

专论与综述

污水短程硝化体系氨氧化菌与亚硝酸盐氧化菌的生态学研究进展

韩梦欣, 周明达, 汪涵, 王亚宜*

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

韩梦欣, 周明达, 汪涵, 王亚宜. 污水短程硝化体系氨氧化菌与亚硝酸盐氧化菌的生态学研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(4): 1621-1638.

HAN Mengxin, ZHOU Mingda, WANG Han, WANG Yayi. Progress in microbial ecology of ammonia-oxidizing bacteria and nitrite-oxidizing bacteria in partial nitrification systems for wastewater treatment[J]. Microbiology China, 2023, 50(4): 1621-1638.

摘要: 短程硝化(partial nitrification, PN)是一种绿色低碳的生物脱氮创新技术, 伴随厌氧氨氧化(anaerobic ammonia oxidation, Anammox)污水脱氮技术的进一步推广, 短程硝化作为提供其电子受体的重要环节, 已成为了污水脱氮领域的研究热点。氨氧化菌(ammonia-oxidizing bacteria, AOB)和亚硝酸盐氧化菌(nitrite-oxidizing bacteria, NOB)是该技术的核心竞争微生物, 掌握这两类微生物的生态学特征, 借助生态学理论和手段调控 AOB 淘汰 NOB, 提高种群的可预测性, 对于实现稳定高效的短程硝化具有重要意义。本文基于生态学角度介绍了 AOB 和 NOB 基础分类、生理性能及生态位分离, 重点综述了短程硝化系统中 AOB 和 NOB 的生长动力学、群落构建、环境因素和相互作用, 最后对这两类微生物的未来研究重点和研究方法进行了展望, 为短程硝化工艺的快速启动和稳定运行提供理论指导。

关键词: 短程硝化; 氨氧化菌; 亚硝酸盐氧化菌; 生态学; 污水处理

Progress in microbial ecology of ammonia-oxidizing bacteria and nitrite-oxidizing bacteria in partial nitrification systems for wastewater treatment

HAN Mengxin, ZHOU Mingda, WANG Han, WANG Yayi*

State Key Laboratory of Pollution Control and Resources Reuse, College of Environmental Science and Engineering, Tongji University, Shanghai 200092, China

Abstract: Partial nitrification (PN) is a novel low-carbon technology for biological nitrogen

资助项目: 国家杰出青年科学基金(52225001)

This work was supported by the National Science Fund for Distinguished Young Scholars of China (52225001).

*Corresponding author. E-mail: yayi.wang@tongji.edu.cn

Received: 2022-09-14; Accepted: 2022-11-27; Published online: 2022-12-26

removal from wastewater. With the application of anaerobic ammonia oxidation (anammox), PN, as the essential electron acceptor (i.e., NO_2^-) supplier for anammox, has become a hot topic in the field of wastewater nitrogen removal. Ammonia-oxidizing bacteria (AOB) and nitrite-oxidizing bacteria (NOB) are the two key groups of microorganisms involved in PN. To achieve a stable and efficient PN process, we need to clarify the microbial ecology of AOB and NOB for the washout of NOB and regulation of AOB and strengthen the predictability of microbial community. From the viewpoint of microbial ecology, this review introduced the taxonomic status, physiological properties, and niche separation of AOB and NOB, and highlighted the growth kinetics, community assembly, environmental factors, and mutual interactions of AOB and NOB in the PN process. Finally, we propose the future research directions involving the two groups of microorganisms, aiming to provide theoretical guidance for the rapid start-up and stable operation of the PN process.

Keywords: partial nitrification; ammonia-oxidizing bacteria; nitrite-oxidizing bacteria; ecology; wastewater treatment

短程硝化(partial nitrification, PN)是指氨氮(NH_4^+)被转化为亚硝态氮(NO_2^-)后未被进一步转化为硝态氮(NO_3^-),进而实现硝化反应的缩短和亚硝态氮的积累^[1]。积累的亚硝态氮可通过反硝化菌催化作用转化为氮气释放^[2],也可通过厌氧氨氧化菌催化作用耦合完成氮气的转化与释放^[3]。借助颠覆性脱氮技术——厌氧氨氧化(anaerobic ammonia oxidation, Anammox)的研究热潮,短程硝化作为提供其必要基质—— NO_2^- 电子受体的重要环节之一,成为脱氮领域的前沿研究热点。短程硝化耦合厌氧氨氧化(partial nitrification/anammox, PN/A)脱氮技术较传统硝化反硝化脱氮技术具有显著优势:节省能源消耗、无须外部有机碳源投入、减少剩余污泥产量、降低温室气体排放^[4-6]等,该技术将为我国“双碳”目标下实现污水处理减污降碳协同增效发挥积极作用。

氨氧化菌(ammonia-oxidizing bacteria, AOB)和亚硝酸盐氧化菌(nitrite-oxidizing bacteria, NOB)是短程硝化的两类核心竞争微生物,实现短程硝化的关键在于 AOB 的富集及 NOB 的淘

汰。在以往研究中,学者们多通过优化调控污水系统环境和运行条件,如溶解氧(dissolved oxygen, DO)、温度、污泥龄(sludge retention time, SRT)及 pH^[7-8]等因素来确保 AOB 成为优势种群,实现稳定亚硝酸盐(NO_2^-)积累。其基本思路包括两个:(1) 基于 AOB 和 NOB 生理生态特性差异(30 °C 下 NOB 世代时间>AOB 世代时间),结合实际污水运行操作(SRT 控制)来营造利于 AOB 的生长环境,直接淘汰 NOB;(2) 采用适宜的抑制方法(如添加高浓度抑制剂),利用 AOB 较 NOB 更强的抗抑制能力淘汰 NOB。然而,短程硝化在工程应用方面仍存在技术瓶颈,尤其对于氨氮浓度较低的主流市政污水系统,市政污水的动态特性(如水质、pH、温度)使主流 PN/A 工艺成为高复杂性的“开放式生物过程”,而短程硝化的工艺性能对动态变化的预测性和可控性较差,使得亚硝酸盐难以稳定积累。从微生物层面上看,一方面,短程硝化系统中的 AOB 在与 NOB 的动态竞争中无法占据绝对优势,导致全程硝化的发生;另一方面,在通过管道系统将市政污水输送至污水处理厂的过程中,由于硝化细菌(AOB 和

NOB)存在于管道生物膜并随生物膜的侵蚀作用被引入污水厂原水中, NOB 的持续供给将潜在地促进污水处理系统 NOB 群落发展, 进而导致主流系统中不稳定的 NOB 抑制。因此, 短程硝化系统运行复杂性背后是以 AOB 和 NOB 为代表的微生物群落调控方法的欠缺, 这充分说明了我们尚未完全掌握 AOB 和 NOB 的生理生态特性及其在复杂生态系统中的生态学信息, 亟待开展基于微生物生态学指导 AOB 淘汰 NOB 从而维持短程硝化稳定运行的研究。

通过将微生物生态学(理论)与现代分子方法(工具)相结合, 可以为研究微生物世界中的相互竞争、生态位分配和功能实现提供可能。就理论指导而言, 掌握功能微生物的生态学特征对于优化调控短程硝化工艺(尤其对于市政污水处理系统)至关重要。微生物生理生态多功能性可视为一种基于生态位视角观察到的复杂性, 其包括微生物自身生理性能、对环境参数和生态策略的不同适应、微生物之间的相互作用等。在运行良好的短程硝化系统中, 微生物可通过生理生态多功能性, 在微观尺度上形成一个动态生态系统, 对外部环境变化产生响应^[9]。这种在微观尺度上的生态系统可进一步促进体系内微生物间复杂的相互作用, 并与整体脱氮性能产生紧密相关性^[10]。因此, 揭示驱动短程硝化实现的生态系统将提升对废水处理过程微生物结构与功能关系的理解。对于短程硝化而言, 生态系统的破译关键在于深入认识和了解功能微生物 AOB 和 NOB 生态学信息。

本综述阐述了 AOB 和 NOB 的基础分类、生理性能及生态位分离, 重点综述短程硝化体系中 AOB 和 NOB 的生态学信息, 以期揭示 AOB 淘汰 NOB 的生态学原理, 为提高两者种群动态在短程硝化体系中的可预测性提供理论依据, 并最大程度地发挥微生物生态学理论在直接指导

工程实践方面的能力, 为“双碳”背景下污水处理厂中短程硝化工艺的高效应用提供借鉴。

1 功能微生物

硝化过程涉及的两类微生物(AOB 和 NOB)被称为硝化细菌, 是实现短程硝化过程的功能微生物。

1.1 氨氧化菌(AOB)

AOB 在好氧条件下将氨氮转化为亚硝态氮, 属于专性自养型微生物, 广泛存在于土壤、湖泊、深海和污水处理池等多种环境中。自 1890 年分离出首株 AOB 后, 截至目前已识别出的 5 个属分列于变形菌门的 β 亚纲和 γ 亚纲, 其中 β 亚纲包括亚硝化单胞菌属(*Nitrosomonas*)、亚硝化螺菌属(*Nitrospira*)、亚硝化弧菌属(*Nitrosovibrio*)和亚硝化叶菌属(*Nitrosolobus*)^[11], γ 亚纲包括亚硝化球菌属(*Nitrosococcus*)^[12]。

研究表明, AOB 在自然和人工生境中存在种内竞争关系, 使其生态位发生分化, 进而出现生态位分离现象。在自然生境中, 海洋系统获取的 AOB 序列属于 γ 亚纲, 非海洋系统中的 AOB 则基本列于 β 亚纲^[13]。在对淡水湖沉积物的研究中发现, *Nitrospira* 为优势菌群, 而且 AOB 的物种分布与沉积物深度有关^[14]。在土壤系统中处于优势地位的 AOB 也被证明属于 *Nitrospira*, 而且在碱性和中性土壤中尤为明显^[15]。在咸水域环境中附着型 AOB 以 β 亚纲的 *Nitrosomonas* 为优势菌, 而浮游型 AOB 以 β 亚纲的 *Nitrospira* 为优势菌^[16]。在人工生境中, *Nitrosomonas* 和 *Nitrospira* 是污水处理系统的优势菌群^[17]。

1.2 亚硝酸盐氧化菌(NOBS)

NOB 在好氧条件下将亚硝态氮转化为硝态氮, 是专性能自养型微生物, 广泛存在于土壤、海洋、湖泊及一些人工系统中。截至目前已分离

出隶属于4个细菌门中的7个属,即硝化杆菌属(*Nitrobacter*)、硝化菌属(*Nitrotoga*)、硝化球菌属(*Nitrococcus*)、硝化螺菌属(*Nitrospira*)、硝化刺菌属(*Nitrospina*)、*Nitrolancea*^[18-20]和 *Candidatus Nitromaritima*^[21]。

NOB 在自然和人工生境的分布常表现出一定规律性,不少研究证明 NOB 也存在生态位分离现象。在自然生境中,海洋中的 NOB 优势菌属大部分为 *Nitrospina*^[22];而 *Nitrobacter* 和 *Nitrococcus* 主要局限于淡水/河口生境^[23-24]。土壤系统中 NOB 的关键种属为 *Nitrobacter* 和 *Nitrospira*, 二者的优势和劣势地位取决于施肥种类和数量^[25-26]。*Candidatus Nitromaritima* 是最近根据红海卤水的宏基因组数据发现的,目前报道仅存在于红海海域中^[21]。在人工生境中, *Nitrobacter* 和 *Nitrospira* 是污水处理系统的优势种属^[27]。

1.3 AOB 和 NOB 生理差异

在非人工干预的自然生境中, AOB 和 NOB 在种属发育、代谢过程和固碳方式等生理性能上有明显差异。

基因图谱分析结果表明,在 AOB 和 NOB 两物种之间,除了亚硝化球菌属(*Nitrosococcus*)和硝化球菌属(*Nitrococcus*)之间亲缘关系较近(二者属于同目不同科),其他种属的亲缘关系均相隔较远(不同门、纲或目)。因此, AOB 与 NOB 在自然生境中并无必然的进化关系。AOB 和 NOB 在生理发育上的差异决定了二者代谢类型和代谢效率均有差异。从底物氧化热力学角度来看, AOB 氧化 1 分子底物所释放的吉布斯自由能为 274.7 kJ, 而 NOB 氧化 1 分子底物所释放的为 74.1 kJ^[28], 前者远大于后者, 表明 AOB 的代谢更易发生。就固碳方式而言, AOB 各属均采用卡尔文循环, 每固定单位量的 CO₂ 需消耗 3 个单位量 ATP, 估算发现 AOB 代谢产生能量中约 80%用于固碳^[29]。据报道, NOB 中具有周

质空间朝向亚硝酸盐氧化还原酶(nitrite oxidoreductase, NXR)的种属(*Nitrospira*、*Nitrospina* 和 *Candidatus Nitromaritima*)采用还原性三羧酸代谢方式固碳, 具有细胞质朝向 NXR 的种属(*Nitrobacter*、*Nitrococcus* 和 *Nitrolancea*)采用卡尔文循环方式固碳^[30], 这种差异与不同种类 NOB 进化过程相关, 而且前者的固碳效率要优于后者^[31]。

AOB 和 NOB 在生理性能方面的差异使其在自然生境中存在多样的生态位分化潜能, 这可用于解释在复杂多样的自然环境中两种群呈现出较明显的生态位分离现象。该潜在在人工干预的生态系统中将得到进一步激发。

2 功能微生物在短程硝化体系中的生态学信息

功能微生物的个体属性和相关群落的构建演替对全球生态系统的物质循环具有重要意义。AOB 和 NOB 作为短程硝化系统中的功能微生物, 其生理生态多功能性为氮素有效去除和系统稳定运行奠定了重要基础。本节主要综述短程硝化体系内 AOB 和 NOB 的生态学信息, 基于生态学视角剖析二者的生态位竞争机制, 以期种群动态的预测提供理论依据, 进而为调控短程硝化的稳定运行提供新思路。

2.1 生长动力学

AOB 和 NOB 在人工生境中占据不同生态位, 与个别物种或物种组的生理特性相关。在生长动力学、代谢灵活性和环境因素等各种特性中, 生长动力学起至关重要作用^[32]。

AOB 和 NOB 在污水处理领域的生长动力学特性已开展了深入研究, 主要围绕最大比生长率(μ_{\max})^[33]、好氧衰减率(b)^[34]、底物亲和力(a^0)^[33,35]、生长量(Y)^[36]等动力学参数等方面, 具体参数如表 1 所示。

表 1 已报道的 AOB 和 NOB 动力学参数

Table 1 The reported AOB and NOB kinetic parameters

类别	参数	单位	温度	pH	范围	参考文献
Category	Parameter	Unit	Temperature (°C)		Range	References
AOB	μ_{\max}	d ⁻¹	20	7.5–7.8	0.792–1.008	[33,37-39]
	b	d ⁻¹	20	7.0–7.5	0.066–0.320	[38,40-42]
	$a^0_{\text{NH}_3}$	L/g-Bio/h	22	7.7–7.8	3.560–1 384.020	[43-45]
	$a^0_{\text{O}_2}$	L/g-Bio/h	25	7.5	90.470–2 222.222	[44-48]
	Y	mg-COD/mg-N	21–25	7.0–8.5	0.17–0.011	[38,41]
NOB	μ_{\max}	d ⁻¹	20	7.3–7.8	0.005–0.088	[35,49-51]
	B	d ⁻¹	20	7.0–7.5	0.045–0.170	[38,41-42]
	$a^0_{\text{NO}_2}$	L/g-Bio/h	25	7.3–7.6	10.560–1 315.790	[35,50-51]
	$a^0_{\text{O}_2}$	L/g-Bio/h	25	7.5–8.0	0.050–116.310	[35,45,48]
	Y	mg-COD/mg-N	25–30	7.5–8.0	0.08–0.011	[18,35,41,51]

动力学参数值范围基于不同研究条件获得, μ_{\max} : 最大比生长率; b : 好氧衰减率; $a^0_{\text{NH}_3}$: 对氨的比亲和力; $a^0_{\text{O}_2}$: 对氧的比亲和力; $a^0_{\text{NO}_2}$: 对亚硝酸盐的比亲和力; Y : 生长量

The large range of kinetic parameter values is due to different research conditions. μ_{\max} : Maximum specific growth rate; b : Aerobic decay rate; $a^0_{\text{NH}_3}$: Specific affinity for ammonia; $a^0_{\text{O}_2}$: Specific affinity for oxygen; $a^0_{\text{NO}_2}$: Specific affinity for nitrite; Y : Yield.

研究表明, 在主流 PN/A 系统中, AOB 比生长率高于 NOB^[48,52]。通过将 SRT 的倒数(即比生长率)控制在 AOB 和 NOB 比生长率差值区间内^[53], 利用动力学参数——稀释率(D)选择性保留比生长率快的 AOB, 而使比生长率慢的 NOB 流失, 这是实现短程硝化稳定运行的主要思路。但 SRT 过小不利于 AOB 持留, 进而影响 PN 系统稳定性。另外, 当温度降至 20 °C 以下时, NOB 和 AOB 生长速率差异较小^[52], 难以保证系统 SRT 控制的有效性, 继而限制这一方法的应用可行性。

就底物亲和力而言, AOB 对氨氮的亲和力明显高于 NOB。大量研究表明, PN/A 系统中高浓度 NH_4^+ 极大地丰富了 AOB 生物量, 尤其是对于具有较低氨亲和力的 k-AOB^[54-55]。例如, 在高氨氮废水短程硝化系统(进水浓度为 291–387 mg- NH_4^+ -N/L)中, AOB 生物量较 NOB 生物量高 3 个数量级, 而城市污水短程硝化系统(进水浓度为 42–53 mg- NH_4^+ -N/L)中差值仅 2 个数量级^[56], 这一研究结果表明 2 种菌的分离在高氨氮废水中更为显著。此外, Martinez-Rabert

等^[57]突破性地将研究点置于不同种属 NOB 对 NO_2^- 的亲和力差异, 发现具有细胞质朝向 NXR 的 NOB 种属(*Nitrobacter* 和 *Nitrococcus*)对 NO_2^- 的亲和力显著低于具有周质朝向 NXR 的 NOB 种属(*Nitrospira* 和 *Nitrospina*)和可溶性周质朝向 NXR 的 NOB 种属(*Nitrotoga*)。另外, 对 NO_2^- 亲和力的差异致使 *Nitrobacter* 和 *Nitrospira* 的分布取决于 NO_2^- 的浓度, 而 NO_2^- 负荷和饥饿条件似乎并不直接影响 NOB 的分布^[58]。理论上, 若将控制污水系统 NOB 中的优势种属为 *Nitrobacter*, 有可能降低 NOB 整体竞争力, 利于实现短程硝化, 提升系统脱氮效能。

2.2 群落构建

对于人工生态系统, 生物反应器中的微生物群落结构是决定废水处理功能、性能和稳定性的重要参数^[59], 但人们对这种群落的形成规则仍然知之甚少。微生物生态学在直接指导工程实践方面的薄弱现象也与微生物组成动态的不可预测性、群落对外部干扰的不可预判性息息相关。因此, 解析短程硝化系统中关于群落构建的生态学信息对其在工程应用方面的瓶颈突破具有重

要意义。

微生物群落组装过程是塑造群落结构的生态系统过程,可分为确定性过程和随机性过程两类(图 1)。确定性过程是指物种特征、物种间相互作用等生物因素和环境条件等非生物因素起决定性作用,微生物通常出现在合适特定生态位的环境^[60-62];随机性过程则是认为物种在生态上是等价的,不受其竞争能力差异影响,微生物出现在具有相同或重叠生态位的环境^[63-64]。前期研究^[65-67]发现,与随机机制相比,确定性机制在污水处理生物反应器群落组装中占据主导地位。因此,生物因素和非生物因素在短程硝化系统的微生物群落构建过程中至关重要,这为通过调控这些因素来实现微生物的选择性强化提供了理论依据。换言之,若营造利于 AOB 的环境条件、使 AOB 在相互作用中战胜 NOB,理论上短程硝化可处于长久稳定态。因此,下文将围绕 AOB 和 NOB 对环境因子的响应及相互作用进行论述。

2.3 环境因素

环境因素是影响 AOB 和 NOB 生态分离规律的重要驱动力,主要包括溶解氧、温度、pH 和抑制剂等(图 2)。AOB 和 NOB 的活性、丰度和群落结构在不同人工系统中具有差异性,根本原因在于二者对环境因子的响应不同,二者在污水处理领域中的最适生长环境如表 2 所示。

溶解氧对于 AOB 和 NOB 生态分离具有重要作用^[75]。基于 Monod 方程, AOB 和 NOB 的氧饱和常数分别为 0.3 mg/L 和 1.1 mg/L^[71],因而 AOB 往往被认为较 NOB 更利于氧气竞争^[76]。但 AOB 并非在所有情况下均具备氧气竞争的绝对优势,因为 NOB 中的 *Nitrospira* 能够适应持续的低 DO 环境,促使 NOB 群落向具有更高氧亲和力的内部物种结构转变^[77]。例如,当 DO 低于 0.5 mg/L 时, *Nitrospira* 的生长速度比 *Nitrobacter* 高 2 个数量级^[78]。而且,有学者发现 AOB 的氧亲和力显著高于具有细胞质朝向 NXR 的 NOB 种属,与具有周质朝向 NXR 的 NOB 种属的氧

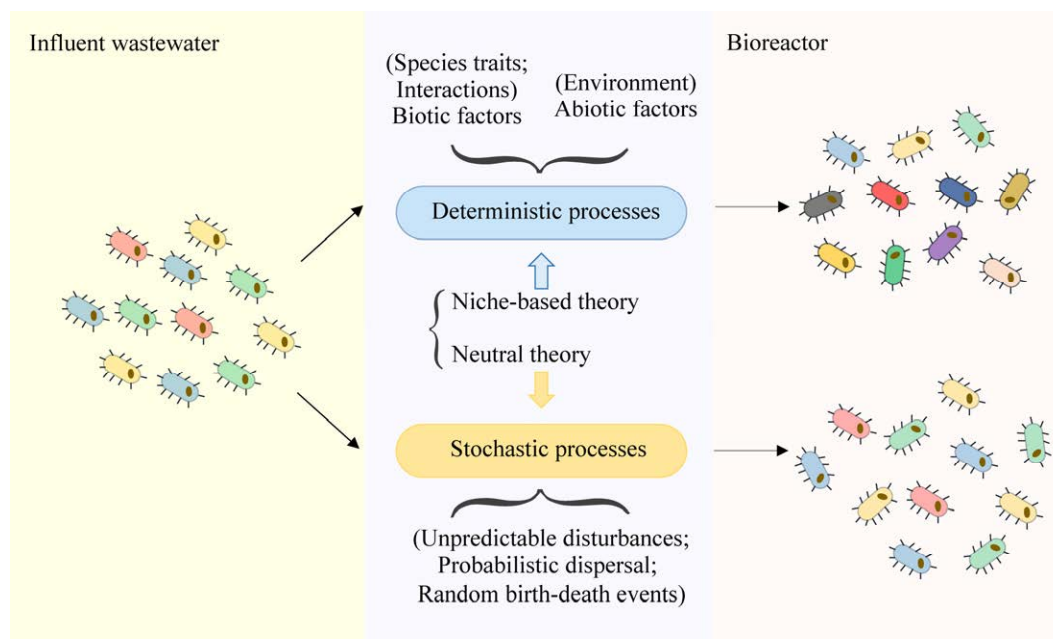


图 1 微生物群落组装过程

Figure 1 Microbial community assembly processes.

亲和力比较相近^[57]。换言之,在短程硝化系统中,当 *Nitrobacter* 是 NOB 群落中的优势种属时, AOB 将主导对氧气的竞争;而当 *Nitrospira* 在 NOB 群落中占主导地位时, NOB 与 AOB 的氧气竞争则将愈加激烈,这为调控短程硝化系统的微生物构造提供了重要思路。因此,若能控制 *Nitrobacter* 成为 NOB 优势种属将有助于实现短程硝化。事实上,已有研究表明,在缺氧/好氧交替条件下运行的反应器易实现 *Nitrobacter* 主导地位,硝化速率可达严格好氧条件的 2 倍^[79]。

Bao 等^[80]的研究发现,DO 水平突然上升(从 0.3 mg/L 到 1.8 mg/L)也会使 *Nitrobacter* 迅速成为优势物种,进而实现完全硝化向短程硝化的转变,这与常规调控策略有明显差异。

温度不仅是 AOB 和 NOB 生态位分化的主要因素,还能显著影响 AOB 与 NOB 各种生态型的相对丰度。研究表明,高温条件有利于短程硝化实现。在高于 20–25 °C 的温度条件下, AOB 生长速率比 NOB 快,有利于亚硝酸盐积累^[52]。Trojanowicz 等^[81]指出,温度高于 16 °C 可以提高

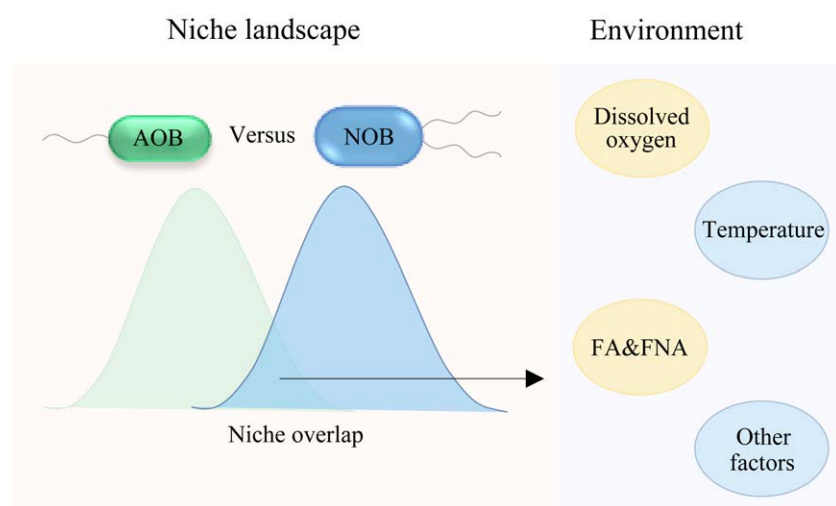


图 2 不同环境因素对 AOB-NOB 生态分离的相关影响

Figure 2 Correlative effects of different environmental factors on the niche separation of AOB-NOB.

表 2 AOB 和 NOB 在污水处理领域中的最适生长环境

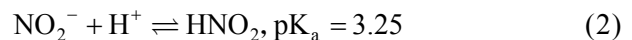
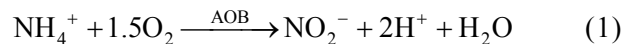
Table 2 The optimum growth environment of AOB and NOB in wastewater treatment systems

Item	AOB	NOB
溶解氧	0.5–1.5 ^[68]	1.0–2.5 ^[68]
Dissolved oxygen (mg/L)		
温度	30–35 ^[52]	10–25 ^[52,69]
Temperature (°C)		
pH	8.2±0.3 ^[70]	7.9±0.4 ^[70]
水力停留时间	10–13 ^[71]	2–6 ^[71]
Hydraulic retention time (d)		
固体停留时间	10–13 ^[71]	2–6 ^[71]
Solid residence time (d)		
碳氮比	<1.5 ^[72-73]	<1.5 ^[72,74]
Ratio of carbon to nitrogen		

AOB 和 NOB 的氮素转化率之比, 保证 PN/A 系统的良好运行。相对地, 低温条件抑制 AOB 和 NOB 生长, 但 AOB 遭受的影响更加显著, 易导致硝酸盐的积累^[82-83]。Zhang 等^[84]观察到, 当温度低于 5 °C 时 AOB 的数量比例为 32.9%, 而在 14 °C 和 28 °C 则分别达到 35.1% 和 41.5%, 但 NOB 的数量比例在温度低于 5、14 和 28 °C 时分别为 21.1%、21.9% 和 25.2%。然而有研究表明^[85-86], 短程硝化作用可以在低温下实现并保持稳定。Gilbert 等^[87]考察了 PN/A 工艺对温度梯度的耐受性, 创新性地提出冬季低温可能有助于抑制 NOB, 因为在低于 13 °C 的温度条件下 NOB 受影响最大, 而且活性无法恢复。Li 等^[88]推测 AOB 的优势种属 *Nitrosomonas* 在较低温度下能够存活也有益于短程硝化的实现。此外, 两种菌在属水平上对低温胁迫的抗性也存在差异: AOB 种属 *Nitrosospira* 比 *Nitrosomonas* 具有更强抗性^[54,89], NOB 种属 *Nitrospira* 较 *Nitrobacter* 对低温环境的适应性更强^[90]。在 10 °C 时, AOB 以 *Nitrosomonas* 为主, NOB 以 *Nitrospira* 为主; 在 5 °C 时, AOB 和 NOB 分别以 *Nitrosospira* 和 *Candidatus Nitromaritima* 为主^[91]。

游离氨(free ammonia, FA)和游离亚硝酸(free nitrous acid, FNA)已被用作实现短程硝化的核心抑制剂^[92-93]。一方面, FA 能作为 AOB 基质促进氨氧化过程; 另一方面, AOB 较 NOB 具有更高的 FA 抑制阈值和更快的活性恢复速度, FA 可作为抑制剂用于选择性淘汰 NOB^[94-95]。据报道, FA 对 NOB 的抑制作用从低于 1 mg-NH₃-N/L 开始有效, 当高于 6 mg-NH₃-N/L 时很可能完全停止 NOB 生长; 相比之下, AOB 的 FA 抑制阈值可达 16 mg-NH₃-N/L^[96]。Wu 等^[53]先将硝化污泥暴露于 FA, 再交替暴露在高 FA 和 FNA 中, 使得 AOB 群落对 FA 和 FNA 产生抗性, 同时系统中检测不到 NOB 属, 基本实现了 NOB

的完全抑制。有证据表明, 一旦 NOB 被控制到最低水平, 很难在短时间内重新聚集^[53,92]。此外, 不同 NOB 物种对 FA 的耐受性也有所差异, *Nitrotoga* 具有比 *Nitrospira* 更高的 FA 耐受性^[48], 尤其当 FA 浓度低于 30 µg-N/L 时, 污水中的优势种属 *Nitrospira* 比 *Nitrobacter* 更敏感^[97]。结合前文, 将短程硝化工艺用于处理高氨氮废水时, FA 对 NOB 的抑制效应将会更突出。然而, NOB 也已被证实对 FA 具有一定适应性。An 等^[98]将好氧颗粒在反应器中连续暴露于 FA [(0.77±0.55) mg-N/L] 近 18 个月后, 固定在较大颗粒中的 NOB 对 FA 具有很强抗性, 短程硝化作用逐渐转变为完全硝化作用。围绕污水处理系统的研究表明, NOB 物种对 FNA 较 AOB 更敏感^[99]。NOB 的 FNA 抑制活性下降 50% 的阈值范围是 0.42–1.72 mg-N/L, 较低浓度的 FNA (0.011–0.07 mg-N/L) 即对 NOB 活性具有抑制作用, 而当 FNA 浓度达到 0.026–0.22 mg-N/L 时将会完全抑制 NOB^[41]。FNA 的抑制作用在高氨氮废水(如厌氧消化液、垃圾渗沥液、粪便污水等)中尤为显著^[93,100], 这依赖于高强度氨的氧化, 如方程(1)、(2)所示。此外, 还有学者创新性地将生物反应器置于酸性环境下运行, 利用 AOB 耐酸性特性维持体系中 FNA [方程(3)^[101]] 以实现出水中稳定积累亚硝酸盐^[102], 同时扩大了短程硝化的应用广度。



$$\text{HNO}_2(\text{mg} - \text{N/L}) = \frac{\text{total nitrite as N}(\text{mg/L})}{10^{\text{pH}} e^{-2300/(273+\text{temp}(\text{°C}))}} \quad (3)$$

2.4 相互作用

除环境因素外, AOB 和 NOB 分类群相关性中的竞争、合作等相互作用也被证明对生态学中的群落组成产生影响(图 3)^[103]。

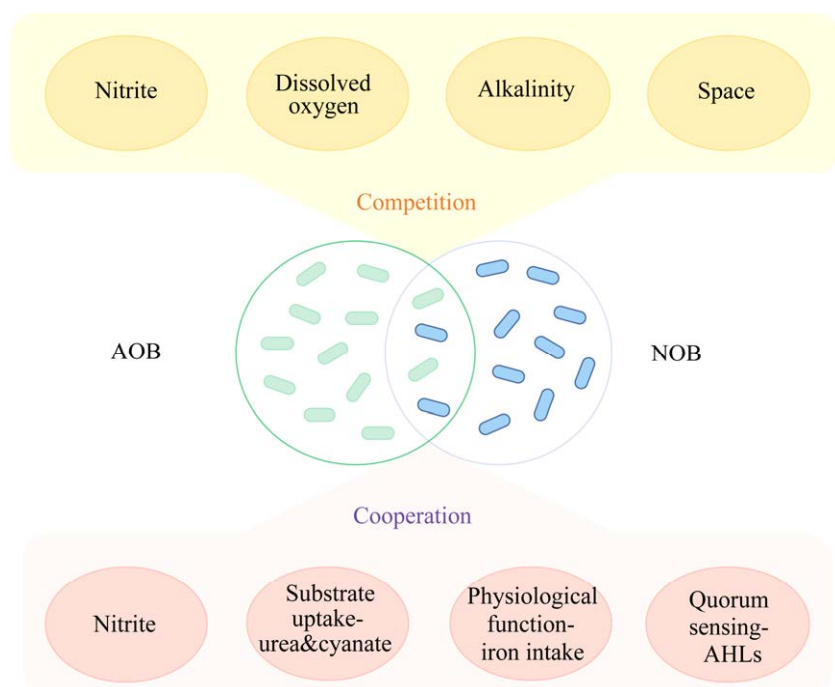


图3 分类群相关性中竞争和合作对 AOB-NOB 群落组成影响

Figure 3 Effect of the competition and cooperation in taxon relatedness on the community composition of AOB-NOB.

2.4.1 竞争关系

生态位与种间竞争紧密相关^[104]。对于 AOB 和 NOB 而言, 营养资源是微生物竞争的焦点。亚硝酸盐作为 NOB 生长所需底物, 可以被 AOB 通过反硝化作用还原成 NO ^[105], 因而在污水处理体系中 AOB 和 NOB 存在对亚硝酸盐的竞争。一方面, 这种竞争关系会导致亚硝酸盐的消耗, 给以短程硝化为前提的相关耦合工艺体系如 PN/A 工艺、同步短程硝化反硝化工艺等带来负面影响; 另一方面, 鉴于高浓度亚硝酸盐对硝化菌生长具有毒害性^[106], 此竞争一定程度上会减弱对方微生物可利用的亚硝酸盐浓度, 间接促进 AOB 和 NOB 生长发育。

由不同物种产生的氧亲和力差异也可以介导竞争。一般情况下, AOB 对溶解氧的竞争能力要强于 NOB, 在硝化系统中 AOB 也相对更易主导竞争进程。生态学中的资源竞争模型^[107]指出,

在一定资源浓度下, 相互竞争的微生物可以稳定共存; 在其他条件下, 由于严重的资源限制, 特定的类群可能会被竞争对手击败。随着时间的推移, 有限资源的消耗将会塑造新的竞争进程。类似地, 当溶解氧充足时, AOB 和 NOB 能够以一定比例共存。据统计, 在 PN/A 系统中, AOB 活性是 NOB 活性的 2.4–53.0 倍^[108]。由于 NOB 的氧气亲和力低于 AOB, 低溶解氧条件易产生环境胁迫, 导致 NOB 生物量减少, 对以 *Nitrobacter* 为 NOB 优势种属的高氨氮废水系统的影响尤为显著, 而 *Nitrospira* 可以逐渐适应低氧环境并与 AOB 展开竞争, 以帮助 NOB 在体系中占据更多的生态位点。

另外, AOB 与 NOB 的竞争离不开对碱度的争夺。PN 系统中的碱度具有两种功能, 一部分用于维持短程硝化所需的 pH 条件; 另一部分用于中和短程硝化产生的酸。理论上, 短程硝化过

程的碱度消耗高于亚硝酸盐氧化过程,因为后者不产生氢离子^[109],因而 AOB 对碱度的获取更加迫切。有文献报道 AOB 和 NOB 最适 pH 值分别为 8.2 ± 0.3 和 7.9 ± 0.4 ^[70], Zhang 等^[110]也证明了较高 pH 更有利于 AOB 种群的富集。

此外, AOB 和 NOB 群落之间还存在对空间的生存竞争关系。在硝化系统中, NOB 菌落的密度低于 AOB 菌落,总体上 NOB 菌落和细胞的分布比 AOB 菌落更均匀^[36]。Okabe 等^[111]考察了市政污水生物膜和自养硝化生物膜中硝化细菌的空间分布,结果表明 AOB 主要分布在整个生物膜中,而 NOB 主要分布在常规活性污泥和硝化强化活性污泥的内部。一般而言,氮循环微生物在短程硝化的颗粒中具有清晰的径向分层,这是各种细菌在对生长空间竞争后出现的生态分离现象。AOB 被限制在颗粒的最外层,其次是 NOB 在表层下的薄有氧区域,而内层则由厌氧菌占主导地位^[112]。生物膜中 AOB 和 NOB 两类微生物的分布特点与颗粒中的分布近乎一致^[113]。

2.4.2 合作关系

尽管 AOB 和 NOB 存在明显的竞争关系,但学者们逐渐意识到它们也共同参与了需要合作的多物种水平行为,即二者在人工生境中呈共生关系。依据对共生关系的生物体利弊关系而言,其分为互惠共生、偏利共生、竞争共生和寄生共生等种间关系^[114]。

AOB 和 NOB 具有相似的生长要求,能够通过中间硝化产物——亚硝酸盐在生理方面产生联系。NOB 能利用 AOB 代谢产生的亚硝态氮作为底物实现自身代谢,又为 AOB 削弱了亚硝酸盐的毒害,因此二者往往在硝化系统中呈共生关系。在反应器运行中观察到亚硝酸盐的产生和消耗,以及氧化期氨氮的利用和硝酸盐的产生,都可以归因于 AOB 和 NOB 的协同作用。硝化菌强化活性污泥中发生的亚硝酸盐的反复循环,在

生态学中被称为“盛衰”或“盛宴饥荒”^[36],这种现象充分体现了 AOB 和 NOB 的活动周期。

基于底物利用的相互作用广泛分布于 AOB 和 NOB 之间。氨被公认是促进 AOB 生长的能源,除直接供给外,尿素和氰酸盐作为氨的来源常被用作短程硝化系统的基质。但 AOB 不能直接利用尿素作为氨氧化的底物,因其普遍不具有分泌脲酶的能力。而有一些 NOB 种属(如 *Nitrospira*)具有编码脲酶的基因^[115-116],能够分解尿素向 AOB 供应氨,并由一种联合体通过相互补充来完成硝化。同时,尿素分解产生的碱度也可以用于弥补氨氧化过程的 pH 下降。Koch 等^[115]以尿素作为底物,将能够分泌脲酶的 NOB 与不产脲酶的 AOB 共培养,发现二者可以共同生长并观察到硝酸盐的产生,证明了二者间的共生关系。除尿素外,对氰酸盐的利用也呈现出相似的机制。据报道, *N. gargensis* 是唯一具有氰化酶编码基因的 AOB^[117],但并未在污水处理体系中发现其存在,因此认为短程硝化系统中的 AOB 所有测序基因组都不含氰化酶编码基因。然而,几乎所有基因组序列的 NOB 都包含一个被注释为氰化酶的基因^[118]。在以生物膜或颗粒介导的 PN 系统中 NOB 通常生长于距 AOB 较近的空间位置,能够借助氰化酶解毒体内的氰酸盐,同时形成的铵被分泌到环境后可作为 AOB 的能量来源和还原剂,产生亚硝酸盐供 NOB 利用。这种相互补充的模式使 AOB 和 NOB 可以共同转化氰酸盐以产生能量供给正常的生命活动。以氰酸盐为底物的 AOB-NOB 体系存在证明了这一共生关系^[119],在生态学上称之为偏利共生现象。

在 AOB 和 NOB 生理功能表现过程中也发现有互补现象的存在。铁是两种硝化细菌代谢必需的元素,铁载体的产生、释放和吸收是获取环境中铁元素的关键微生物机制^[120]。对于 AOB 而言,一些种属(如 *Nitrosomonas europaea*)自身并

不含有编码铁载体的基因, 无法直接摄取铁元素, 但其却含有编码铁载体受体的基因^[121], 可以利用其他微生物产生的铁载体摄取铁元素。据报道, 污水处理体系中的大多数 NOB 种属(如 *Nitrobacter*、*Nitrospira*)能够合成铁载体^[116], 因此可以与 AOB 相互协作, 实现 AOB 对铁元素的摄取, 以帮助 AOB 更好地维持生理状态。

此外, AOB 和 NOB 之间存在群体感应(quorum sensing, QS)。基于 QS 的信息交换是一种重要的微生物通讯机制, 依赖于信号物质(如酰基高丝氨酸内酯类化合物, AHLs)的分泌和感应^[122]。据报道, AOB 和 NOB 都可以产生 C8-HSL 和 C10-HSL (属于 AHLs)^[123-124], 并且不同的细菌可以产生和感知具有相似酰基链长度的 AHLs^[125]。因此, C8-HSL 和 C10-HSL 可能被 AOB 和 NOB 利用, 并在群落之间的生物通讯中发挥重要作用。

总而言之, AOB 和 NOB 在短程硝化体系中以偏利共生、互利共生的模式存在。就调控 AOB 淘汰 NOB 的目的而言, 以偏利共生模式进行的合作关系显然利于实现目标, 而以互利共生模式进行的合作关系虽无法直接促进 NOB 淘汰, 但一定程度上有利于 AOB 生长发育, 应综合考虑前文所述的其他因素, 优化调控污水系统环境和运行条件, 进而确保 AOB 成为优势种群。

3 总结与展望

硝化微生物在污水处理厂脱氮过程中发挥重要作用, 对脱氮构筑物设计和出水水质起决定作用。在污水处理厂生物脱氮效能研究中, 掌握脱氮体系中微生物的种类功能、与环境的相互作用及群落组装演替均至关重要。短程硝化是一项极具应用前景的新型生物脱氮工艺, 其功能微生物 AOB 的有效富集和 NOB 的高效抑制是启动和维持短程硝化系统稳定运行的关键。

本文基于生态学角度, 系统介绍了 AOB 和 NOB 的基础分类、生理性能和生态位分离, 重点综述了短程硝化系统中 AOB 和 NOB 的生长动力学、群落构建、环境因素和相互作用, 为短程硝化工艺的后续研究及推广提供指导。通过对相关研究结果的梳理总结发现, 仍有如下问题亟待解决: (1) 目前 AOB 和 NOB 仍难以在纯菌株水平上开展特性研究, 因此较难完全解析两种微生物代谢途径和功能特征, 继而难以提出短程硝化系统中潜在、确切的微生物机制; (2) 鉴于生态学信息获取的延迟性和局限性, 当前迫切需要解决如何更加直接、全面、快速地获取生物脱氮微生物群落信息的问题; (3) 因微生物组成动态和适应策略的高度不可预知性, AOB 和 NOB 的生态学信息目前在直接指导短程硝化实践方面仍较有限。

考虑到环境工程学和微生物生态学交叉的必要性, 在今后发展中, 污水处理学者和微生物学者可共同致力于以下几个方面的发展, 从而最大程度地为污水处理厂生物脱氮新工艺的高效稳定运行提供理论和技术支撑。

(1) 探寻新的技术手段以实现 AOB 和 NOB 的纯培养。采用特定选择性培养基, 控制 DO、温度、pH 等条件, 以及增加或减少特定生长因子等是分离培养两种微生物的经典策略。此外, 基于液滴的微流控技术在微生物学方面表现出高通量单细胞培养、靶向测序和单细胞测序的优势, 其将对未来 AOB 和 NOB 的纯培养发挥一定作用, 但在好氧菌分离方面的应用潜力还需进一步研究。细胞分选技术在硝化菌的分离中应用广泛, 既能保证培养条件, 又可规避种间竞争影响, 与微流控技术耦合应用将为 AOB 和 NOB 的纯培养提供新思路。

(2) 开发和标准化高通量分子技术, 以快速检查和筛选短程硝化系统中 AOB 和 NOB 的组

成与活动。高通量分子方法的进步为研究微生物世界中的竞争、生态位分配等现象提供了手段。宏基因组学、宏转录组学、宏蛋白质组学和代谢组学能够在特定环境条件下对整个微生物群落进行独立于培养的分析,为探索生态系统的遗传和生理多样性提供可能性,从而产生有关微生物特性和潜在功能的信息。将上述方法组合,多角度分析 AOB 和 NOB 之间物质系统利用和信号分子调控的原理和机制,有助于加深对两种微生物之间生态位分配和群体感应调控作用的理解,进而有效揭示短程硝化系统微生物种群的结构-功能关系。

(3) 借助系统微生物学方法整合 AOB 和 NOB 生态信息,结合新的计算方法进行全面建模,以预测短程硝化系统对外部扰动的响应。将 AOB 和 NOB 生态信息用于提取驱动短程硝化系统主要过程的预测模型开发,对于更好地设计、控制和理解短程硝化系统至关重要。为解决多个指标之间相关性问题的,可采用多元方法研究高维组学数据矩阵之间的相互作用,其中由主成分分析和偏最小二乘分析构成的数据降维已成为主要分析方法。此外,未来进展将与硝化过程微生物数据库的建设(包括微生物生态学信息和工程实践操作参数)相关联。相关工作将有助于更好地设计短程硝化系统和维持高效运行。

REFERENCES

- [1] PENG ZX, LOU TY, JIANG K, NIU NQ, WANG J, Li L. Nitrification characteristics of long-term idle aerobic activated sludge during domestication[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28(18): 23386-23394.
- [2] ZHANG LY, ZHANG Q, DAI JT, CHEN YH, ZHU Z, LI XY, PENG YZ. Rapidly achieving and optimizing simultaneous partial nitrification denitrification and anammox integrated process by hydroxylamine addition for advanced nitrogen removal from domestic wastewater[J]. *Bioresource Technology*, 2021, 342: 125987.
- [3] WANG H, WANG JJ, ZHOU MD, WANG WG, LIU C, WANG YY. A versatile control strategy based on organic carbon flow analysis for effective treatment of incineration leachate using an anammox-based process[J]. *Water Research*, 2022, 215: 118261.
- [4] XIA JH, CHEN D, HOU C, LI Y, JIANG XB, SHEN JY. Reductive potential from cathode electrode as an option for the achievement of short-cut nitrification in bioelectrochemical systems[J]. *Bioresource Technology*, 2021, 338: 125553.
- [5] WANG JJ, JIANG ZW, WANG WG, WANG H, ZHANG Y, WANG YY. The connection between aeration regimes and EPS composition in nitrification biofilm[J]. *Chemosphere*, 2021, 265: 129141.
- [6] ZHU YJ, CAO LJ, WANG YY. Characteristics of a self-forming dynamic membrane coupled with a bioreactor in application of anammox processes[J]. *Environmental Science & Technology*, 2019, 53(22): 13158-13167.
- [7] CHI YL, SHI X, JIN PK, WANG XCC, REN T, REN B, JIN X. Enhanced nitrogen removal by partial nitrification-anammox process with a novel high-frequency micro-aeration (HFMA) mode: metabolic interactions among functional bacteria[J]. *Bioresource Technology*, 2021, 342: 125917.
- [8] WANG ZY, ZHENG M, MENG J, HU ZT, NI GF, CALDERON AG, LI HJ, DE CLIPPELEIR H, AL-OMARI A, HU SH, YUAN ZG. Robust nitrification sustained by acid-tolerant ammonia-oxidizing bacteria[J]. *Environmental Science & Technology*, 2021, 55(3): 2048-2056.
- [9] KENT TR, SUN Y, AN Z, BOTT CB, WANG ZW. Mechanistic understanding of the NOB suppression by free ammonia inhibition in continuous flow aerobic granulation bioreactors[J]. *Environment International*, 2019, 131: 105005.
- [10] CERRUTI M, GUO B, DELATOLLA R, de JONGE N, HOMMES-de VOS van STEENWIJK A, KADOTA P, LAWSON CE, MAO T, OOSTERKAMP MJ, SABBA F, STOKHOLM-BJERREGAARD M, WATSON I, FRIGON D, WEISSBRODT DG. Plant-wide systems microbiology for the wastewater industry[J]. *Environmental Science: Water Research & Technology*, 2021, 7(10): 1687-1706.
- [11] WOESE CR, WEISBURG WG, PASTER BJ, HAHN CM, TANNER RS, KRIEG NR, KOOPS HP, HARMS H, STACHEBRANDT E. The phylogeny of purple bacteria: the beta subdivision[J]. *Systematic and Applied*

- Microbiology, 1984, 5(3): 327-336.
- [12] BARTROLÍ A, PÉREZ J, CARRERA J. Applying ratio control in a continuous granular reactor to achieve full nitrification under stable operating conditions[J]. Environmental Science & Technology, 2010, 44(23): 8930-8935.
- [13] 陈泉睿, 樊景凤, 王斌. 氨氧化微生物在河口与海洋中的生态位研究进展[J]. 海洋环境科学, 2019, 38(1): 129-138.
- CHEN QR, FAN JF, WANG B. Research advances in niche of ammonia-oxidizing microorganisms in estuaries and oceans[J]. Marine Environmental Science, 2019, 38(01): 129-138 (in Chinese).
- [14] HUANG JY, WANG X, WANG XY, CHEN YJ, YANG ZW, XIE SG, LI TT, SONG S. Distribution characteristics of ammonia-oxidizing microorganisms and their responses to external nitrogen and carbon in sediments of a freshwater reservoir, China[J]. Aquatic Ecology, 2022, 56(3): 841-857.
- [15] DAI SY, LIU Q, ZHAO J, ZHANG JB. Ecological niche differentiation of ammonia-oxidising archaea and bacteria in acidic soils due to land use change[J]. Soil Research, 2018, 56(1): 71-79.
- [16] PHILLIPS CJ, SMITH Z, EMBLEY TM, PROSSER JI. Phylogenetic differences between particle-associated and planktonic ammonia-oxidizing bacteria of the beta subdivision of the class Proteobacteria in the Northwestern Mediterranean Sea[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1999, 65(2): 779-786.
- [17] WANG WG, XIE HC, WANG H, XUE H, WANG JJ, ZHOU MD, DAI XH, WANG YY. Organic compounds evolution and sludge properties variation along partial nitrification and subsequent anammox processes treating reject water[J]. Water Research, 2020, 184: 116197.
- [18] EHRICH S, BEHRENS D, LEBEDEVA E, LUDWIG W, BOCK E. A new obligately chemolithoautotrophic, nitrite-oxidizing bacterium, *Nitrospira moscoviensis* sp. nov. and its phylogenetic relationship[J]. Archives of Microbiology, 1995, 164(1): 16-23.
- [19] SOROKIN DY, LÜCKER S, VEJMEJKOVA D, KOSTRIKINA NA, KLEEREBEZEM R, RIJSTRA WIC, DAMSTÉ JSS, LE PASLIER D, MUYZER G, WAGNER M, van LOOSDRECHT MCM, DAIMS H. Nitrification expanded: discovery, physiology and genomics of a nitrite-oxidizing bacterium from the phylum chloroflexi[J]. The ISME Journal, 2012, 6(12): 2245-2256.
- [20] SPIECK E, BOCK E. The Lithoautotrophic Nitrite-Oxidizing Bacteria[A]//Brenner DJ, Krieg NR, Staley JT, Garrity GM. Bergey's Manual® of Systematic Bacteriology: Volume Two: The Proteobacteria, Part A Introductory Essays[M]. Second Edition. Boston, MA: Springer US, 2005: 149-153.
- [21] NGUGI DK, BLOM J, STEPANAUSKAS R, STINGL U. Diversification and niche adaptations of *Nitrospina*-like bacteria in the polyextreme interfaces of Red Sea brines[J]. The ISME Journal, 2016, 10(6): 1383-1399.
- [22] HOU L, XIE XB, WAN XH, KAO SJ, JIAO NZ, ZHANG Y. Niche differentiation of ammonia and nitrite oxidizers along a salinity gradient from the Pearl River estuary to the South China Sea[J]. Biogeosciences, 2018, 15(16): 5169-5187.
- [23] FRENCH E, KOZLOWSKI JA, BOLLMANN A. Competition between ammonia-oxidizing archaea and bacteria from freshwater environments[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2021, 87(20): e0103821.
- [24] MALINOWSKI M, ALAWI M, KROHN I, RUFF S, INDENBIRKEN D, ALAWI M, KARRASCH M, LÜSCHOW R, STREIT WR, TIMMERMAN G, POMMERENING-RÖSER A. Deep amoA amplicon sequencing reveals community partitioning within ammonia-oxidizing bacteria in the environmentally dynamic estuary of the River Elbe[J]. Scientific Reports, 2020, 10: 17165.
- [25] HAN S, ZENG LY, LUO XS, XIONG X, WEN SL, WANG BR, CHEN WL, HUANG QY. Shifts in *Nitrobacter*- and *Nitrospira*-like nitrite-oxidizing bacterial communities under long-term fertilization practices[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 124: 118-125.
- [26] HAYATSU M, KATSUYAMA C, TAGO K. Overview of recent researches on nitrifying microorganisms in soil[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2021, 67(6): 619-632.
- [27] DUAN HR, YE L, LU XY, YUAN ZG. Overcoming nitrite oxidizing bacteria adaptation through alternating sludge treatment with free nitrous acid and free ammonia[J]. Environmental Science & Technology, 2019, 53(4): 1937-1946.
- [28] KLEEREBEZEM R, LÜCKER S. Cyclic conversions in the nitrogen cycle[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 622504.
- [29] WILSON DF, MATSCHINSKY FM. Metabolic homeostasis in life as we know it: its origin and thermodynamic basis[J]. Frontiers in Physiology, 2021, 12: 658997.
- [30] DAIMS H, LÜCKER S, WAGNER M. A new perspective on microbes formerly known as

- nitrite-oxidizing bacteria[J]. Trends in Microbiology, 2016, 24(9): 699-712.
- [31] MANGIAPIA M, SCOTT K. From CO₂ to cell: energetic expense of creating biomass using the Calvin-Benson-Bassham and reductive citric acid cycles based on genome data[J]. FEMS Microbiology Letters, 2016, 363(7): fnw054.
- [32] MITTELBACH GG, MCGILL BJ. Community Ecology[M]. Second edition. Oxford: Oxford University Press, 2019: 63-80.
- [33] SKOYLES A, CHAGANTI SR, MUNDLE SOC, WEISNER CG. 'Nitrification kinetics and microbial community dynamics of attached biofilm in wastewater treatment'[J]. Water Science and Technology, 2020, 81(5): 891-905.
- [34] RUIZ-MARTINEZ A, CLAROS J, SERRALTA J, BOUZAS A, FERRER J. Modeling the decay of nitrite oxidizing bacteria under different reduction potential conditions[J]. Process Biochemistry, 2018, 71: 159-165.
- [35] USHIKI N, JINNO M, FUJITANI H, SUENAGA T, TERADA A, TSUNEDA S. Nitrite oxidation kinetics of two *Nitrospira* strains: The quest for competition and ecological niche differentiation[J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2017, 123(5): 581-589.
- [36] SEPEHRI A, SARRAFZADEH MH. Activity enhancement of ammonia-oxidizing bacteria and nitrite-oxidizing bacteria in activated sludge process: metabolite reduction and CO₂ mitigation intensification process[J]. Applied Water Science, 2019, 9(5): 131.
- [37] YU LT, CHEN SD, CHEN WJ, WU J. Experimental investigation and mathematical modeling of the competition among the fast-growing "*r-strategists*" and the slow-growing "*K-strategists*" ammonium-oxidizing bacteria and nitrite-oxidizing bacteria in nitrification[J]. Science of the Total Environment, 2020, 702: 135049.
- [38] JUBANY I, CARRERA J, LAFUENTE J, BAEZA JA. Start-up of a nitrification system with automatic control to treat highly concentrated ammonium wastewater: Experimental results and modeling[J]. Chemical Engineering Journal, 2008, 144(3): 407-419.
- [39] LEYVA-DÍAZ JC, MUÑO MD, FENICE M, POYATOS JM. Respirometric method for kinetic modeling of ammonium-oxidizing and nitrite-oxidizing bacteria in a membrane bioreactor[J]. AIChE Journal, 2020, 66(8): e16271.
- [40] AHN JH, YU R, CHANDRAN K. Distinctive microbial ecology and biokinetics of autotrophic ammonia and nitrite oxidation in a partial nitrification bioreactor[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2008, 100(6): 1078-1087.
- [41] LIU XG, KIM MG, NAKHLA G, ANDALIB M, FANG Y. Partial nitrification-reactor configurations, and operational conditions: performance analysis[J]. Journal of Environmental Chemical Engineering, 2020, 8(4): 103984.
- [42] CHEN J, LU YX, CHENG J, ZHANG JQ. Effect of starvation on the nitrification performance of constructed rapid infiltration systems[J]. Environmental Technology, 2019, 40(11): 1408-1417.
- [43] val del RIO A, CAMPOS JL, da SILVA C, PEDROUSO A, MOSQUERA-CORRAL A. Determination of the intrinsic kinetic parameters of ammonia-oxidizing and nitrite-oxidizing bacteria in granular and flocculent sludge[J]. Separation and Purification Technology, 2019, 213: 571-577.
- [44] PARK BJ, PARK SJ, YOON DN, SCHOUTEN S, SINNINGHE DAMSTÉ JS, RHEE SK. Cultivation of autotrophic ammonia-oxidizing archaea from marine sediments in coculture with sulfur-oxidizing bacteria[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2010, 76(22): 7575-7587.
- [45] LAANBROEK HJ, GERARDS S. Competition for limiting amounts of oxygen between *Nitrosomonas europaea* and *Nitrobacter winogradskyi* grown in mixed continuous cultures[J]. Archives of Microbiology, 1993, 159(5): 453-459.
- [46] SÁNCHEZ O, MARTÍ MC, ASPÉ E, ROECKEL M. Nitrification rates in a saline medium at different dissolved oxygen concentrations[J]. Biotechnology Letters, 2001, 23(19): 1597-1602.
- [47] LAANBROEK HJ, BODELIER PLE, GERARDS S. Oxygen consumption kinetics of *Nitrosomonas europaea* and *Nitrobacter hamburgensis* grown in mixed continuous cultures at different oxygen concentrations[J]. Archives of Microbiology, 1994, 161(2): 156-162.
- [48] WANG ZY, ZHENG M, HU ZT, DUAN HR, de CLIPPELEIR H, AL-OMARI A, HU SH, YUAN ZG. Unravelling adaptation of nitrite-oxidizing bacteria in mainstream PN/A process: mechanisms and counter-strategies[J]. Water Research, 2021, 200: 117239.
- [49] HUNIK JH, MEIJER HJG, TRAMPER J. Kinetics of *Nitrobacter agilis* at extreme substrate, product and salt concentrations[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 1993, 40(2): 442-448.
- [50] 张宇坤, 张亮, 董怡君, 顾升波, 彭永臻. 盐度对硝酸细菌活性的影响及动力学特性[J]. 中国环境科学, 2020, 40(5): 2047-2052.

- ZHANG YK, ZHANG L, DONG YJ, GU SB, PENG YZ. Effect of salinity on activity of nitrite-oxidizing bacteria and kinetic characterization[J]. China Environmental Science, 2020, 40(5): 2047-2052 (in Chinese).
- [51] NOWKA B, DAIMS H, SPIECK E. Comparison of oxidation kinetics of nitrite-oxidizing bacteria: nitrite availability as a key factor in niche differentiation[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2015, 81(2): 745-753.
- [52] HELLINGA C, SCHELLEN AAJC, MULDER JW, VAN LOOSDRECHT MCM, HEIJNEN JJ. The sharon process: an innovative method for nitrogen removal from ammonium-rich waste water[J]. Water Science and Technology, 1998, 37(9): 135-142.
- [53] WU J, KONG Z, LUO ZB, QIN Y, RONG C, WANG TJ, HANAOKA T, SAKEMI S, ITO M, KOBAYASHI S, KOBAYASHI M, XU KQ, KOBAYASHI T, KUBOTA K, LI YY. A successful start-up of an anaerobic membrane bioreactor (AnMBR) coupled mainstream partial nitrification-anammox (PN/A) system: a pilot-scale study on *in situ* NOB elimination, AnAOB growth kinetics, and mainstream treatment performance[J]. Water Research, 2021, 207: 117783.
- [54] 李金成, 郭雅妮, 齐嵘, 杨敏. A^2/O 与倒置 A^2/O 工艺低温条件下的氨氮去除能力解析[J]. 环境科学, 2021, 42(8): 3866-3874
- LI JC, GUO YN, QI R, YANG M. Ammonia nitrogen removal performance with parallel operation of conventional and inverted A^2/O sewage treatment processes in winter[J]. Environmental Science, 2021, 42(8): 3866-3874 (in Chinese).
- [55] YIN QD, SUN YP, LI B, FENG ZL, WU GX. The r/K selection theory and its application in biological wastewater treatment processes[J]. Science of the Total Environment, 2022, 824: 153836.
- [56] 赵志瑞, 马斌, 张树军, 李滨, 白志辉, 王晓辉, 庄国强, 张洪勋. 高氨氮废水与城市生活污水短程硝化系统菌群比较[J]. 环境科学, 2013, 34(4): 1448-1456.
- ZHAO ZR, MA B, ZHANG SJ, LI B, BAI ZH, WANG XH, ZHUANG GQ, ZHANG HX. Comparing microbial community of high ammonia wastewater and municipal sewage in a partial nitrification system[J]. Environmental Science, 2013, 34(4): 1448-1456 (in Chinese).
- [57] MARTINEZ-RABERT E, SMITH CJ, SLOAN WT, GONZÁLEZ-CABALEIRO R. Biochemistry shapes growth kinetics of nitrifiers and defines their activity under specific environmental conditions[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2022, 119(5): 1290-1300.
- [58] KIM DJ, KIM SH. Effect of nitrite concentration on the distribution and competition of nitrite-oxidizing bacteria in nitrification reactor systems and their kinetic characteristics[J]. Water Research, 2006, 40(5): 887-894.
- [59] FREE A, MCDONALD MA, PAGALING E. Diversity-function relationships in natural, applied, and engineered microbial ecosystems[J]. Advances in Applied Microbiology, 2018, 105: 131-189.
- [60] XIA Y, WEN XH, ZHANG B, YANG YF. Diversity and assembly patterns of activated sludge microbial communities: a review[J]. Biotechnology Advances, 2018, 36(4): 1038-1047.
- [61] MONY C, VANDENKOORNHUYSE P, BOHANNAN BJM, PEAY K, LEIBOLD MA. A landscape of opportunities for microbial ecology research[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 561427.
- [62] LIU JW, MENG Z, LIU XY, ZHANG XH. Microbial assembly, interaction, functioning, activity and diversification: a review derived from community compositional data[J]. Marine Life Science & Technology, 2019, 1(1): 112-128.
- [63] NING DL, DENG Y, TIEDJE JM, ZHOU JZ. A general framework for quantitatively assessing ecological stochasticity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116(34): 16892-16898.
- [64] ZHOU JZ, NING DL. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology?[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2017, 81(4): e00002-e00017.
- [65] LEE SH, KANG HJ, PARK HD. Influence of influent wastewater communities on temporal variation of activated sludge communities[J]. Water Research, 2015, 73: 132-144.
- [66] YUAN SS, XU RH, WANG DP, LIN QN, ZHOU SY, LIN JY, XIA LC, FU Y, GAN ZH, MENG FG. Ecological linkages between a biofilm ecosystem and reactor performance: the specificity of biofilm development phases[J]. Environmental Science & Technology, 2021, 55(17): 11948-11960.
- [67] KIM T, BEHRENS S, LAPARA TM. Direct evidence for deterministic assembly of bacterial communities in full-scale municipal wastewater treatment facilities[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2021, 87(20): e0108621.
- [68] HANAKI K, WANTAWIN C, OHGAKI S. Nitrification at low levels of dissolved oxygen with and without organic loading in a suspended-growth reactor[J]. Water Research, 1990, 24(3): 297-302.

- [69] TAYLOR AE, MELLBYE BL. Differential responses of the catalytic efficiency of ammonia and nitrite oxidation to changes in temperature[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 817986.
- [70] SHARIF SHOURJEH M, KOWAL P, LU X, XIE L, DREWNOWSKI J. Development of strategies for AOB and NOB competition supported by mathematical modeling in terms of successful deammonification implementation for energy-efficient WWTPs[J]. *Processes*, 2021, 9(3): 562.
- [71] SOLIMAN M, ELDYASTI A. Ammonia-oxidizing bacteria (AOB): opportunities and applications—a review[J]. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2018, 17(2): 285-321.
- [72] MIAO YY, PENG YZ, ZHANG L, LI BK, LI XY, WU L, WANG SM. Partial nitrification-anammox (PNA) treating sewage with intermittent aeration mode: effect of influent C/N ratios[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2018, 334: 664-672.
- [73] ZHANG Y, WANG YY, YAN Y, HAN HC, WU M. Characterization of CANON reactor performance and microbial community shifts with elevated COD/N ratios under a continuous aeration mode[J]. *Frontiers of Environmental Science & Engineering*, 2019, 13(1): 7.
- [74] OKABE S, OZAWA Y, HIRATA K, WATANABE Y. Relationship between population dynamics of nitrifiers in biofilms and reactor performance at various C: N ratios[J]. *Water Research*, 1996, 30(7): 1563-1572.
- [75] WANG WG, WANG YY, WANG XD, ZHANG Y, YAN Y. Dissolved oxygen microelectrode measurements to develop a more sophisticated intermittent aeration regime control strategy for biofilm-based CANON systems[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2019, 365: 165-174.
- [76] LAURENI M, WEISSBRODT DG, VILLEZ K, ROBIN O, de JONGE N, ROSENTHAL A, WELLS G, NIELSEN JL, MORGENROTH E, JOSS A. Biomass segregation between biofilm and flocs improves the control of nitrite-oxidizing bacteria in mainstream partial nitrification and anammox processes[J]. *Water Research*, 2019, 154: 104-116.
- [77] MEHRANI MJ, SOBOTKA D, KOWAL P, CIESIELSKI S, MAKINIA J. The occurrence and role of *Nitrospira* in nitrogen removal systems[J]. *Bioresource Technology*, 2020, 303: 122936.
- [78] LI DY, FANG F, LIU GQ. Efficient nitrification and low-level N₂O emission in a weakly acidic bioreactor at low dissolved-oxygen levels are due to comammox[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2021, 87(11): e00154-e00121.
- [79] DYTCHAK MA, LONDRY KL, OLESZKIEWICZ JA. Activated sludge operational regime has significant impact on the type of nitrifying community and its nitrification rates[J]. *Water Research*, 2008, 42(8-9): 2320-2328.
- [80] BAO P, WANG SY, MA B, ZHANG Q, PENG YZ. Achieving partial nitrification by inhibiting the activity of *Nitrospira*-like bacteria under high-DO conditions in an intermittent aeration reactor[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2017, 56: 71-78.
- [81] TROJANOWICZ K, TRELA J, PLAZA E. Possible mechanism of efficient mainstream partial nitrification/anammox (PN/A) in hybrid bioreactors (IFAS)[J]. *Environmental Technology*, 2021, 42(7): 1023-1037.
- [82] 于莉芳, 莫鹏程, 杨秀玲, 李荣乐, 文星美, 彭党聪. 长期运行条件下亚硝酸盐氧化菌的低温适应策略[J]. *中国给水排水*, 2021, 37(23): 68-72.
- YU LF, MO PC, YANG XL, LI RL, WEN XM, PENG DC. Strategy for nitrite oxidizing bacteria adapting to low temperature during long-term operation[J]. *China Water & Wastewater*, 2021, 37(23): 68-72 (in Chinese).
- [83] de COCKER P, BESSIERE Y, HERNANDEZ-RAQUET G, DUBOS S, MOZO I, GAVAL G, CALIGARIS M, BARILLON B, VLAEMINCK SE, SPERANDIO M. Enrichment and adaptation yield high anammox conversion rates under low temperatures[J]. *Bioresource Technology*, 2018, 250: 505-512.
- [84] ZHANG SF, WANG YY, HE WT, WU M, XING MY, YANG J, GAO NY, PAN ML. Impacts of temperature and nitrifying community on nitrification kinetics in a moving-bed biofilm reactor treating polluted raw water[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2014, 236: 242-250.
- [85] LIN XM, WANG YY, MA X, YAN Y, WU M, BOND PL, GUO JH. Evidence of differential adaptation to decreased temperature by anammox bacteria[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(10): 3514-3528.
- [86] NOUTSOPOULOS C, MAMAS D, STATIRIS E, LERIAS E, MALAMIS S, ANDREADAKIS A. Reject water characterization and treatment through short-cut nitrification/denitrification: assessing the effect of temperature and type of substrate[J]. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 2018, 93(12): 3638-3647.
- [87] GILBERT EM, AGRAWAL S, KARST SM, HORN H, NIELSEN PH, LACKNER S. Low temperature partial nitrification/anammox in a moving bed biofilm reactor treating low strength wastewater[J]. *Environmental*

- Science & Technology, 2014, 48(15): 8784-8792.
- [88] LI SY, FEI XN, CHI YZ, JIAO XM, WANG L. Integrated temperature and DO effect on the lab scale A²O process: performance, kinetics and microbial community[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2018, 133: 170-179.
- [89] SANDERS T, FIENCKE C, HÜPEDEN J, PFEIFFER EM, SPIECK E. Cold adapted *Nitrosospira* sp.: a potential crucial contributor of ammonia oxidation in cryosols of permafrost-affected landscapes in northeast Siberia[J]. Microorganisms, 2019, 7(12): 699.
- [90] CHEN MX, CHEN YW, DONG SY, LAN SH, ZHOU HZ, TAN ZL, LI XD. Mixed nitrifying bacteria culture under different temperature dropping strategies: Nitrification performance, activity, and community[J]. Chemosphere, 2018, 195: 800-809.
- [91] KARKMAN A, MATTILA K, TAMMINEN M, VIRTAM. Cold temperature decreases bacterial species richness in nitrogen-removing bioreactors treating inorganic mine waters[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2011, 108(12): 2876-2883.
- [92] DUAN HR, YE L, WANG QL, ZHENG M, LU XY, WANG ZY, YUAN ZG. Nitrite oxidizing bacteria (NOB) contained in influent deteriorate mainstream NOB suppression by sidestream inactivation[J]. Water Research, 2019, 162: 331-338.
- [93] REN S, WANG Z, JIANG H, QIU JG, LI XY, ZHANG Q, PENG YZ. Stable nitrification of mature landfill leachate via in-situ selective inhibition by free nitrous acid[J]. Bioresource Technology, 2021, 340: 125647.
- [94] LE LT, LEE S, BUI XT, JAHNG D. Suppression of nitrite-oxidizing bacteria under the combined conditions of high free ammonia and low dissolved oxygen concentrations for mainstream partial nitrification[J]. Environmental Technology & Innovation, 2020, 20: 101135.
- [95] WANG ZY, ZHENG M, XUE Y, XIA J, ZHONG HY, NI GF, LIU YC, YUAN ZG, HU SH. Free ammonia shock treatment eliminates nitrite-oxidizing bacterial activity for mainstream biofilm nitrification process[J]. Chemical Engineering Journal, 2020, 393: 124682.
- [96] LIU YW, NGO HH, GUO WS, PENG L, WANG DB, NI BJ. The roles of free ammonia (FA) in biological wastewater treatment processes: A review[J]. Environment International, 2019, 123: 10-19.
- [97] ZHOU Y, OEHMEN A, LIM M, VADIVELU V, NG WJ. The role of nitrite and free nitrous acid (FNA) in wastewater treatment plants[J]. Water Research, 2011, 45(15): 4672-4682.
- [98] AN ZH, KENT TR, SUN YW, BOTT CB, WANG ZW. Free ammonia resistance of nitrite-oxidizing bacteria developed in aerobic granular sludge cultivated in continuous upflow airlift reactors performing partial nitrification[J]. Water Environment Research, 2021, 93(3): 421-432.
- [99] DUAN HR, WANG QL, ERLER DV, YE L, YUAN ZG. Effects of free nitrous acid treatment conditions on the nitrite pathway performance in mainstream wastewater treatment[J]. Science of the Total Environment, 2018, 644: 360-370.
- [100] WANG ZY, ZHENG M, DUAN HR, NI GF, YU WB, LIU YC, YUAN ZG, HU SH. Acidic aerobic digestion of anaerobically-digested sludge enabled by a novel ammonia-oxidizing bacterium[J]. Water Research, 2021, 194: 116962.
- [101] ANTHONISEN AC, LOEHR RC, PRAKASAM TB, SRINATH EG. Inhibition of nitrification by ammonia and nitrous acid[J]. Journal - Water Pollution Control Federation, 1976, 48(5): 835-852.
- [102] LI JY, XU KN, LIU TS, BAI G, LIU YC, WANG CW, ZHENG M. Achieving stable partial nitrification in an acidic nitrifying bioreactor[J]. Environmental Science & Technology, 2020, 54(1): 456-463.
- [103] MADSEN JS, SORENSEN SJ, BURMOLLE M. Bacterial social interactions and the emergence of community-intrinsic properties[J]. Current Opinion in Microbiology, 2018, 42: 104-109.
- [104] GAO VD, MORLEY-FLETCHER S, MACCARI S, VITATERNA MH, TUREK FW. Resource competition shapes biological rhythms and promotes temporal niche differentiation in a community simulation[J]. Ecology and Evolution, 2020, 10(20): 11322-11334.
- [105] YOUNG MN, BOLTZ J, RITTMANN BE, AL-OMARI A, JIMENEZ JA, TAKACS I, MARCUS AK. Thermodynamic analysis of intermediary metabolic steps and nitrous oxide production by ammonium-oxidizing bacteria[J]. Environmental Science & Technology, 2022, 56(17): 12532-12541.
- [106] LIU B, TERASHIMA M, QUAN NT, HA NT, van CHIEU L, GOEL R, YASUI H. High nitrite concentration accelerates nitrite oxidising organism's death[J]. Water Science and Technology, 2018, 77(11-12): 2812-2822.
- [107] HARPER JL, TILMAN D. Resource competition and community structure[J]. Journal of Ecology, 1983, 71(2): 663-664.
- [108] ZHANG M, WANG SY, JI B, LIU Y. Towards mainstream deammonification of municipal wastewater:

- partial nitrification-anammox versus partial denitrification-anammox[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 692: 393-401.
- [109] CHEN J, WANG RX, WANG XJ, CHEN ZG, FENG XH, QIN MZ. Response of nitrification performance and microbial community structure in sequencing biofilm batch reactors filled with different zeolite and alkalinity ratio[J]. *Bioresource Technology*, 2019, 273: 487-495.
- [110] ZHANG DC, SU H, ANTWEI P, XIAO LW, LIU ZW, LI JZ. High-rate partial-nitrification and efficient nitrifying bacteria enrichment/out-selection via pH-DO controls: Efficiency, kinetics, and microbial community dynamics[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 692: 741-755.
- [111] OKABE S, SATOH H, WATANABE Y. *In situ* analysis of nitrifying biofilms as determined by *in situ* hybridization and the use of microelectrodes[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(7): 3182-3191.
- [112] WANG H, YANG M, LIU K, YANG EZ, CHEN J, WU S, XIE M, WANG DB, DENG HW, CHEN H. Insights into the synergy between functional microbes and dissolved oxygen partition in the single-stage partial nitrification-anammox granules system[J]. *Bioresource Technology*, 2022, 347: 126364.
- [113] GUSTAVSSON DJI, SUAREZ C, WILEN BM, HERMANSSON M, PERSSON F. Long-term stability of partial nitrification-anammox for treatment of municipal wastewater in a moving bed biofilm reactor pilot system[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 714: 136342.
- [114] KIRCHMAN DL. *Processes in Microbial Ecology*[M]. Second edition. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press, 2018: 258-278.
- [115] KOCH H, LÜCKER S, ALBERTSEN M, KITZINGER K, HERBOLD C, SPIECK E, NIELSEN PH, WAGNER M, DAIMS H. Expanded metabolic versatility of ubiquitous nitrite-oxidizing bacteria from the genus *Nitrospira*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(36): 11371-11376.
- [116] LÜCKER S, WAGNER M, MAIXNER F, PELLETIER E, KOCH H, VACHERIE B, RATTEI T, DAMSTÉ JS, SPIECK E, LE PASLIER D, DAIMS H. A *Nitrospira* metagenome illuminates the physiology and evolution of globally important nitrite-oxidizing bacteria[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(30): 13479-13484.
- [117] SPANG A, POEHLEIN A, OFFRE P, ZUMBRÄGEL S, HAIDER S, RYCHLIK N, NOWKA B, SCHMEISSER C, LEBEDEVA EV, RATTEI T, BÖHM C, SCHMID M, GALUSHKO A, HATZENPICHLER R, WEINMAIER T, DANIEL R, SCHLEPER C, SPIECK E, STREIT W, WAGNER M. The genome of the ammonia-oxidizing Candidatus *Nitrososphaera gargensis*: insights into metabolic versatility and environmental adaptations[J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(12): 3122-3145.
- [118] MAEDA S, OMATA T. Nitrite transport activity of the ABC-type cyanate transporter of the cyanobacterium *Synechococcus elongatus*[J]. *Journal of Bacteriology*, 2009, 191(10): 3265-3272.
- [119] PALATINSZKY M, HERBOLD C, JEHLICH N, POGODA M, HAN P, von BERGEN M, LAGKOUVARDOS I, KARST SM, GALUSHKO A, KOCH H, BERRY D, DAIMS H, WAGNER M. Cyanate as an energy source for nitrifiers[J]. *Nature*, 2015, 524(7563): 105-108.
- [120] CAIN TJ, SMITH AT. Ferric iron reductases and their contribution to unicellular ferrous iron uptake[J]. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 2021, 218: 111407.
- [121] CHAIN P, LAMERDIN J, LARIMER F, REGALA W, LAO V, LAND M, HAUSER L, HOOPER A, KLOTZ M, NORTON J, SAYAVEDRA-SOTO L, ARCIERO D, HOMMES N, WHITTAKER M, ARP D. Complete genome sequence of the ammonia-oxidizing bacterium and obligate chemolithoautotroph *Nitrosomonas europaea*[J]. *Journal of Bacteriology*, 2003, 185(9): 2759-2773.
- [122] SHARMA A, SINGH P, SARMAH BK, NANDI SP. Quorum sensing: its role in microbial social networking[J]. *Research in Microbiology*, 2020, 171(5-6): 159-164.
- [123] BURTON EO, READ HW, PELLITTERI MC, HICKEY WJ. Identification of acyl-homoserine lactone signal molecules produced by *Nitrosomonas europaea* strain Schmidt[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(8): 4906-4909.
- [124] MELLBYE BL, BOTTOMLEY PJ, SAYAVEDRA-SOTO LA. Nitrite-oxidizing bacterium *Nitrobacter winogradskyi* produces N-acyl-homoserine lactone autoinducers[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(17): 5917-5926.
- [125] HAWVER LA, JUNG SA, NG WL. Specificity and complexity in bacterial quorum-sensing systems[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2016, 40(5): 738-752.