烧过程中的烟气^[25]、发酵副产品或空气,并将其引入生物反应器。

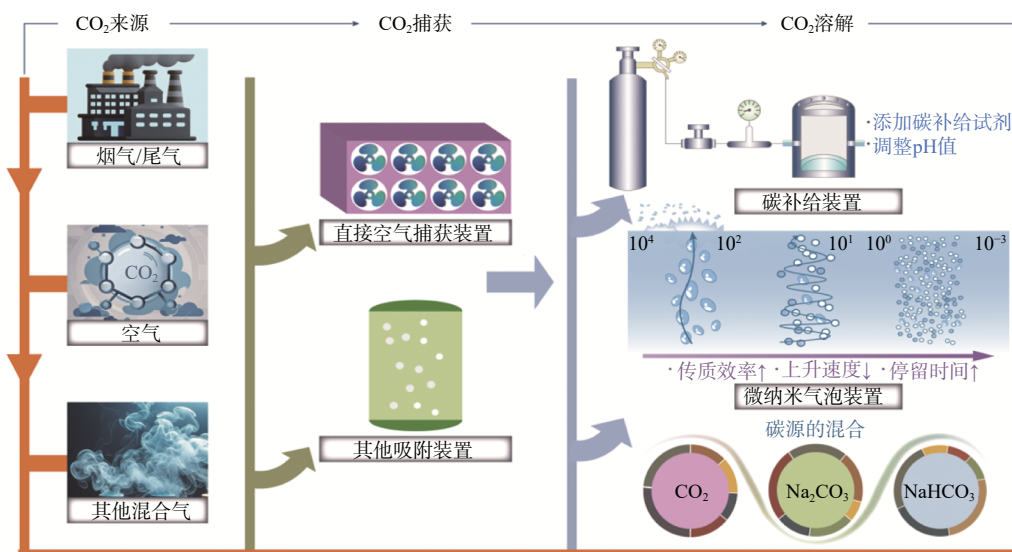


图 4 碳源优化以调控生物反应器中化能自养细菌固碳

首先,近年来捕获和浓缩 CO_2 的方法引起了广泛关注。直接空气捕获(direct air capture, DAC)技术可直接从环境中捕获 CO_2 ,再通过向捕获介质中引入能量可释放浓缩的 CO_2 ^[26]。Sillman 等^[27]评估了使用 DAC 生产微生物蛋白的潜力,发现利用空气捕获和可再生能源进行微生物蛋白生产所需的土地和水比大豆生产更少。然而,这种方法的技术和经济可行性需要仔细评估,尤其是考虑到大规模应用 DAC 所需的额外能量消耗和成本。此外,如果在废气进入固碳反应器之前保留 CO_2 并去除抑制细菌生长的杂质,可以低成本地增强细菌的固碳。一些化能自养细菌可以从烟气中的硫化物和氧化铁中获取能量,同时使用烟气中的 CO_2 作为碳源^[28]。然而,该方法仍面临包括提高气液传质效率和去除烟气中如 SO_2 、 NO_x 、 CH_3OH

和粉尘等抑制细菌生长的杂质技术在内的重重挑战^[29-30]。

其次,改善碳源溶解度的方法包括开发更高效的生物反应器、设计碳补给装置、调整 pH 值和添加碳补给试剂。Bao 等^[31]设计了一种原位碳补给系统,在开放式跑道池反应器中将平均 CO_2 吸收率和 CO_2 利用率分别提高到 86.2% 和 79.2%。Rosa 等^[32]发现,与 NaOH 相比,单乙醇胺可以将藻类液体中的总无机碳浓度提高一倍,并使生物质蛋白浓度增加 17%。微纳米气泡技术是一种取得显著进展的创新方法。该技术通过将气体驱入水中形成微纳米气泡,在水中气泡的收缩和溶解过程中实现过饱和状态^[33]。Guo 等^[34]利用该技术增强海洋微生物 *Sinomicrobium ocean* WH-15 的生长和代谢,观察到微纳米气泡通过增加

传质、降低氧化还原电位、增加无机碳源的可用性和减少胞外代谢物等机制促进了微生物的 CO_2 固定。

碳源的混合在构建包括化能自养菌的混合微生物培养中也至关重要。不同微生物可以被设计利用各种碳源,通过调节混合碳源的比例来控制共培养系统中不同菌株的比例^[35]。Wang 等^[36]从海水中分离出非光合微生物群体以进行固碳,并通过响应面法优化 Na_2CO_3 、 NaHCO_3 和 CO_2 的浓度和比例,提高了约 50% 的固碳效率。虽然各种碳酸盐或碳酸氢盐,如 MgCO_3 、 NaHCO_3 、 Na_2CO_3 和 CaCO_3 , 可以用作间接 CO_2 供体来调节混合碳源的比例^[37],但与使用工业排放和大气 CO_2 相比,添加这些化合物将显著增加材料成本。

2.3 电子供体/能量的供给与优化

充足的能量供应是提高化能自养细菌固碳效率的关键瓶颈。电子供体如 H_2 和无机盐向电子受体如氧气的电子转移主要依赖于微生物体内的还原能量供应。选择合适的电子供体对于微生物固碳至关重要,电子转移速率是限制其效率的关键因素。因此,有必要基于机制创新来优化电子供应方法(图 5)。

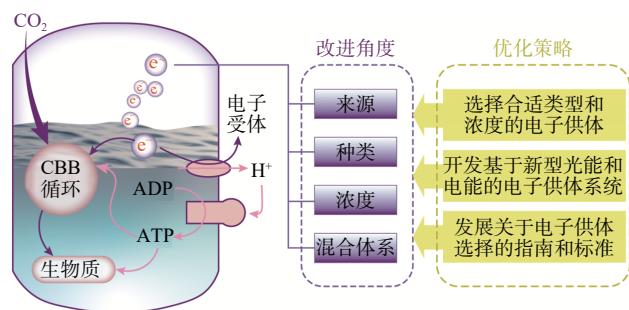


图 5 电子供体优化以调控生物反应器中化能自养细菌固碳

首先,选择合适类型和浓度的电子供体是关键,需基于动力学、成本、可用性、适用性、环境可持续性和潜在毒性等因素。研究表明,在低电子供体浓度下, *cbbL* 基因的转录效率低于高浓度。然而,超过某一浓度后,继续增加电子供体浓度并不会显著提高 *cbbL* 基因的转录效率。这表明高 CO_2 固定效率需要电子供体和受体之间的适配^[38]。潜在电子供体的可用性也高度依赖于反应系统的变化性质,包括 pH、温度、化学成分和存在的其他物质^[39]。此外,电子供体混合物可通过启用自养微生物群落协同利用 CO_2 、增加固碳基因(*cbbM* 和 *cbbL*)的丰度和表达来增强系统^[12]。

为了应对固碳过程中代谢还原力和能量供应不足的问题,可开发利用光能和电能的多种电子供体系统。Sakimoto 等^[40]和 Zhang 等^[41]设计了一个结合太阳能与无机材料用于化学合成的混合系统。在这个系统中,半导体纳米颗粒被沉积在表面,作为电子收集器,为化能自养的温热酵母供应电子以固定 CO_2 。此外,电子活性微生物可以通过胞外电子传递链或导电蛋白直接从阴极接受电子,提供固碳所需的还原力。例如,产乙酸菌 *Clostridium ljungdahlii* DSM 13528 可以直接接受阴极电子,使乙酸产生量增加 3 倍^[42]。材料科学和系统生物学的进步不断改进电子介质的性能、光能材料的转换效率以及生物系统的兼容性。结合元件(电子介质和电子传递器)和关键步骤(还原力保持和能量再生)的研究仍需进一步细化。

2.4 反应系统优化以消除积累的有机代谢产物的反馈抑制

就化能自养菌的固碳过程而言,将微生物反应过程与 EFOC 分离有利于化能自养细菌在有限体积的生物反应器中的持续固碳。研究人员不断探索新的生物技术方法来管理代谢物积累,这在工业应用和生物技术中具有重要的实际意义(图 6)。



图 6 调控胞外代谢产物以促进生物反应器中化能自养细菌固碳

分批培养是指在开始时添加培养基和细菌,在结

束时收获产品。然而,由于细菌分泌的有机代谢产物在体积有限的反应器中不断积累及其对细菌产生反馈抑制^[13],分批培养无法维持化能自养细菌的持续生长和固碳。相较而言,连续培养过程提供了更大的操作灵活性和更高的生产率,通过培养基的不断流入和输出使胞外积累的有机代谢产物浓度降低。然而,工业生产必须考虑培养基更换速度远高于细菌生长周期带来的细菌流失,因此考虑将连续流培养过程与截留细菌相结合。Zhang 等^[43]设计了一种连续流膜生物反应器使其在去除胞外有机代谢产物的同时通过膜组件截留随培养基流出的细菌,结果表明,膜反应器中累积的表观固碳效率是对照反应器的 3.24 倍。更进一步地,由于生命周期评估分析强调环境影响是未来集约化生产的一个重要问题,因此,在培养基流出过程中,有必要采用一些策略来回收培养基并回收潜在的副产品,以最大限度地减少对环境的影响。Wan 等^[44]开发了一种用于自动灌注细胞培养的反应器,该反应器可以有效分析营养物质、代谢产物和细胞浓度。该反应器系统在持续刷新生物反应器内培养基的同时去除使用过的培养基和细胞废物。通过提供降低培养基成本或优化培养基的策略来解决培养基成本的瓶颈问题,包括培养基回收新技术的开发、细胞代谢产生的废物的评估以及生长因子特性的改善等。

除了膜过滤之外,其他分离剂或技术也常用于生物反应与代谢物分离的结合过程中。可以采用如透析、吸附或特定树脂等技术来去除培养基中的抑制副产物。例如,去除发酵过程中产生的有机酸可以缓解对细菌培养的压力,允许持续生长^[45]。Fuchs 等^[46]发现,通过透析发酵从细胞悬浮液中去除抑制代谢物可以延长指数生长期并产生更高产量,细胞密度超过 190 g/L。此外,Zhao 等^[47]证明了使用低释放生物炭吸附化能自养细菌硫杆菌的胞外代谢物促进微生物生长 190%,增加 CO₂ 固定 29%。这些技术在去除胞外代谢物和增强细菌生长方面提供了显著的益处。技术的选择取决于具体的过程要求,包括成本、可扩展性和目标代谢物的性质。

除了物理分离胞外代谢物,共培养是一种有效的策略来消除此类反馈抑制。Kerckhof 等^[48]从 9 株甲烷氧化菌(methane-oxidizing bacteria, MOB)菌株和 19 株氢氧化细菌(hydrogen-oxidizing bacteria, HOB)

菌株中筛选出最优的共培养组合,其蛋白质浓度是单独 HOB 菌株生产量的 3.8 倍。Hu 等^[49]将 HOB 与异养微生物共培养,获得了生物量增加 20%,蛋白质增加 24%,必需氨基酸生产增加 28%。为了模拟环境中的微生物相互作用并促进培养,开发了专门的共培养反应器。例如,Burmølle 等^[50]创建了一种双层介质,与单层介质相比,产生的菌落多出 20%~40%。此外,Acosta 等^[51]将 MOB 和 HOB 的共培养与水电解和沼气发酵相结合,最终提高了 17%的蛋白质生产。在这种设置中,MOB 氧化 CH₄ 产生的 CO₂ 被送入 HOB。

在自然生态系统中,自养和异养微生物通常形成维持这些生态系统固碳功能的共生群落。然而,在生物反应器中复现这种共生关系仍具挑战性,需要进一步研究以提供科学依据。一些问题仍需进一步探明,例如,固碳是由整个微生物群落驱动的,还是自养和异养微生物共同协作的结果,抑或自养微生物起主导作用。此外,不同自养固碳途径对微生物群落综合作用的响应尚不清楚,还需要进一步研究以阐明共培养系统中化能自养菌和异养菌的碳同化机制,包括对固碳过程功能基因的分析——特别是基因组、转录组、蛋白组和代谢组分析,以全面探索潜在的新碳同化机制。

3 生物反应器中高密度培养的化能自养固碳细菌的应用前景

3.1 提升低有机碳输入生态系统的初级生产力

化能自养细菌广泛分布于各种生态系统中,表现出强大的环境适应性。它们能在火山喷口^[52]、深海^[53]和极地湖泊^[54]等植物无法生存的环境中生存,并积极参与 CO₂ 的同化过程。化能自养菌在 CO₂ 同化中的作用对于生物圈内的物质和能量流动至关重要,这凸显了它们在生态系统动态中的重要性。

深海化能自养固碳(dark carbon fixation, DCF)因其作为海洋食物网(包括水柱和沉积物)有机物的重要来源而备受关注^[55]。传统上,人们认为光能自养生物固碳是海洋生产力的主要方式,其在真光层产生的颗粒有机碳满足了深海无光区的能量需求^[56]。然而,近年来发现海洋生物对能量的需求超过了颗粒有机碳的能量输入,并且随着深度的增加,海洋能量收支

的不平衡变得更加明显^[57]。已有研究表明,海洋学家估计全球海洋化能自养碳固定总量约为 0.77 PgC/a,这表明,化能自养生物仍然可以与光自养生物竞争海洋透光层中溶解的无机碳,并进行有效的趋化自养碳固定^[58]。未来,随着海洋持续升温,海洋生产力与颗粒有机物输出通量可能减少。因此,向深海生物圈人工输入化能自养细菌来支持 DCF 可以补充透光层的能量输入的不足,增加细菌有机质对沉降颗粒有机物输出通量的贡献和与之相关的难降解溶解有机质生产和输出。

土壤是陆地生态系统中最大的碳库,也是地表生态系统中最高效的碳库之一。研究表明,化能自养菌能够利用 CO₂ 作为碳源合成自身营养物质,对土壤固碳有重要贡献^[59]。标记实验直接追踪固定的 CO₂ 到土壤有机碳(soil organic carbon, SOC),表明沙漠土壤吸收的大气 CO₂ 中近 4% 被合并到 SOC 中,这支持了微生物 CO₂ 同化在沙漠土壤中 SOC 形成的作用^[60]。此外,土壤中的自养微生物在低养分条件下往往表现出更高的净固碳率^[61]。适应贫营养环境、干旱和极端温度的化能自养细菌通过固碳合成有机物,从而缓解了主要异养微生物的环境胁迫^[62]。通过研究微生物同化碳在土壤碳库中的转化过程和稳定机制,可将碳同化微生物在土壤 CO₂ 同化过程中的贡献定量化,在此基础上,可以采取一系列人工手段提升微生物介导的土壤碳过程,采取合理有效的措施提升土壤有机碳含量和土壤生产力功能,为农业生产增收增益。

综上,化能自养细菌的固碳潜力对于稳定海洋内部、沙漠土壤和其他低有机碳输入生态系统的碳循环至关重要。理论上,将固定的无机碳转化为有机生物聚合物可以增强整体固碳。通过人工引入化能自养细菌以增强微生物有机物输入,低有机碳输入生态系统的初级生产力可以有效恢复。然而,化能自养菌在生态系统中固碳的应用大多是基于基因组预测或实验室规模实验推测的,尚未通过现场实验验证。化能自养菌对异养过程、初级社区的微生物动态以及生态系统中微生物食物网的形成和演替的影响尚不清楚。未来的研究应结合现代技术,如异源表达、蛋白质组学和代谢组学,以确定化能自养菌在现场碳转换的活性和速率。同时,在实验室中分离和构建合适的化能自养菌并测试其生态潜力至关重要。

3.2 基于 CO₂ 生物转化的高价值产品生产

碳利用技术涉及将废弃的 CO₂ 转化为有价值的有机物质,如化学品和燃料,从而显著减少 CO₂ 排放。来自各种人为来源的排放物为生产多种化学品提供了低成本的原料^[63-64]。这项技术可以分为化学、物理和生物方法。化学和物理方法受到分离、运输和利用成本等因素的限制,生物方法因其更加可持续和经济的特点而备受关注(图 7)。

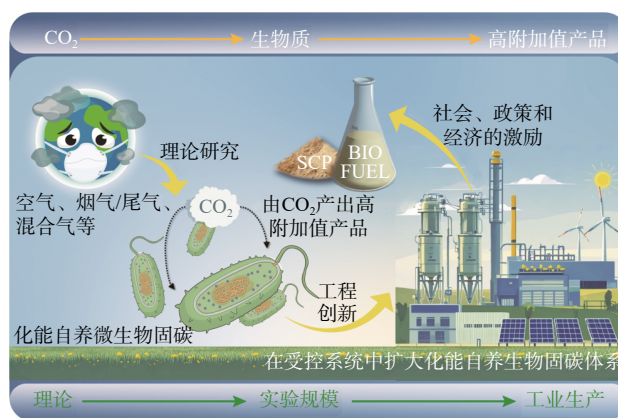


图 7 生物反应器中化能自养细菌的碳捕获和利用:
从概念验证到工业规模应用

将生物燃料生产与生物固碳集成是一种新兴策略,有可能实现负 CO₂ 排放^[65-66]。脂肪酸的组成对于生产高质量的生物柴油至关重要。Bharti 等^[67]研究表明, *Serratia sp.* ISTD04 在以浓缩 CO₂ 为碳源培养时,其细菌培养滤液中产生了 466 mg/L 的细胞外脂质,且干生物量中包含 64.7% 的细胞内脂质。同样,在半连续生物反应器中培养的 *Halomonas stevensii* 的产物通过气相色谱-质谱法进行了定性分析,结果表明, C8-C27 的脂肪醇是 *Halomonas stevensii* 通过细胞内 CO₂ 同化的主要代谢产物,表明其有替代基于椰子油的脂肪醇生产过程的潜力^[68]。

除了生物燃料,单细胞蛋白(single cell protein, SCP)因其高蛋白含量和营养价值越来越受到关注。世界经济论坛第十五届新领军者年会(夏季达沃斯论坛)发布年度《十大新兴技术报告》,其中就包括碳捕获微生物和牲畜饲料蛋白替代技术^[69]。目前,大多数 SCP 是由异养细菌生产的,这些细菌以碳水化合物、脂类或如 CH₄ 和 CH₃OH 等底物生长,在此过程中会导致 CO₂ 的产生。相较而言,化能自养细菌的 CO₂ 同化能力使其成为真正可持续 SCP 生产的最佳候选者,

通过化能自养细菌将 CO_2 转化为 SCP 可以为农业提供可持续的解决方案。目前, *Clostridium ethanolicus* 生产的微生物蛋白已用于动物饲料, 并有望成为新型替代食品蛋白, 但需要在生产过程中加入核酸去除步骤^[70]。氢氧化细菌还可以通过在生物反应器中利用水电解产生的 H_2 作为能源生产单细胞蛋白^[71-72]。然而, 这些细菌的生长和培养需要持续的氢气供应, 存在风险且生产成本低。何环等^[73]的研究指出, 在单质硫中生长的细胞及分离得到的胞外蛋白中富含巯基的蛋白含量明显增加, 这表明硫氧化细菌可能是一种潜在的高质量蛋白的生产者。因此, 通过化能自养细菌高效转化 CO_2 为单细胞蛋白是值得关注的新的应用方向, 进一步研究可从高效菌株的选择、自养微生物蛋白生产的影响因素和机制, 以及调控和优化转化过程等关键领域展开。

综上, 收获的化能自养细菌生物量可以用于生产高附加值产品, 代替现有的商业产品, 从而减少对合成材料的依赖。然而, 在工业规模上使用这些生物进行碳利用仍然面临一系列挑战, 如生物量产量低、高生物反应器维护成本以及从生物量中收获和提取材料的费用等。此外, 消费者的接受度显著影响生产过程的经济可行性, 对于生物产品的有效商业化至关重要。

4 结论与展望

化能自养细菌通过将无机碳转化为有机碳从而参与全球碳循环过程。将其固碳特性于工业规模加以应用具有可观的生态和经济效益, 但这就不得不考虑在生物反应器中高密度培养细菌面临的一系列挑战。一个长期目标是根据合成生物学原则驯化新的宿主进行代谢工程, 以创建完全高效的细胞工厂。实验实施还需要测试不同系统的控制方案以减少环境影响并提高能源资源效率, 这包括优化营养来源和削弱代谢产物的反馈抑制。富集化能自养细菌不仅可以利用温室气体作为碳源, 收获的菌体还可还至低有机物输入的生态系统以提高其初级生产力, 也可用于炼制高价值产品以抵消固碳成本并产生经济效益。

期望未来整合得到验证的技术和方法, 克服在生物反应器中培养化能自养细菌的瓶颈, 开发评估碳转

化产品经济价值的标准, 并进行全面的固碳核算和生命周期评估。同时, 生物技术工程必须解决生产力、安全性和资本强度等问题, 通过新的生产策略开发用于化能自养细菌的 CO_2 捕获和转化的新系统。此外, 应补充选择绿色资源再生技术, 并构建适合高附加值产品的应用场景, 以支持高效碳回收和增值利用的低碳范式的发展。

参考文献(References)

- [1] 蔡韬, 刘玉万, 朱蕾蕾, 等. 二氧化碳人工生物转化[J]. 生物工程学报, 2022, 38(11): 4101-4114.
- [2] Kumar M, Morya R, Gnansounou E, et al. Characterization of carbon dioxide concentrating chemolithotrophic bacterium *Serratia* sp. ISTD04 for production of biodiesel[J]. Biore-source Technology, 2017, 243: 893-897.
- [3] Hicks N, Vik U, Taylor P, et al. Using prokaryotes for carbon capture storage[J]. Trends in Biotechnology, 2017, 35(1): 22-32.
- [4] Beudeker R F, Gottschal J C, Kuenen J G. Reactivity versus flexibility in thiobacilli[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 1982, 48(1): 39-51.
- [5] Liu X T, Li L Q, Zhao G, et al. Optimization strategies for CO_2 biological fixation[J]. Biotechnology Advances, 2024, 73: 108364.
- [6] 王佳, 赵晓迪, 胡佳俊, 等. 非光合自养微生物固定 CO_2 的影响因素及增效策略[J]. 上海大学学报(自然科学版), 2024, 30(2): 191-207.
- [7] Esparza M, Jedlicki E, González C, et al. Effect of CO_2 concentration on uptake and assimilation of inorganic carbon in the extreme acidophile *Acidithiobacillus ferrooxidans*[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 603.
- [8] García G M, Márquez G M A, Moreno H C X. Characterization of bacterial diversity associated with calcareous deposits and drip-waters, and isolation of calcifying bacteria from two Colombian mines[J]. Microbiological Research, 2016, 182: 21-30.
- [9] Labrenz M, Jost G, Pohl C, et al. Impact of different *in vitro* electron donor/acceptor conditions on potential chemolithoautotrophic communities from marine pelagic redoxclines[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(11): 6664-6672.
- [10] Lauterbach L, Liu J, Horch M, et al. The Hydrogenase Subcomplex of the NAD^+ -Reducing[NiFe]Hydrogenase from *Ralstonia eutropha*-Insights into Catalysis and Redox Interconversions[J]. European Journal of Inorganic Chemistry, 2011, 2011(7): 1067-1079.

- [11] Hu J J, Wang L, Zhang S P, et al. Optimization of electron donors to improve CO₂ fixation efficiency by a non-photosynthetic microbial community under aerobic condition using statistical experimental design[J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101(18): 7062–7067.
- [12] Wu S, Xi X F, Fu X H, et al. Mixed electron donors synergistically enhance CO₂ fixation of non-photosynthetic microorganism communities through optimizing community structure to promote cbb gene transcription[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2021, 28(13): 16368–16379.
- [13] Hu J J, Wang L, Zhang S P, et al. Inhibitory effect of organic carbon on CO₂ fixing by non-photosynthetic microbial community isolated from the ocean[J]. *Bioresource Technology*, 2011, 102(14): 7147–7153.
- [14] Aquino S F, Stuckey D C. Soluble microbial products formation in anaerobic chemostats in the presence of toxic compounds[J]. *Water Research*, 2004, 38(2): 255–266.
- [15] Guo J F, Xiao H H, Zhang J B, et al. Characterization of highly stable biochar and its application for removal of phenol[J]. *Biomass Conversion and Biorefinery*, 2024, 14(12): 13311–13321.
- [16] Liang F Y, Englund E, Lindberg P, et al. Engineered cyanobacteria with enhanced growth show increased ethanol production and higher biofuel to biomass ratio[J]. *Metabolic Engineering*, 2018, 46: 51–59.
- [17] Ishikawa C, Hatanaka T, Misoo S, et al. Functional incorporation of *Sorghum* small subunit increases the catalytic turnover rate of Rubisco in transgenic rice[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1603–1611.
- [18] Bar-Even A, Noor E, Lewis N E, et al. Design and analysis of synthetic carbon fixation pathways[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(19): 8889–8894.
- [19] Schwander T, Schada Von Borzyskowski L, Burgener S, et al. A synthetic pathway for the fixation of carbon dioxide *in vitro*[J]. *Science*, 2016, 354(6314): 900–904.
- [20] Lu X Y, Liu Y W, Yang Y Q, et al. Constructing a synthetic pathway for acetyl-coenzyme A from one-carbon through enzyme design[J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 1378.
- [21] 陶雨萱, 郭亮, 高聪, 等. 代谢工程改造微生物固定二氧化碳研究进展[J]. *化工进展*, 2023, 42(1): 40–52.
- [22] Xiao M Y, Zhu X N, Bi C H, et al. Improving succinate productivity by engineering a cyanobacterial CO₂ concentrating system (CCM) in *Escherichia coli*[J]. *Biotechnology Journal*, 2017, 12(9). DOI: 10.1002/biot.201700199.
- [23] Li T P, Jiang Q Y, Huang J F, et al. Reprogramming bacterial protein organelles as a nanoreactor for hydrogen production[J]. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 5448.
- [24] Ataeian M, Liu Y H, Canon-Rubio K A, et al. Direct capture and conversion of CO₂ from air by growing a cyanobacterial consortium at pH up to 11.2[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2019, 116(7): 1604–1611.
- [25] Leung D Y C, Caramanna G, Maroto-Valer M M. An overview of current status of carbon dioxide capture and storage technologies[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2014, 39: 426–443.
- [26] 廖昌建, 张可伟, 王晶, 等. 直接空气捕集二氧化碳技术研究进展[J]. *化工进展*, 2024, 43(4): 2031–2048.
- [27] Sillman J, Nygren L, Kahiluoto H, et al. Bacterial protein for food and feed generated via renewable energy and direct air capture of CO₂: Can it reduce land and water use?[J]. *Global Food Security*, 2019, 22: 25–32.
- [28] 徐瑛, 孙永明, 袁振宏, 等. 生物燃气生物脱硫技术研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(2): 328–335.
- [29] Wang Z Y, Cheng J, Zhang X D, et al. Metabolic pathways of *Chlorella sp.* cells induced by exogenous spermidine against nitric oxide damage from coal-fired flue gas[J]. *Bioresource Technology*, 2021, 328: 124827.
- [30] Wang Z Y, Cheng J, Zhang X D, et al. Spermidine protects *Chlorella sp.* from oxidative damage caused by SO₂ in flue gas from coal-fired power plants[J]. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, 2020, 8(40): 15179–15188.
- [31] Bao Y L, Liu M, Wu X, et al. *In situ* carbon supplementation in large-scale cultivations of *Spirulina platensis* in open raceway pond[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2012, 17(1): 93–99.
- [32] Da Rosa G M, Moraes L, Da Rosa A Z D S M, et al. *Spirulina* cultivation with a CO₂ absorbent: Influence on growth parameters and macromolecule production[J]. *Bioresource Technology*, 2016, 200: 528–534.
- [33] Patel A K, Singhanian R R, Chen C W, et al. Advances in micro- and nano bubbles technology for application in biochemical processes[J]. *Environmental Technology & Innovation*, 2021, 23: 101729.
- [34] Guo J F, Wang X Y, Li T Z, et al. Effect of micro-nanobubbles with different gas sources on the growth and metabolism of chemoautotrophic microorganisms[J]. *Process Biochemistry*, 2023, 126: 117–124.
- [35] Liu Y Q, Tu X H, Xu Q, et al. Engineered monoculture and co-culture of methylotrophic yeast for *de novo* production of monacolin J and lovastatin from methanol[J]. *Metabolic Engineering*, 2018, 45: 189–199.
- [36] Wang Y N, Wang L, Shan Y N, et al. Optimization of inorganic carbon sources to improve the carbon fixation efficiency of the non-photosynthetic microbial community with different electron donors[J]. *Environmental Technology*,

- 2015, 36(9–12): 1246–1255.
- [37] Tan J P, Luthfi A A I, Manaf S F A, et al. Incorporation of CO₂ during the production of succinic acid from sustainable oil palm frond juice[J]. *Journal of CO₂ Utilization*, 2018, 26: 595–601.
- [38] Zhang S W, Wang Y N, Wang L, et al. Role of electron donor in CO₂ fixation of chemoautotrophic bacteria and its preconditions: Verification in *Alcaligenes hydrogenophilus* [J]. *Enzyme and Microbial Technology*, 2018, 118: 37–43.
- [39] Di Capua F, Pirozzi F, Lens P N L, et al. Electron donors for autotrophic denitrification[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2019, 362: 922–937.
- [40] Sakimoto K K, Wong A B, Yang P D. Self-photosensitization of nonphotosynthetic bacteria for solar-to-chemical production[J]. *Science*, 2016, 351(6268): 74–77.
- [41] Zhang R T, He Y, Yi J, et al. Proteomic and metabolic elucidation of solar-powered biomanufacturing by bio-abiotic hybrid system[J]. *Chem*, 2020, 6(1): 234–249.
- [42] Li Z D, Xiong W, Tremolet de Villers B J, et al. Extracellular electron transfer across bio-nano interfaces for CO₂ electroreduction[J]. *Nanoscale*, 2021, 13(2): 1093–1102.
- [43] Zhang S W, Wang L, Fu X H, et al. A continuous flow membrane bio-reactor releases the feedback inhibition of self-generated free organic carbon on cbb gene transcription of a typical chemoautotrophic bacterium to improve its CO₂ fixation efficiency[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 761: 143186.
- [44] Wan B Y, Patel M, Zhou G, et al. Robust platform for inline Raman monitoring and control of perfusion cell culture[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2024, 121(5): 1688–1701.
- [45] Punia Bangar S, Suri S, Trif M, et al. Organic acids production from lactic acid bacteria: A preservation approach[J]. *Food Bioscience*, 2022, 46: 101615.
- [46] Fuchs C, Köster D, Wiebusch S, et al. Scale-up of dialysis fermentation for high cell density cultivation of *Escherichia coli*[J]. *Journal of Biotechnology*, 2002, 93(3): 243–251.
- [47] Zhao X D, Liu Y D, Xie L, et al. Biochar promotes microbial CO₂ fixation by regulating feedback inhibition of metabolites[J]. *Bioresource Technology*, 2024, 406: 130990.
- [48] Kerckhof F M, Sakarika M, Van Giel M, et al. From biogas and hydrogen to microbial protein through co-cultivation of methane and hydrogen oxidizing bacteria[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2021, 9: 733753.
- [49] Hu X N, Vandamme P, Boon N. Co-cultivation enhanced microbial protein production based on autotrophic nitrogen-fixing hydrogen-oxidizing bacteria[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2022, 429: 132535.
- [50] Burmølle M, Johnsen K, Abu Al-Soud W, et al. The presence of embedded bacterial pure cultures in agar plates stimulate the culturability of soil bacteria[J]. *Journal of Microbiological Methods*, 2009, 79(2): 166–173.
- [51] Acosta N, Sakarika M, Kerckhof F M, et al. Microbial protein production from methane via electrochemical biogas upgrading[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2020, 391: 123625.
- [52] Nanba K, King G M, Dunfield K. Analysis of facultative lithotroph distribution and diversity on volcanic deposits by use of the large subunit of ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(4): 2245–2253.
- [53] Tourova T P, Kovaleva O L, Sorokin D Y, et al. Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase genes as a functional marker for chemolithoautotrophic halophilic sulfur-oxidizing bacteria in hypersaline habitats[J]. *Microbiology*, 2010, 156(Pt 7): 2016–2025.
- [54] Kong W D, Ream D C, Priscu J C, et al. Diversity and expression of RubisCO genes in a perennially ice-covered Antarctic lake during the polar night transition[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(12): 4358–4366.
- [55] 焦念志, 戴民汉, 翦知潜, 等. 海洋储碳机制及相关生物地球化学过程研究策略[J]. *科学通报*, 2022, 67(15): 1600–1606.
- [56] Baltar F, Aristegui J, Gasol J M, et al. Evidence of prokaryotic metabolism on suspended particulate organic matter in the dark waters of the subtropical North Atlantic[J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(1): 182–193.
- [57] Nguyen T T H, Zakem E J, Ebrahimi A, et al. Microbes contribute to setting the ocean carbon flux by altering the fate of sinking particulates[J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 1657.
- [58] Middelburg J J. Chemoautotrophy in the ocean[J]. *Geophysical Research Letters*, 2011, 38(24), doi: 10.1029/2011GL049725.
- [59] 程澳琪, 康卫华, 李为, 等. 岩溶区土壤微生物驱动的自养固碳过程与机制研究进展[J]. *微生物学报*, 2021, 61(6): 1525–1535.
- [60] Liu Z, Sun Y F, Zhang Y Q, et al. Metagenomic and ¹³C tracing evidence for autotrophic atmospheric carbon absorption in a semiarid desert[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 156–166.
- [61] Zhao K, Kong W D, Wang F, et al. Desert and steppe soils exhibit lower autotrophic microbial abundance but higher atmospheric CO₂ fixation capacity than meadow soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127: 230–238.
- [62] 赵康, 张磊, 李凯凯, 等. 干旱区土壤自养微生物研究进展[J]. *中国沙漠*, 2022, 42(5): 177–186.
- [63] Cuéllar-Franca R M, Azapagic A. Carbon capture, storage

- and utilisation technologies: A critical analysis and comparison of their life cycle environmental impacts[J]. Journal of CO₂ Utilization, 2015, 9: 82–102.
- [64] Mikkelsen M, Jørgensen M, Krebs F C. The teraton challenge. A review of fixation and transformation of carbon dioxide[J]. Energy & Environmental Science, 2010, 3(1): 43–81.
- [65] Koytsoumpa E I, Magiri-Skouloudi D, Karellas S, et al. Bioenergy with carbon capture and utilization: A review on the potential deployment towards a European circular bioeconomy[J]. Renewable and Sustainable Energy Reviews, 2021, 152: 111641.
- [66] Singh J, Thakur I S. Evaluation of cyanobacterial endolith *Leptolyngbya* sp. ISTCY101, for integrated wastewater treatment and biodiesel production: A toxicological perspective[J]. Algal Research, 2015, 11: 294–303.
- [67] Bharti R K, Srivastava S, Thakur I S. Extraction of extracellular lipids from chemoautotrophic bacteria *Serratia* sp. ISTD04 for production of biodiesel[J]. Bioresource Technology, 2014, 165: 201–204.
- [68] Mishra S, Pahari S, Siva K, et al. Investigation on CO₂ bio-mitigation using *Halomonas stevensii* in laboratory scale bioreactor: Design of downstream process and its economic feasibility analysis[J]. Journal of CO₂ Utilization, 2018, 24: 274–286.
- [69] 夏季达沃斯论坛发布解决全球挑战的十大新兴技术[J]. 信息系统工程, 2024(7): 2.
- [70] Jones S W, Karpol A, Friedman S, et al. Recent advances in single cell protein use as a feed ingredient in aquaculture[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2020, 61: 189–197.
- [71] Liu C, Colón B C, Ziesack M, et al. Water splitting–biosynthetic system with CO₂ reduction efficiencies exceeding photosynthesis[J]. Science, 2016, 352(6290): 1210–1213.
- [72] Yu J. Bio-based products from solar energy and carbon dioxide[J]. Trends in Biotechnology, 2014, 32(1): 5–10.
- [73] 何环, 夏金兰, 彭安安, 等. 嗜酸硫氧化细菌作用下元素硫化学形态的研究进展[J]. 中国有色金属学报, 2008, 18(6): 1143–1151.

Efficient carbon fixation by chemoautotrophic bacteria in bioreactor: Challenges, strategies and application prospects

ZHAO Xiaodi¹, XIE Li¹, WANG Lei^{1,2*}

1. State Key Laboratory of Pollution Control and Resource Research, College of Environmental Science and Engineering, Tongji University, Shanghai 200092, China

2. College of Civil Engineering and Architecture, Xinjiang University, Urumqi 830017, China

Abstract Biological carbon fixation is crucial to the Earth's carbon cycle and is one of the effective ways to transform CO₂ and manage carbon emissions. Chemoautotrophs, with their unique metabolic strategies and environmental adaptability, play an important role in this process. They are able to convert CO₂ into valuable organic products, solving the problem of limited CO₂ utilization. However, the carbon fixation potential of chemoautotrophs in controlled systems has not been fully explored. This review illustrates the possible challenges of stable culture of chemoautotrophic bacteria in bioreactor. Based on this, a series of physical, chemical and biological methods are proposed to regulate the carbon metabolism of chemoautotrophic bacteria and improve their carbon fixation efficiency. Further, the application prospects of chemoautotrophic carbon fixation in controlled systems are expected, including improving the primary productivity of natural ecosystems, reducing carbon emissions in specific sites, and producing high-value microbial by-products. This review highlights the advantages and challenges of these applications, providing important insights into carbon capture, fixation and conversion by chemoautotrophs.

Keywords chemoautotrophic bacteria; bioreactor; biological carbon fixation; regulation strategy; application prospect ●



(责任编辑 赵庆圆)