



厌氧氨氧化菌驱动脱氮途径的研究进展

苏雷¹, 向韬^{2*}, 李倩倩¹, 马哲¹

1 沈阳城市建设学院市政与环境工程学院, 辽宁 沈阳 110167

2 沈阳建筑大学市政与环境工程学院, 辽宁 沈阳 110168

苏雷, 向韬, 李倩倩, 马哲. 厌氧氨氧化菌驱动脱氮途径的研究进展[J]. 微生物学报, 2023, 63(4): 1379-1391.

SU Lei, XIANG Tao, LI Qianqian, MA Zhe. Pathways of denitrification driven by anaerobic ammonia-oxidizing bacteria[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(4): 1379-1391.

摘要: 厌氧氨氧化菌(anaerobic ammonia-oxidizing bacteria, AnAOB)的代谢多样性, 使得该菌群能够在海洋、湿地和陆地等不同的自然生态系统中广泛分布, 甚至在一些极热和极寒环境中也检测到了该菌群的存在。本文回顾并总结了厌氧氨氧化菌在不同生态系统中的发现、分布及脱氮贡献等方面的研究, 分析了厌氧氨氧化菌分布的主要环境影响因素。该综述将帮助我们更好地理解全球氮循环中厌氧氨氧化菌的实际角色和功能, 并基于厌氧氨氧化(anaerobic ammonia oxidation, anammox)过程, 探究能与其进行协作的新型生物脱氮工艺, 以期为这些工艺的研发和推广提供生态学基础和新的思考, 从而实现脱氮工艺的技术变革。

关键词: 厌氧氨氧化菌; 生物脱氮; 自然生态系统

资助项目: 辽宁省教育厅科学研究项目(LJKZ1364); 沈阳城市建设学院科研发展基金(XKJ2021Q20)

This work was supported by the Scientific Research Project of the Educational Department of Liaoning Province (LJKZ1364) and the Scientific Research and Development Fund of Shenyang Urban Construction University (XKJ2021Q20).

*Corresponding author. E-mail: 176929027@stu.hit.edu.cn

Received: 2022-09-17; Accepted: 2022-11-08; Published online: 2022-11-11

Pathways of denitrification driven by anaerobic ammonia-oxidizing bacteria

SU Lei¹, XIANG Tao^{2*}, LI Qianqian¹, MA Zhe¹

¹ School of Municipal and Environmental Engineering, Shenyang Urban Construction University, Shenyang 110167, Liaoning, China

² School of Municipal and Environmental Engineering, Shenyang Jianzhu University, Shenyang 110168, Liaoning, China

Abstract: The metabolic diversity of anaerobic ammonia-oxidizing bacteria (AnAOB) allows them to widely distribute in different natural ecosystems such as oceans, wetlands, and land, which are even detected in some extremely hot and cold environments. In this review, the discovery, distribution, and denitrification contribution of anaerobic ammonia-oxidizing bacteria in different ecosystems were reviewed and summarized, and the main environmental factors affecting their distribution were analyzed as well. This review may help us understand the real role and function of anaerobic ammonia-oxidizing bacteria better in the global nitrogen cycle. Based on the anaerobic ammonia oxidation (anammox) process, this paper explored novel biological nitrogen removal processes that could cooperate with it, to provide an ecological basis and new ideas for the promotion and development of the processes, thereby realizing the technological transformation of denitrification process.

Keywords: anaerobic ammonia-oxidizing bacteria; biological denitrification; natural ecosystem

氮循环是自然系统中生物地球循环的重要组成部分。自然生态系统中,氮的基本存在形式有氮气、有机氮化物、无机氮化物等,它们在微生物的作用下相互转化。厌氧氨氧化菌(anaerobic ammonia-oxidizing bacteria, AnAOB)主导的厌氧氨氧化(anaerobic ammonia oxidation, anammox)过程在氮循环中发挥着重要作用,能够将氨氮和亚硝态氮直接转换成氮气,该途径比硝化-反硝化过程更快捷,是产生氮气的新途径。荷兰内梅亨大学的 Kuypers 团队最早在黑海深水层中发现了该菌群^[1],随后该菌群在其他厌氧或缺氧环境中相继被发现,如厌氧水体盆地^[2]、海洋冰块^[3]、红树林地带^[4]、淡水底泥^[5]、淡水湖^[6]、氧极小值区域^[7]。更有趣的是,在一些极

热环境,如海底热泉^[8]及石油开采地^[9]中也发现了 AnAOB 的存在。由于 AnAOB 的生长代谢特性十分多样,菌群能够适应上述不同的环境,甚至是不利于微生物增殖的极端环境。本文介绍了 AnAOB 的分类,并分别从海洋、湿地、陆地、极端生态环境的自然系统,总结了 AnAOB 菌属的发现、分布及环境影响因素,并进一步分析了不同自然系统中 anammox 过程的脱氮贡献率及脱氮途径。相较于传统生物脱氮工艺,厌氧氨氧化过程能够节省大量能源,降低剩余污泥量和温室气体产量,是未来新型生物脱氮工艺的核心组成,该综述能够为新型生物脱氮工艺在低温等不利环境下的应用提供新的思考。

1 厌氧氨氧化菌的分类

AnAOB 属于浮霉菌目, 除了海洋、淡水、陆地等自然生态系统中, 在一些特殊生态系统中同样发现了它的存在, 近年来在一些非自然生态系统中也发现了一些新的菌种。在 *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (2004 版) 中收录的 AnAOB 共有 5 属 8 种, 但是随着新的 AnAOB 菌种不断发现, 迄今为止, 收录的 AnAOB 增加到了 6 属 24 种, 均属于腐霉状菌门, 主要菌属和菌种的情况如表 1 所示。

2 海洋生态系统中的厌氧氨氧化菌

AnAOB 在海洋生态系统中的发现, 解决了一直困扰学者多年的“海洋谜题”。研究人员在不同区域的海底沉积物中发现了 *Candidatus Scalindua* 属^[31-32], 他们认识到除了反硝化菌以外, 厌氧氨氧化菌也为氮气的产生做出了较大贡献。进一步的研究结果表明, 海洋生态系统中厌氧氨氧化过程(主要菌属为 *Scalindua*)产生的氮气可以达到全球海洋氮气产生量的 1/2-1/3^[31],

表 1 厌氧氨氧化菌的种群及发现来源

Table 1 Population and discovery source of anaerobic ammonia oxidizing bacteria

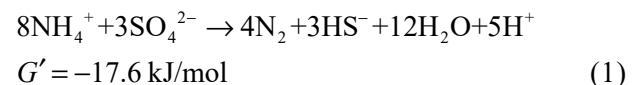
Genus	Species	Source	References
<i>Candidatus Brocadia</i>	<i>Candidatus Brocadia anammoxidans</i>	Wastewater	[10]
	<i>Candidatus Brocadia fulgida</i>	Simulated wastewater	[11]
	<i>Candidatus Brocadia sinica</i>	Simulated wastewater	[12]
	<i>Candidatus Brocadia brasiliensis</i>	Simulated wastewater	[13-14]
	<i>Candidatus Brocadia caroliniensis</i>	Wastewater	[15]
	<i>Candidatus Brocadia sapporoensis</i>	Simulated wastewater	[16]
<i>Candidatus Kuenenia</i>	<i>Candidatus Kuenenia stuttgartiensis</i>	Wastewater	[17]
<i>Candidatus Scalindua</i>	<i>Candidatus Scalindua sinooifield</i>	Oil field	[18]
	<i>Candidatus Scalindua zhenghei</i>	Seawater	[14]
	<i>Candidatus Scalindua richardsii</i>	Seawater	[15]
	<i>Candidatus Scalindua brodae</i>	Wastewater	[19]
	<i>Candidatus Scalindua wagneri</i>	Wastewater	[19]
	<i>Candidatus Scalindua sorokinii</i>	Seawater	[20]
	<i>Candidatus Scalindua arabica</i>	Seawater	[21-22]
	<i>Candidatus Scalindua profunda</i>	Seawater	[23]
	<i>Candidatus Scalindua rubra</i>	Seawater	[24]
	<i>Candidatus Scalindua japonica</i>	Seawater	[25]
	<i>Candidatus Scalindua marina</i>	Seawater	[26]
	<i>Candidatus Anammoxoglobus</i>	<i>Candidatus Anammoxoglobus propionicus</i>	Simulated wastewater
<i>Candidatus Anammoxoglobus sulfate</i>		Simulated wastewater	[28]
<i>Candidatus Jettenia</i>	<i>Candidatus Jettenia asiatica</i>	Wastewater	[5]
	<i>Candidatus Jettenia caeni</i>	Wastewater	[29]
	<i>Candidatus Jettenia moscovienalis</i>	Wastewater	[30]
<i>Candidatus Anammoximicrobium</i>	<i>Candidatus Anammoximicrobium moscowii</i>	Wastewater	[9]

并贡献了 24%–76% 的总氮去除量^[33]。在本格拉的水体中, 厌氧氨氧化菌(未进行分子生物学分析)对总氮去除的贡献率也超过了反硝化^[34], 在智利沿岸更是达到了 100%^[35]。总体来说, 较高活性的厌氧氨氧化菌主要出现缺氧或厌氧海水区域, 其中垂直方向上溶解氧最低的区域称为最低含氧带(oxygen minimum zone, OMZ)^[36]。除了上述提到的水域, 热带东太平洋沿岸区域的上升流海洋水体, 从墨西哥到加利福尼亚海岸^[36]同样是 *Candidatus Scalindua* 属的活跃水域。这也就解释了部分海洋区域特别是有机生产力较高的水体中出现的溶解氧显著下降的现象。当然在其他海域, 厌氧氨氧化菌对总氮去除的贡献率较低一些, 例如在阿拉伯海水体中, 厌氧氨氧化菌仅仅贡献了 10% 的总氮去除量^[34], 另外波罗的海中的厌氧氨氧化菌 *Candidatus Scalindua sorokinii* 和 *Candidatus Scalindua brodae* 贡献仅为 5% 左右^[32]。

在海洋沉积物中, 往往也存在着较高活性的厌氧氨氧化菌。有机质的高矿化率在好氧/缺氧界面上为厌氧氨氧化菌属 *Candidatus Scalindua* 的大量生长提供了条件, 沉积物中的细菌细胞密度约为上层水体的 1 000 倍^[37]。在我国海域的海底沉积物中也发现了序列与 *Scalindua* 接近的 AnAOB, 主要集中在南海 1 657 m 深海底沉积物中^[38]。研究人员还通过同位素示踪法, 在北大西洋 2 000 m 深的海底沉积物中也证明了厌氧氨氧化菌的存在^[39]。除此之外, 海洋沉积物中厌氧氨氧化菌种群结构及丰度也是研究中较多涉及的方面。Qian 等^[40]在东印度洋海底沉积物中发现, 上层水体中厌氧氨氧化菌 *Candidatus Scalindua* sp. 的丰度(基于 16S rRNA 基因拷贝数)低于相应的沉积物样品。非度量多维尺度分析结果则表明, 来自孟加拉海湾和赤道的样本在不同的地层中表现出强烈的分层

性, 与其他两个区域差异明显。他们还通过关联分析发现, 溶解氧、温度和硝酸盐是影响厌氧氨氧化菌分布的主要环境因素。对中国东海及黄海的海底沉积物分析^[41]则表明, 沉积物中的厌氧氨氧化菌属仍然是以适宜高盐度的 *Scalindua* 为主。该结论与很多类似研究相同, 如最新发现的 *Candidatus Scalindua rubra* 就分布在红海的深层卤水中^[24]。

值得注意的是, 尽管厌氧氨氧化过程对海洋沉积物中总氮去除的贡献率最高可达近 80%, 但大多数海洋沉积物中亚硝酸盐的浓度非常低, 因此, 针对海洋环境中厌氧氨氧化过程的极低亚硝酸盐产量的机理及其他可能代谢途径的探究, 正逐渐成为研究热点。在海洋环境中, 如此低水平的亚硝酸盐可能是由于亚硝酸盐氧化及厌氧氨氧化过程所引发的快速转化, Lipsewers 等的研究表明, 这些菌群的丰度和分布取决于氧化还原条件的季节性变化^[42]。由于硫酸盐是海洋中最丰富的电子受体, 根据热力学有利反应, 理论上在缺乏亚硝酸盐的情况下可以实现海洋沉积物中的厌氧氨氧化过程。已有研究表明, 在海底沉积物中存在以硫酸盐和氨氮为基质的厌氧氨氧化反应, 该反应过程又被称为 sulfammox, 主要来自于放线菌门 *Actinobacteria* 的 *Pseudonocardiaceae*、*Eggerthellaceae*、*Anaerolineaceae* 以及 *Fibrobacteraceae* 菌科主导^[43], 反应过程见化学式(1)。



Toro 等^[43]通过拉曼和 X 射线衍射光谱分析结合 N^{15} 示踪发现, 海洋沉积物中除了游离硫酸盐还产生了 ZnFeS , 以及以铁和氨氮为基质的 Feammox 反应, 是以放线菌门中 *Acidimicrobiaceae bacterium* A6 菌株主导的。此外, 研究人员还揭

示了厌氧氨氧化与天然有机物(natural organic matter, NOM)的微生物还原有关, 这促进了北太平洋热带海岸东南部海洋沉积物中氮的流失^[44]。总之, 这表明在海洋生态系统中, 除了以前已被熟知的 anammox 和反硝化过程之外, 还存在着其他的脱氮途径, 在未来的研究中, 还应阐明海洋中碳、氮、硫和铁的生物地球化学循环之间的复杂相互作用, 以开发新的生物技术^[41]。电子供体方面, 目前也有学者取得了研究进展^[45-46]。Ganesh 等^[47]认为在海洋的缺氧区中, 氨氮含量其实是较为稀缺的, 他们假设有机氮化合物有可能作为 AnAOB 的氮源。试验表明, 有机化合物尿素和氰酸盐可以保证 anammox 反应的进行, 研究人员认为 *Acetobacteraceae* 菌科可能是主导这一新型 anammox 过程的微生物。然而尚不清楚 AnAOB 是把这些化合物转化为氨氮还是依赖于其他有机物来实现该过程。该方面研究丰富了海洋生态环境中 AnAOB 的代谢途径。

3 湿地生态系统中的厌氧氨氧化菌

针对湿地系统厌氧氨氧化菌的研究中, 同样定量分析了厌氧氨氧化对总氮的去除比例。湖泊中的 anammox 过程首次在世界第二大深水湖泊 Tanganyika 湖中发现, 其中通过 *Candidatus Scalindua brodae* 进行的厌氧氨氧化反应过程的总氮去除贡献占 13%左右^[6]。后续的研究中, 在其他的典型区域也都发现了厌氧氨氧化菌, 其中较具有代表性的为亚热带淡水湿地、北部湿地和富营养化湖泊^[5]。收集这些区域中的样品进行测序分析, *Candidatus Scalindua*、*Candidatus Brocadia* 和 *Candidatus Kuenenia* 为主要的厌氧氨氧化菌属。Wang 等^[48]首次在白洋淀富营养化

湖泊湿地中还发现了 AnAOB, 这些 AnAOB 隶属于 *Brocadia*, 具有较低的生物多样性, 对该区域氮循环起到了一定的作用。

除了湖泊, 在河口区域也发现了大量厌氧氨氧化菌的存在。除了挪威、瑞典等较有代表性的案例外^[49-51], 我国珠江口的厌氧氨氧化菌分布也极为广泛, 在沉积物样品中鉴定出的厌氧氨氧化菌属为 *Brocadia*、*Kuenenia* 和 *Jettenia*。但是这些菌群并没有为该区域的总氮去除做出显著贡献^[52]。在中国最大的长江河口沉积物中, 厌氧氨氧化菌贡献 6.6%–12.9%的总氮去除(未进行分子生物学分析)^[53]。在英国东南的大范围河口沉积物取样中, 来自 9 个河口的 40 个取样位点发现了 4 个属的厌氧氨氧化菌(*Candidatus Scalindua*、*Candidatus Brocadia*、*Candidatus Jettenia* 和 *Candidatus Kuenenia*), 厌氧氨氧化过程贡献 1%–11%的氮气生成, 证明厌氧氨氧化菌普遍存在于河口沉积物中^[24]。

在其他的自然湿地系统中, 红树林生态系统是热带及亚热带湿地研究的主要对象, 其生物多样性要高于淡水生态系统, 因为厌氧氨氧化菌通常易存在于地下层中, 而在这一层区域, anammox 反应的脱氮效能要高于反硝化反应。例如, 在印度果阿的红树林沉积物中, 上层几乎没有 anammox 反应, 但是在深层却贡献了高于 67%的总氮去除^[54]。而在 Li 等^[55]的研究中更是发现, 红树林深层沉积物(40–45 cm)中的 AnAOB 丰度要明显高于表层(0–2 cm)。水稻田系统同样是常见的湿地系统, 现有研究主要集中在水稻根际和非根际土壤中厌氧氨氧化对氮产量的贡献、物种鉴定及基因拷贝数等。在针对湖南常德市红壤生态系统中土壤的研究中发现, 根际土壤中主要的厌氧氨氧化菌属 *Candidatus Kuenenia* 和 *Candidatus Scalindua* 对总氮去除的贡献为 31%–41%, 而在非根际土壤

中则仅为 2%–3%。相应地, 根际土壤中的厌氧氨氧化菌数量更多, 因此为厌氧氨氧化菌的生长提供更好的生态位至关重要^[56]。

与海洋生态系统类似, 某些环境因素也会较显著的影响湿地系统中的厌氧氨氧化菌, 这也是该系统的另一大研究热点。如湿地生态系统普遍存在一定的盐度梯度, *Scalindua* 被发现大量存在于德国高盐度的拉斯尼岑湖和地中海的盐沼中^[57]。在中国的珠江口和钱塘江的沉积物中, 主要的厌氧氨氧化菌属由最初的 *Brocadia* 演变至 *Kuenenia/Scalindua*, 最终只含有 *Scalindua*。该过程可以明显看出厌氧氨氧化菌为了适应盐度环境, 种群结构发生了演替^[58]。近年来, 人们也发现, 季节温度也会显著影响红树林系统中的厌氧氨氧化菌丰度, Li 等^[55]指出 8 月份时的厌氧氨氧化菌多样性要明显高于 3 月份, 而且其丰富度也更好。同时, 他们还认为硝酸盐和氨氮可能是影响厌氧氨氧化菌种群结构和分布的关键因素。而在稍早的研究中, Chen 等^[59]则认为氨氮和亚硝态氮是引发系统中各种群自身结构的重要因素, 在他们的研究中, 较高浓度的氨氮与较低浓度的亚硝态氮与沉积物中的生物扰动相关。这一扰动引发了厌氧氨氧化菌属 *Scalindua* 中 *Candidatus Scalindua zhenghei* 和 *Candidatus Scalindua wagneri* 相对丰度的变化。其他方面研究则关注于污染物排放对微生物结构的影响, 在中国受污染的太湖地区和加拿大受污染的地下水都发现, 厌氧氨氧化菌的多样性较高^[60-61]。多个厌氧氨氧化菌属在两国的地下水区域都被发现, 包括 *Candidatus Kuenenia*、*Candidatus Jettenia*、*Candidatus Scalindua* 和 *Candidatus Brocadia*, 区别在于前者主要菌属为 *Candidatus Kuenenia*, 后者则为 *Candidatus Brocadia*。与未受污染地区中厌氧氨氧化菌较低

的多样性相比, 这或许可作为响应人为影响的生态系统质量指标。

4 陆地生态系统中的厌氧氨氧化菌

相较于海洋和湿地生态系统, 陆地与淡水生态系统中关于厌氧氨氧化方面的研究较少一些。考虑到陆地生态系统的复杂性, 该系统中 AnAOB 的分布较为广泛, 早在 2009 发表于 *The ISME Journal* 上的研究中就提到, 在沼泽地、湖岸地、永久冻土带、土壤以及与嗜氮或固氮植物有关的样本中都检测出了 AnAOB^[59]。但是作者同时提到厌氧氨氧化菌的分布并不是非常普遍, 只有在某些特定的土壤类型和深度中才能检测到。他们指出早年在卡玛格的草原和休耕地、Boudry 草地、Grande Caricaie 耕地中都没有检测出 AnAOB^[62]。紧接着, 在随后的研究中发现, 陆地系统中 AnAOB 的生物多样性和丰度都较低。例如, 在 2013 年针对美国多个地区的耕作土壤的研究中, 首次在耕地中发现了厌氧氨氧化菌特有的联氨氧化酶基因 *hzo*, 在每克土壤中拷贝数范围大致在 4.99×10^3 到 1.24×10^4 之间, 远低于反硝化菌中的氧化亚氮还原酶基因 *nosZ* 的拷贝数 (3.21×10^6 到 7.88×10^6 之间)^[63]。在多个耕地样本中, 鉴定出的 AnAOB 主要菌属为 *Candidatus Jettenia*, 其分布的广泛性以及丰度的差别表明了 AnAOB 在该系统中分布的不均一性和生态位的显著差异性。

相关菌群的生理及代谢特征, 以及他们各自对氮循环的贡献也是另一大研究方向。其中较有代表性的是 Zhu 等发表于 *Nature Geoscience* 上的成果^[64]。他们通过同位素示踪等方法, 对我国华北湖滨带淡水与陆地界面存在的 AnAOB 热点区域进行了研究, 在极低

的基质浓度条件下, AnAOB 产生了极高的活性。这是截止到 2013 年在自然环境中出现过的最高 anammox 潜在活性。他们还发现在淡水与陆地交界面的沉积物中 *Candidatus Brocadia* 和 *Candidatus Kuenenia* 为主要菌属, 且它们的潜在速率和丰度都达到了峰值, 据估计, anammox 过程贡献了约整个区域 1/5 的总氮去除。类似地, Crowe 等^[65]在全球最大的淡水湖——苏必利尔湖的沉积物中发现, anammox 过程产生的氮气产量是氮气总产量的 20%–50%, 而且根据联氨合成酶基因 *hzsA* 的序列采用邻接法重建了系统发育树。结果表明, 来自于 *Candidatus Brocadia fulgida* 的 *hzsA* 序列与该研究中湖区 2 个样本中的 *hzsA* 序列最为接近。另外, 这两个样本中的 *hzsA* 相互分离, 形成了全新的单系群。这种全新的 AnAOB 支撑着苏必利尔湖的氮损失。

近年的文献中, 研究人员开始关注于微生物群落构成与氮循环之间的途径。Tu 等^[66]在长期暴露于高 CO₂ 浓度的土壤中取样, 通过鸟枪法宏基因组测序, 分析了土壤中涉及氮循环的基因家族的分类和功能。Anammox 过程在氮循环中发挥着重要作用, 通过对比发现高 CO₂ 浓度样品中, 涉及 anammox 过程的 *hzsA* 基因的归一化 read 数下降显著, 导致其相对丰度降低。表明联氨转化率在高 CO₂ 浓度下受到抑制。值得注意的是, 在不同 CO₂ 样品中, 假诺卡氏菌科(*Pseudonocardiaceae*)都提供了约 12%的 *hzsA* 相对丰度, 这在所有菌科中是最高的。氮循环中的固氮途径在该条件下却得到了促进。这说明不同的脱氮途径对长期高 CO₂ 浓度环境有不同的应对机制。针对特定土壤环境中的多途径 anammox 过程探究也值得关注。Huang 等^[67]在前人的基础上^[68–69]探究了铁还原条件下的氨氧化过

程, 即 Feammox。研究表明, 土壤 pH、Fe³⁺、NH₄⁺-N、DO 浓度是影响酸菌科分布的重要因素, 而酸菌科微生物与 Feammox 过程密切相关(浮霉菌门)。

5 特殊生态系统中的厌氧氨氧化菌

向韬团队认为, AnAOB 由于具有良好的热适应性、代谢多样性和对底物浓度的耐受性, 占据了相对较宽的生态位宽度^[70]。他们的研究发现, 在不利于 AnAOB 生长的低温(4 °C)环境储存 8 个月后, AnAOB 的活性依然能够在两周内快速恢复, 且 AnAOB 的相对丰度显著提升^[71]。另外, AnAOB 为自养菌, 不需要有机物作为碳源, 当有机物存在时, 很难与异养菌争夺生长基质, 但他们发现, 在该环境下 AnAOB 在系统中也能够占据主导^[72]。实际上, 研究人员在 2012 年就发现, AnAOB 可能存在代谢有机物的潜力^[73]。种种现象表明, AnAOB 在特殊生态系统中能够生长, 如 *Candidatus Anammoximicrobium moscowii*^[3]就是在地热油藏层中被发现的一种 AnAOB, 其中发现 AnAOB 的油藏层都有着相近的特点, 即一定的氨氮浓度(5.31–39.20 mg/L)和高温(55–75 °C)。实际上, 在温度更高的大西洋中脊深海热液出口处(85 °C)^[74]同样发现了 AnAOB, 经过检测其活性与 2003 年在黑海中发现的 AnAOB 范围相近。值得注意的是, 来自于热液出口样本的序列位于可能是全新 AnAOB 的分支上。同时, 在位于富兰克林湾(–3.7 °C)的海冰中, 也观察到了活性较低的 AnAOB^[75]。Huo 等^[76]基于代谢组学的分析结果表明, 低温下, AnAOB 中 RNA 合成水平、腐胺与信号分子合成会上调, 并进一步通过转录调控菌群代谢以适应低温环境。这也就不难理

解, 在环境恶劣程度稍低的温泉中同样能发现 AnAOB 的存在。例如, 在加利福尼亚的温泉中 (36.1 °C 和 52.4 °C)^[77], 发现了多种 AnAOB 如: *Candidatus Brocadia fulgida*、*Candidatus Brocadia anammoxidans* 和 *Candidatus Kuenenia stuttgartiensis*。Zhu 等通过对 10 种来自 40 个地区的 256 个样品进行大规模取样研究发现, AnAOB 在一些极端的淡水生态系统中同样存在^[78]。在地温极高的 Bulukeyi 河(>75 °C)和在低 pH 的铁山坪沟(pH<4.0)中鉴定出的 AnAOB 主要菌种均为 *Candidatus Brocadia fulgida* 和 *Candidatus Brocadia anammoxidans*, 而在温度极低的松花江(<-35 °C)中除了包含前面所述的两类 AnAOB 还鉴定出了 *Candidatus Jettenia* sp.。其中铁山坪沟沉积物样品中的 AnAOB 丰度低于前两个区域。这些研究将有助于更好地理解全球氮循环中 AnAOB 的实际角色和功能。

6 结语与展望

本文综述了 AnAOB 的分类, 以及 AnAOB 在不同自然生态系统中的发现、分布和脱氮贡献, 同时总结了影响 AnAOB 分布的关键环境因子。AnAOB 代谢多样的特性使得该菌群在自然界中分布广泛, 也决定了其在自然界氮循环中的重要作用。

在不同的生态系统中, AnAOB 的分布主要受到溶解氧、温度和硝酸盐等环境因素影响。另外, 除了 anammox 和反硝化过程外, 系统中也存在着铁氨氧化及异化硝酸盐还原等其他脱氮途径。虽然针对 anammox 的研究已经持续多年, 但是异化硝酸盐还原和铁氨氧化等新型氮转化途径方面的研究还不成熟, 目前已有研究发现铁氨氧化中的铁离子有潜力成为 anammox 过程中电子受体亚硝态氮的替代者, 那么如能将这些途径与 anammox 过程进行协同, 将会扩

展生物脱氮领域的认知, 从而为实现脱氮工艺的技术革新打下基础。

参考文献

- [1] KUYPERS MMM, SLIEKERS AO, LAVIK G, SCHMID M, JØRGENSEN BB, KUENEN JG, SINNINGHE DAMSTÉ JS, STROUS M, JETTEN MSM. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea[J]. *Nature*, 2003, 422(6932): 608-611.
- [2] RYSGAARD S, GLUD RN, RISGAARD-PETERSEN N, DALSGAARD T. Denitrification and anammox activity in Arctic marine sediments[J]. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(5): 1493-1502.
- [3] JETTEN MSM, CIRPUS I, KARTAL B, van NIFTRIK L, van de PAS-SCHOONEN KT, SLIEKERS O, HAAIJER S, van der STAR W, SCHMID M, van de VOSSENBERG J, SCHMIDT I, HARHANGI H, van LOOSDRECHT M, GIJS KUENEN J, OP den CAMP H, STROUS M. 1994–2004: 10 years of research on the anaerobic oxidation of ammonium[J]. *Biochemical Society Transactions*, 2005, 33(Pt 1): 119-123.
- [4] MEYER RL, RISGAARD-PETERSEN N, ALLEN DE. Correlation between anammox activity and microscale distribution of nitrite in a subtropical mangrove sediment[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(10): 6142-6149.
- [5] PENTON CR, DEVOL AH, TIEDJE JM. Molecular evidence for the broad distribution of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in freshwater and marine sediments[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(10): 6829-6832.
- [6] SCHUBERT CJ, DURISCH-KAISER E, WEHRLI B, THAMDRUP B, LAM P, KUYPERS MMM. Anaerobic ammonium oxidation in a tropical freshwater system (Lake Tanganyika)[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(10): 1857-1863.
- [7] HAMERSLEY MR, LAVIK G, WOEBKEN D, RATTRAY JE, LAM P, HOPMANS EC, DAMSTÉ JSS, KRÜGER S, GRACO M, GUTIÉRREZ D, KUYPERS MMM. Anaerobic ammonium oxidation in the Peruvian oxygen minimum zone[J]. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(3): 923-933.
- [8] LIU L, LV AP, MANIK PNR, MING YZ, SALAM N, LI MM, LIU ZT, ZHANG XT, ZHANG JY, XIAN WD, JIAO JY, LI WJ. Diversity and distribution of

- anaerobic ammonium oxidation bacteria in hot springs of Conghua, China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 12: 1-13.
- [9] LI H, CHEN S, MU BZ, GU JD. Molecular detection of anaerobic ammonium-oxidizing (anammox) bacteria in high-temperature petroleum reservoirs[J]. *Microbial Ecology*, 2010, 60(4): 771-783.
- [10] STROUS M, FUERST JA, KRAMER EHM, LOGEMANN S, MUYZER G, van de PAS-SCHOONEN KT, WEBB R, KUENEN JG, JETTEN MSM. Missing lithotroph identified as new planctomycete[J]. *Nature*, 1999, 400(6743): 446-449.
- [11] KARTAL B, van NIFTRIK L, RATTRAY J, van de VOSSENBERG JLCM, SCHMID MC, SINNINGHE DAMSTÉ J, JETTEN MSM, STROUS M. *Candidatus 'Brocadia fulgida'*: an autofluorescent anaerobic ammonium oxidizing bacterium[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 63(1): 46-55.
- [12] 孙红芳, 吕永涛, 白平, 王志盈. 短程硝化/厌氧氨氧化联合工艺处理含氨废水的研究[J]. *中国给水排水*, 2009, 25(3): 37-41.
- SUN HF, LV YT, BAI P, WANG ZY. Study on SHARON/ANAMMOX process for treatment of ammonia-containing wastewater[J]. *China Water & Wastewater*, 2009, 25(3): 37-41 (in Chinese).
- [13] ARAUJO JC, CAMPOS AC, CORREA MM, SILVA EC, MATTÉ MH, MATTÉ GR, von SPERLING M, CHERNICHARO CAL. Anammox bacteria enrichment and characterization from municipal activated sludge[J]. *Water Science and Technology: a Journal of the International Association on Water Pollution Research*, 2011, 64(7): 1428-1434.
- [14] HONG YG, LI M, CAO HL, GU JD. Residence of habitat-specific anammox bacteria in the deep-sea subsurface sediments of the South China Sea: analyses of marker gene abundance with physical chemical parameters[J]. *Microbial Ecology*, 2011, 62(1): 36-47.
- [15] FUCHSMAN CA, STALEY JT, OAKLEY BB, KIRKPATRICK JB, MURRAY JW. Free-living and aggregate-associated planctomycetes in the black sea[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 80(2): 402-416.
- [16] NARITA Y, ZHANG L, KIMURA ZI, ALI M, FUJII T, OKABE S. Enrichment and physiological characterization of an anaerobic ammonium-oxidizing bacterium "*Candidatus Brocadia sapporoensis*"[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2017, 40(7): 448-457.
- [17] SINNINGHE DAMSTÉ JS, RIJPSMA WIC, GEENEVASEN JAJ, STROUS M, JETTEN MSM. Structural identification of ladderane and other membrane lipids of planctomycetes capable of anaerobic ammonium oxidation (anammox)[J]. *The FEBS Journal*, 2005, 272(16): 4270-4283.
- [18] van de GRAAF AA, MULDER A, de BRUIJN P, JETTEN MS, ROBERTSON LA, KUENEN JG. Anaerobic oxidation of ammonium is a biologically mediated process[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1995, 61(4): 1246-1251.
- [19] SCHMID M, WALSH K, WEBB R, RIJPSMA WI, van de PAS-SCHOONEN K, VERBRUGGEN MJ, HILL T, MOFFETT B, FUERST J, SCHOUTEN S, SINNINGHE DAMSTÉ JS, HARRIS J, SHAW P, JETTEN M, STROUS M. *Candidatus "Scalindua brodae"*, sp. nov., *Candidatus "Scalindua wagneri"*, sp. nov., two new species of anaerobic ammonium oxidizing bacteria[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2003, 26(4): 529-538.
- [20] WANG J, GU JD. Dominance of *Candidatus Scalindua* species in anammox community revealed in soils with different duration of rice paddy cultivation in northeast China[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2013, 97(4): 1785-1798.
- [21] WOEBKEN D, LAM P, KUYPERS MMM, NAQVI SWA, KARTAL B, STROUS M, JETTEN MSM, FUCHS BM, AMANN R. A microdiversity study of anammox bacteria reveals a novel *Candidatus Scalindua* phylotype in marine oxygen minimum zones[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(11): 3106-3119.
- [22] KARTAL B, RATTRAY J, van NIFTRIK LA, van de VOSSENBERG J, SCHMID MC, WEBB RI, SCHOUTEN S, FUERST JA, DAMSTÉ JS, JETTEN MSM, STROUS M. *Candidatus "Anammoxoglobus propionicus"* a new propionate oxidizing species of anaerobic ammonium oxidizing bacteria[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2007, 30(1): 39-49.
- [23] van de VOSSENBERG J, WOEBKEN D, MAALCKE WJ, WESSELS HJCT, DUTILH BE, KARTAL B, JANSSEN-MEGENS EM, ROESELERS G, YAN J, SPETH D, GLOERICH J, GEERTS W, van der BIEZEN E, PLUK W, FRANCOIS KJ, RUSS L, LAM P, MALFATTI SA, TRINGE SG, HAAIJER SCM, den CAMP HJMO, STUNNENBERG HG, AMANN R,

- KUYPERS MMM, JETTEN MSM. The metagenome of the marine anammox bacterium “*Candidatus Scalindua profunda*” illustrates the versatility of this globally important nitrogen cycle bacterium[J]. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(5): 1275-1289.
- [24] SPETH DR, LAGKOUVARDOS I, WANG Y, QIAN PY, DUTILH BE, JETTEN MSM. Draft genome of *Scalindua rubra*, obtained from the interface above the discovery deep brine in the red sea, sheds light on potential salt adaptation strategies in anammox bacteria[J]. *Microbial Ecology*, 2017, 74(1): 1-5.
- [25] OSHIKI M, MIZUTO K, KIMURA ZI, KINDAICHI T, SATOH H, OKABE S. Genetic diversity of marine anaerobic ammonium-oxidizing bacteria as revealed by genomic and proteomic analyses of “*Candidatus Scalindua japonica*”[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2017, 9(5): 550-561.
- [26] BRANDSMA J, van de VOSSENBERG J, RISGAARD-PETERSEN N, SCHMID MC, ENGSTRÖM P, EURENIUS K, HULTH S, JAESCHKE A, ABBAS B, HOPMANS EC, STROUS M, SCHOUTEN S, JETTEN MSM, DAMSTÉ JSS. A multi-proxy study of anaerobic ammonium oxidation in marine sediments of the Gullmar Fjord, Sweden[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2011, 3(3): 360-366.
- [27] LIU ST, YANG FL, GONG Z, MENG FG, CHEN HH, XUE Y, FURUKAWA K. Application of anaerobic ammonium-oxidizing consortium to achieve completely autotrophic ammonium and sulfate removal[J]. *Bioresource Technology*, 2008, 99(15): 6817-6825.
- [28] TERADA A, ZHOU S, HOSOMI M. Presence and detection of anaerobic ammonium-oxidizing (anammox) bacteria and appraisal of anammox process for high-strength nitrogenous wastewater treatment: a review[J]. *Clean Technologies and Environmental Policy*, 2011, 13(6): 759-781.
- [29] ALI M, OSHIKI M, AWATA T, ISOBE K, KIMURA Z, YOSHIKAWA H, HIRA D, KINDAICHI T, SATOH H, FUJII T, OKABE S. Physiological characterization of anaerobic ammonium oxidizing bacterium “*Candidatus Jettenia caeni*”[J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(6): 2172-2189.
- [30] NIKOLAEV YA, KOZLOV MN, KEVBRINA MV, DOROFEEV AG, PIMENOV NV, KALLISTOVA AY, GRACHEV VA, KAZAKOVA EA, ZHARKOV AV, KUZNETSOV BB, PATUTINA EO, BUMAZHKIN BK. *Candidatus “Jettenia moscovienalis”* sp. nov., a new species of bacteria carrying out anaerobic ammonium oxidation[J]. *Microbiology*, 2015, 84(2): 256-262.
- [31] LAM P, LAVIK G, JENSEN MM, van de VOSSENBERG J, SCHMID M, WOEBKEN D, GUTIÉRREZ D, AMANN R, JETTEN MSM, KUYPERS MMM. Revising the nitrogen cycle in the Peruvian oxygen minimum zone[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(12): 4752-4757.
- [32] KUYPERS MMM, LAVIK G, WOEBKEN D, SCHMID M, FUCHS BM, AMANN R, JØRGENSEN BB, JETTEN MSM. Massive nitrogen loss from the Benguela upwelling system through anaerobic ammonium oxidation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(18): 6478-6483.
- [33] THAMDRUP B, DALSGAARD T. Production of N₂ through anaerobic ammonium oxidation coupled to nitrate reduction in marine sediments[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(3): 1312-1318.
- [34] NICHOLLS JC, DAVIES CA, TRIMMER M. High-resolution profiles and nitrogen isotope tracing reveal a dominant source of nitrous oxide and multiple pathways of nitrogen gas formation in the central Arabian Sea[J]. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(1): 156-168.
- [35] DALSGAARD T, CANFIELD DE, PETERSEN J, THAMDRUP B, ACUÑA-GONZÁLEZ J. N₂ production by the anammox reaction in the anoxic water column of Golfo Dulce, *Costa Rica*[J]. *Nature*, 2003, 422(6932): 606-608.
- [36] HALLAM SJ, TORRES-BELTRÁN M, HAWLEY AK. Monitoring microbial responses to ocean deoxygenation in a model oxygen minimum zone[J]. *Scientific Data*, 2017, 4: 170158.
- [37] SCHMID MC, RISGAARD-PETERSEN N, van de VOSSENBERG J, KUYPERS MMM, LAVIK G, PETERSEN J, HULTH S, THAMDRUP B, CANFIELD D, DALSGAARD T, RYSGAARD S, SEJR MK, STROUS M, den CAMP HJMO, JETTEN MSM. Anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in marine environments: widespread occurrence but low diversity[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(6): 1476-1484.

- [38] SHU QL, JIAO NZ. Profiling Planctomycetales diversity with reference to anammox-related bacteria in a South China Sea, deep-sea sediment[J]. *Marine Ecology*, 2008, 29(4): 413-420.
- [39] TRIMMER M, NICHOLLS JC. Production of nitrogen gas via anammox and denitrification in intact sediment cores along a continental shelf to slope transect in the North Atlantic[J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(2): 577-589.
- [40] QIAN G, WANG J, KAN JJ, ZHANG XD, XIA ZQ, ZHANG XC, MIAO YY, SUN J. Diversity and distribution of anammox bacteria in water column and sediments of the Eastern Indian Ocean[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2018, 133: 52-62.
- [41] DANG HY, ZHOU HX, ZHANG ZN, YU ZS, HUA E, LIU XS, JIAO NZ. Molecular detection of *Candidatus Scalindua pacifica* and environmental responses of sediment anammox bacterial community in the Bohai Sea, China[J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e61330.
- [42] LIPSEWERS YA, BALE NJ, HOPMANS EC, SCHOUTEN S, VILLANUEVA L. Seasonality and depth distribution of the abundance and activity of ammonia oxidizing microorganisms in marine coastal sediments (North Sea)[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 472.
- [43] TORO EERD, VALENZUELA EI, LÓPEZ-LOZANO NE, CORTÉS-MARTÍNEZ MG, SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ MA, CALVARIO-MARTÍNEZ O, SÁNCHEZ-CARRILLO S, CERVANTES FJ. Anaerobic ammonium oxidation linked to sulfate and ferric iron reduction fuels nitrogen loss in marine sediments[J]. *Biodegradation*, 2018, 29(5): 429-442.
- [44] RIOS-DEL TORO EE, VALENZUELA EI, RAMÍREZ JE, LÓPEZ-LOZANO NE, CERVANTES FJ. Anaerobic ammonium oxidation linked to microbial reduction of natural organic matter in marine sediments[J]. *Environmental Science & Technology Letters*, 2018, 5(9): 571-577.
- [45] VALENZUELA EI, PRIETO-DAVÓ A, LÓPEZ-LOZANO NE, HERNÁNDEZ-ELIGIO A, VEGA-ALVARADO L, JUÁREZ K, GARCÍA-GONZÁLEZ AS, LÓPEZ MG, CERVANTES FJ. Anaerobic methane oxidation driven by microbial reduction of natural organic matter in a tropical wetland[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, 83(11): e00645-e00617.
- [46] TORO EERD, CERVANTES FJ. Anaerobic ammonium oxidation in marine environments: contribution to biogeochemical cycles and biotechnological developments for wastewater treatment[J]. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2019, 18(1): 11-27.
- [47] GANESH S, BERTAGNOLLI AD, BRISTOW LA, PADILLA CC, BLACKWOOD N, ALDUNATE M, BOURBONNAIS A, ALTABET MA, MALMSTROM RR, WOYKE T, ULLOA O, KONSTANTINIDIS KT, THAMDRUP B, STEWART FJ. Single cell genomic and transcriptomic evidence for the use of alternative nitrogen substrates by anammox bacteria[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(11): 2706-2722.
- [48] 王衫允, 祝贵兵, 曲冬梅, 尹澄清. 白洋淀富营养化湖泊湿地厌氧氨氧化菌的分布及对氮循环的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32(21): 6591-6598.
- WANG SY, ZHU GB, QU DM, YIN CQ. Widespread of anaerobic ammonia oxidation bacteria in an eutrophic freshwater lake wetland and its impact on nitrogen cycle[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(21): 6591-6598 (in Chinese).
- [49] ROOKS C, SCHMID MC, MEHSANA W, TRIMMER M. The depth-specific significance and relative abundance of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in estuarine sediments (Medway Estuary, UK)[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 80(1): 19-29.
- [50] TRIMMER M, ENGSTRÖM P, THAMDRUP B. Stark contrast in denitrification and anammox across the deep Norwegian trench in the Skagerrak[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(23): 7381-7389.
- [51] TORO EERD, CERVANTES FJ. Coupling between anammox and autotrophic denitrification for simultaneous removal of ammonium and sulfide by enriched marine sediments[J]. *Biodegradation*, 2016, 27(2): 107-118.
- [52] WANG SY, ZHU GB, PENG YZ, JETTEN MSM, YIN CQ. Anammox bacterial abundance, activity, and contribution in riparian sediments of the Pearl River Estuary[J]. *Environmental Science & Technology*, 2012, 46(16): 8834-8842.
- [53] SCHNEIDER B, NAUSCH G, POHL C. Mineralization of organic matter and nitrogen transformations in the Gotland Sea deep water[J]. *Marine Chemistry*, 2010, 119(1/2/3/4): 153-161.
- [54] FERNANDES SO, MICHOTÉY VD, GUASCO S, BONIN PC, LOKA BHARATHI PA. Denitrification

- prevails over anammox in tropical mangrove sediments (Goa, India)[J]. *Marine Environmental Research*, 2012, 74: 9-19.
- [55] LI P, LI SN, ZHANG Y, CHENG HM, ZHOU HL, QIU LG, DIAO XP. Seasonal variation of anaerobic ammonium oxidizing bacterial community and abundance in tropical mangrove wetland sediments with depth[J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, 130: 149-158.
- [56] NIE SA, LI H, YANG XR, ZHANG ZJ, WENG BS, HUANG FY, ZHU GB, ZHU YG. Nitrogen loss by anaerobic oxidation of ammonium in rice rhizosphere[J]. *The ISME Journal*, 2015, 9(9): 2059-2067.
- [57] ROBERT HAMERSLEY M, WOEBKEN D, BOEHRER B, SCHULTZE M, LAVIK G, KUYPERS MMM. Water column anammox and denitrification in a temperate permanently stratified lake (Lake Rassnitzer, Germany)[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2009, 32(8): 571-582.
- [58] FU BB, LIU JW, YANG HM, HSU TC, HE BY, DAI MH, KAO SJ, ZHAO MX, ZHANG XH. Shift of anammox bacterial community structure along the Pearl Estuary and the impact of environmental factors[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2015, 120(4): 2869-2883.
- [59] CHEN J, GU JD. Faunal burrows alter the diversity, abundance, and structure of AOA, AOB, anammox and n-damo communities in coastal mangrove sediments[J]. *Microbial Ecology*, 2017, 74(1): 140-156.
- [60] MOORE TA, XING YP, LAZENBY B, LYNCH MDJ, SCHIFF S, ROBERTSON WD, TIMLIN R, LANZA S, RYAN MC, ARAVENA R, FORTIN D, CLARK ID, NEUFELD JD. Prevalence of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in contaminated groundwater[J]. *Environmental Science & Technology*, 2011, 45(17): 7217-7225.
- [61] ZHAO YQ, XIA YQ, KANA TM, WU YC, LI XB, YAN XY. Seasonal variation and controlling factors of anaerobic ammonium oxidation in freshwater river sediments in the Taihu Lake region of China[J]. *Chemosphere*, 2013, 93(9): 2124-2131.
- [62] HUMBERT S, TARNAWSKI S, FROMIN N, MALLETT MP, ARAGNO M, ZOPFI J. Molecular detection of anammox bacteria in terrestrial ecosystems: distribution and diversity[J]. *The ISME Journal*, 2010, 4(3): 450-454.
- [63] LONG A, HEITMAN J, TOBIAS C, PHILIPS R, SONG B. Co-occurring anammox, denitrification, and codenitrification in agricultural soils[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(1): 168-176.
- [64] ZHU GB, WANG SY, WANG WD, WANG Y, ZHOU LL, JIANG B, den CAMP HJMO, RISGAARD-PETERSEN N, SCHWARK L, PENG YZ, HEFTING MM, JETTEN MSM, YIN CQ. Hotspots of anaerobic ammonium oxidation at land-freshwater interfaces[J]. *Nature Geoscience*, 2013, 6(2): 103-107.
- [65] CROWE SA, TREUSCH AH, FORTH M, LI JY, MAGEN C, CANFIELD DE, THAMDRUP B, KATSEV S. Novel anammox bacteria and nitrogen loss from Lake Superior[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 13757.
- [66] TU QC, HE ZL, WU LY, XUE K, XIE G, CHAIN P, REICH PB, HOBBIE SE, ZHOU JZ. Metagenomic reconstruction of nitrogen cycling pathways in a CO₂-enriched grassland ecosystem[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 106: 99-108.
- [67] HUANG S, CHEN C, PENG XC, JAFFÉ PR. Environmental factors affecting the presence of *Acidimicrobiaceae* and ammonium removal under iron-reducing conditions in soil environments[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 98: 148-158.
- [68] DING LJ, AN XL, LI S, ZHANG GL, ZHU YG. Nitrogen loss through anaerobic ammonium oxidation coupled to iron reduction from paddy soils in a chronosequence[J]. *Environmental Science & Technology*, 2014, 48(18): 10641-10647.
- [69] YANG WH, WEBER KA, SILVER WL. Nitrogen loss from soil through anaerobic ammonium oxidation coupled to iron reduction[J]. *Nature Geoscience*, 2012, 5(8): 538-541.
- [70] GAO DW, XIANG T. Deammonification process in municipal wastewater treatment: challenges and perspectives[J]. *Bioresource Technology*, 2021, 320(Pt B): 124420.
- [71] XIANG T, LIANG H, GAO DW. Comparison of recovery characteristics between AnAOB and AOB-AnAOB granular sludge after long-term storage[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 802: 149741.
- [72] XIANG T, LIANG H, WANG P, GAO DW. Insights into two stable mainstream deammonification process and different microbial community dynamics at ambient temperature[J]. *Bioresource Technology*, 2021, 331: 125058.

- [73] 高大文, 侯国凤, 陶彧, 任南琪. 厌氧氨氧化菌代谢有机物研究[J]. 哈尔滨工业大学学报, 2012, 44(2): 89-93.
GAO DW, HOU GF, TAO Y, REN NQ. Review of the studies on metabolizing organic matter by anammox bacteria[J]. Journal of Harbin Institute of Technology, 2012, 44(2): 89-93 (in Chinese).
- [74] BYRNE N, STROUS M, CRÉPEAU V, KARTAL B, BIRRIEN JL, SCHMID M, LESONGEUR F, SCHOUTEN S, JAESCHKE A, JETTEN M, PRIEUR D, GODFROY A. Presence and activity of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria at deep-sea hydrothermal vents[J]. The ISME Journal, 2009, 3(1): 117-123.
- [75] RYSGAARD S, GLUD RN, SEJR MK, BLICHER ME, STAHL HJ. Denitrification activity and oxygen dynamics in Arctic Sea ice[J]. Polar Biology, 2008, 31(5): 527-537.
- [76] 霍唐燃, 潘珏君, 刘思彤. 基于代谢组的厌氧氨氧化菌群对温度的响应机制[J]. 微生物学通报, 2019, 46(8): 1936-1945.
HUO TR, PAN JJ, LIU ST. Metabolomics insight into the response mechanism of anammox consortia to temperature[J]. Microbiology China, 2019, 46(8): 1936-1945 (in Chinese).
- [77] JAESCHKE A, OP den CAMP HJ, HARHANGI H, KLIMIUK A, HOPMANS EC, JETTEN MSM, SCHOUTEN S, SINNINGHE DAMSTÉ JS. 16S rRNA gene and lipid biomarker evidence for anaerobic ammonium-oxidizing bacteria (anammox) in California and Nevada hot springs[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2009, 67(3): 343-350.
- [78] ZHU GB, XIA C, WANG SY, ZHOU LL, LIU L, ZHAO SY. Occurrence, activity and contribution of anammox in some freshwater extreme environments[J]. Environmental Microbiology Reports, 2015, 7(6): 961-969.