

净水技术前沿与热点综述

李晓丽, 刘玉灿, 吴代顺, 等. 全程氨氧化菌的发现、生态分布及其生理生化特性研究进展[J]. 净水技术, 2024, 43(5):10-17.

LI X L, LIU Y C, WU D S, et al. Research progress of discovery, ecological distribution and physiological-biochemical characteristics of Comammox [J]. Water Purification Technology, 2024, 43(5):10-17.

全程氨氧化菌的发现、生态分布及其生理生化特性研究进展

李晓丽¹, 刘玉灿², 吴代顺³, 王 港¹, 杨晓永¹, 孙洪伟^{1,*}

(1. 烟台大学环境与材料工程学院, 山东烟台 264005; 2. 烟台大学土木工程学院, 山东烟台 264005; 3. 福建技术师范学院海洋学院, 福建福州 350300)

摘 要 自 20 世纪以来, 研究人员一直认为硝化作用是顺承发生的, 包括亚硝化和硝化两个生化反应过程, 并由氨氧化菌和亚硝酸盐氧化菌这两种协同独立完成。全程氨氧化菌(Comammox)打破了硝化作用分为两步的认知, 它能够独立将氨氮氧化为硝态氮, 这对地球氮循环具有重要意义。与典型的硝化菌相比, Comammox 具有补充响应的优势, 如适宜在寡营养条件下生长等, 这些都引起了研究者对 Comammox 在废水处理中作用的关注。文中概述了 Comammox 的发现过程、Comammox 在各种生境中尤其是污水处理系统中的分布规律和丰度, 以及其生理生化特性。最后, 对污水处理系统中 Comammox 的研究方向进行展望, 以提高对 Comammox 的认识。

关键词 全程氨氧化菌 生态环境 生理生化特性 硝化螺菌属 氨氧化

中图分类号: X703 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-0177(2024)05-0010-08

DOI: 10.15890/j.cnki.jsjs.2024.05.002

Research Progress of Discovery, Ecological Distribution and Physiological-Biochemical Characteristics of Comammox

LI Xiaoli¹, LIU Yucan², WU Daishun³, WANG Gang¹, YANG Xiaoyong¹, SUN Hongwei^{1,*}

(1. School of Environmental and Material Engineering of Yantai University, Yantai 264005, China;

2. School of Civil Engineering of Yantai University, Yantai 264005, China;

3. School of Marine of Fujian Polytechnic Normal University, Fuzhou 350300, China)

Abstract Since the twenty century, researchers believe that nitrification occurs cis-committed and consists of two biochemical reaction processes, ammonia oxidation and nitrification. This process is achieved through the synergistic and independent actions of two types of bacteria: ammonia-oxidizing bacteria and nitrite-oxidizing bacteria. However, the discovery of Comammox challenges this perception by demonstrating that nitrification can occur in a single step, where ammonia nitrogen is directly oxidized to nitrate nitrogen. This finding is significant in understanding the earth's nitrogen cycle. Comammox bacteria possess unique advantages over typical nitrifying bacteria, such as their ability to thrive in oligotrophic conditions. Consequently, researchers have become interested in exploring the role of these complete ammonia oxidizer in wastewater treatment. This paper provides an overview of the discovery process of Comammox, its distribution pattern and abundance in various habitats, particularly in wastewater treatment system, as well as its physiological-biochemical property. Additionally, the paper offers insights into future research directions on Comammox in wastewater treatment system, aiming to enhance our understanding of this phenomenon.

[收稿日期] 2023-06-19

[基金项目] 山东省自然科学基金面上项目(ZR2020ME226, ZR2021ME119); 福建省自然科学基金面上项目(2022J01984); 甘肃省重点研发项目-社会发展类(21YF5FA045); 烟台大学科技项目(HJ19B92; 1115/2219014)

[作者简介] 李晓丽(1999—), 女, 硕士, 研究方向为全程氨氧化菌的富集培养及其动力学特性, E-mail: lxl19991209@163.com。

[通信作者] 孙洪伟, 男, 教授, E-mail: sunhw@ytu.edu.cn。

Keywords complete ammonia oxidizer (Comammox) ecological environment physiological-biochemical property *Nitrospira* ammoxidation

早在 1890 年,俄国微生物学家 Winogradsky 首次发现并提出了硝化作用,传统生物硝化过程包括亚硝化和硝化两个生化反应。亚硝化过程是在氨氧化菌(ammonia oxidizing bacteria, AOB)的作用下,将氨氮氧化为亚硝态氮[式(1)]。硝化过程是在亚硝酸盐氧化菌(nitrite oxidizing bacteria, NOB)的作用下,将亚硝态氮氧化为硝态氮[式(2)]^[1-3]。因此,硝化过程由 AOB 和 NOB 两类菌群协同作用完成(图 1)。然而,2006 年 Costa 等^[4]根据分子动力学的最佳反应路径长度理论,推测硝化反应可由一种微生物催化完成,并将这类微生物命名为全程氨氧化菌(Comammox)[式(3)]^[4]。在 2015 年,Daims 等^[5]和 Kessel 等^[6]通过对不同样品的富集和宏基因组测序等技术研究,发现了 Comammox 的存在。而在 2016 年,Pinto 等^[7]通过宏基因组测序和荧光原位杂交等技术再次证实了 Comammox 的存在。

此后,大量学者对 Comammox 在自然和人工生态系统中的分布规律以及生理生化特性进行了广泛深入的研究,同时其代谢途径的发现也激发了研究者对其在不同生态系统中的生态学意义的研究。文中详细综述了 Comammox 在不同生境中的分布规律及丰度,旨在对其生理生化性能和分布机制有更全面的了解,并揭示 Comammox 生态位特征以及对 Comammox 的工程实践起到一定的指导意义。

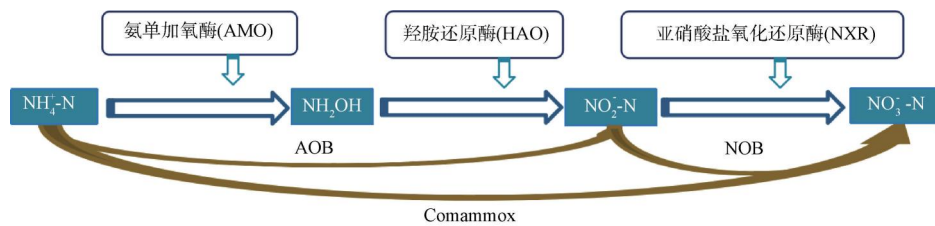
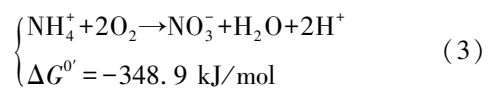
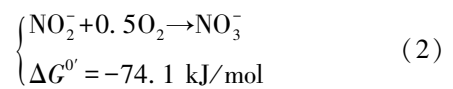
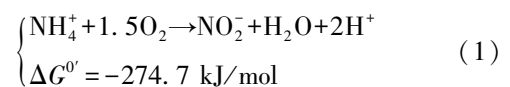


图 1 生物硝化过程主要功能微生物和酶^[8]

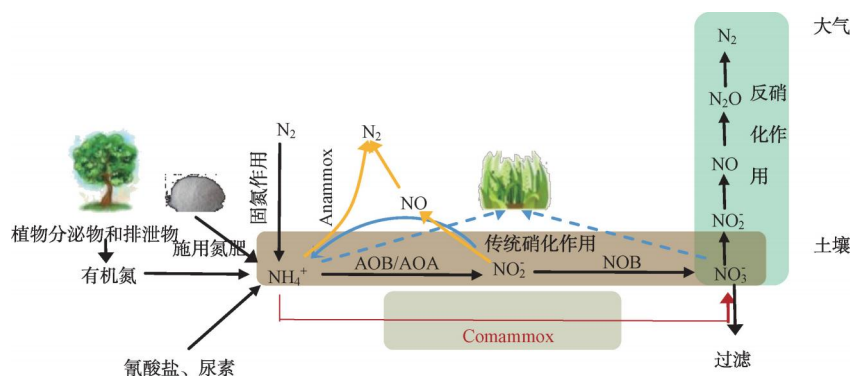
Fig. 1 Key Functional Microorganisms and Enzymes in Biological Nitrification Process^[8]

1 Comammox 的发现

Comammox 具备独立将氨氧化为硝酸盐的能力,这一发现颠覆了氨氧化和亚硝酸盐氧化是完全

独立两个过程的观点,并重新定义了地球氮循环的关键过程(图 2)。

在 Costa 等^[4]预测后的近 10 年内,始终无人证



注: Anammox 为厌氧氨氧化菌; AOA 为氨氧化古菌。

图 2 氮循环的主要过程^[9]

Fig. 2 Major Processes of Nitrogen Cycle^[9]

实 Comammox 的存在。直到 2015 年, Daims 等^[5]从石油探井热水管壁上提取生物膜, 并经过一系列培养后得到富集培养物, 对富集培养物进行宏基因组测序证实了 Comammox 的存在, 并成功分离出第一株 Comammox (*Candidatus Nitrospira inopinata*, *Ca. N. inopinata*)^[5], 这是首次发现 Comammox 的存在。同一年, Kessel 等^[6]以水产养殖系统厌氧池的生物膜作为接种物进行富集培养, 通过分子生物学技术进一步分析发现系统中含有 2 种不同的 *Nitrospira* 菌株, 并且这两种菌株均含有 Comammox *amoA* 基因, 被命名为 *Candidatus Nitrospira nitrosa* (*Ca. N. nitrosa*) 和

Candidatus Nitrospira nitrificans (*Ca. N. nitrificans*)。2016 年, Pinto 等^[7]通过 16S rRNA 测序和 *nrxA* 基因分析证实了在饮用水系统中存在一种将氨完全氧化为硝酸盐的微生物, 并提出 NOB 和 AOB 与 AOA 丰度不平衡的原因可能是 Comammox 独立氧化氨氮的能力引起的。2021 年, Sakoula 等^[10]在缺氧条件下接种含有两种不同的 Comammox 的生物膜, 获得了一种新的高度富集的 Comammox, 初步命名为 *Candidatus Nitrospira kreftii* (*Ca. N. kreftii*)。到目前为止, 报道的 4 种 Comammox 均属于 clade A (图 3)。富集 Comammox 的试验条件如表 1 所示。

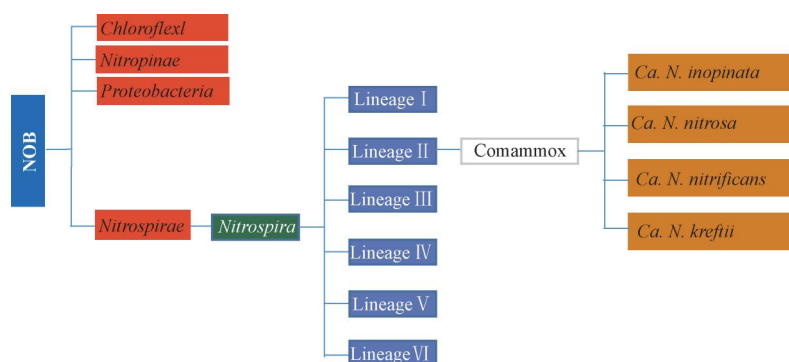


图 3 Comammox 的分类

Fig. 3 Classification of Comammox

表 1 富集 Comammox 的试验条件

Tab. 1 Experimental Conditions for the Enrichment of Comammox

来源	菌株名称	pH 值	NH_4^+ / ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	氧气	温度	参考文献
深油井热水管内壁生物膜	<i>Ca. N. inopinata</i>	7.8	0.5~1.0	暴露于空气	46 °C	Daims 等 ^[5]
水产养殖系统生物膜	<i>Ca. N. nitrosa/nitrificans</i>	7.0	0.1~0.5	低氧	23 °C	Kessel 等 ^[6]
低氧反应器富集物	<i>Ca. N. kreftii</i>	7.5	0.08~2.50	50%	室温	Sakoula 等 ^[10]

2 Comammox 的分布特征

自发现 Comammox 后, 研究者利用 Comammox *amoA* 基因数据在公开数据库进行比对, 发现在土壤、湖泊和沉积物以及饮用水处理厂和污水处理厂等生境中均有 Comammox 的分布^[7,9-12]。并将 Comammox 与典型硝化菌在几个生态系统中的相对丰度进行了比较, 以阐明其对硝化作用的潜在贡献。

2.1 Comammox 在土壤中的分布

Comammox 在土壤中被检测到, 但在森林土壤中仅检测到了 clade B *amoA* 基因序列, 未检测到 clade A, 而在水稻土壤和水稻根际中则检测到了 clade A 和 clade B^[13]。Hu 等^[9]使用 Pjevac 设计的引物组进一步检测了 5 个森林生物群落采集的 300 个样本中

Comammox、AOA、AOB 和 NOB 的丰度。结果发现, 在这些森林土壤中, Comammox 的丰度非常高, 且在整个 pH 梯度上比 AOB 和 NOB 更为突出^[10]。

2.2 Comammox 在湖泊沉积物中的分布

Ca. N. nitrosa 和 *Ca. N. inopinata* 与富营养化湖泊沉积物中的 Comammox 密切相关, Xu 等^[14]发现了富营养化湖泊沉积物中的 clade A, 而有关 Comammox 中具体含量的报道较少。Comammox *amoA* 基因普遍存在于河岸带和河流沉积物中。虽然河岸带中 Comammox 的丰度低于河流沉积物^[11], 但总体而言, Comammox 的丰度普遍高于 AOB 的丰度^[11]。

2.3 Comammox 在饮用水处理系统中的分布

饮用水处理厂的出水是典型的寡营养环境, 其

中 *Nitrospira* 丰度非常高^[15]。在快速砂滤池的微生物中, *Nitrospira* 是优势菌属, 其丰度比 *Nitrobacter* 高 4 个数量级, 比 AOB 高出近 2 个数量级, 因此研究者^[3]推测饮用水处理系统可能存在 Comammox。研究者^[7]在饮用水系统中发现了氨被氧化为硝酸盐的宏基因组证据, 证明饮用水处理系统中存在大量的 Comammox^[7]。研究^[8, 16]发现, 在所研究的 12 个饮用水处理厂的砂滤池中均含有丰富的 Comammox, 且数量超过了 AOB 和 AOA, 成为主要的氨氧化微生物。这些生境可能有利于微生物群落的附着和 Comammox 的生长而导致 Comammox 丰度较高。

2. 4 Comammox 在污水处理系统中的分布

由于污水处理的过程主要依赖于细菌的作用, 污水处理系统中细菌群落的功能和结构对提高处理效率非常重要。在污水处理厂中, 某些细菌容易富集在氧浓度和氨氮浓度逐渐变化的生物膜上, 这种环境变化非常适合 Comammox 的生长^[17-20]。因此, Comammox 可能广泛存在于污水处理厂中并在硝化过程中起重要作用。

Chao 等^[21]的研究发现, 在活性污泥和生物膜中都存在 *Nitrospira*, 并含有 *amoA* 基因, 这为 Comammox 的存在提供了宏基因组证据, 因此, 推测污水处理厂中存在 Comammox。研究者^[12]利用 qPCR 引物对污水处理厂活性污泥中的微生物进行定量分析, 发现硝化菌和反硝化菌丰度稳定, 并且存在 Comammox。通过新设计的 Comammox *amoA* 引物对污水处理厂的活性污泥样本进行检测, 发现 Comammox *amoA* 的丰度是 AOB *amoA* 的 184 倍, 且

Ca. N. nitrosa 占 Comammox 的 94.3%^[22]。Annavaiahala 等^[23]对来自美国、丹麦和新加坡的大型污水处理厂样本进行了宏基因组分析, 结果发现 Comammox 基因序列始终占总基因组的 0.28%~0.64%。在对荷兰和中国的 6 个活性污泥系统的细菌群落进行研究时, 发现大多数系统都有 Comammox 存在, 但相对丰度较低^[24]。然而, 一些研究表明在污水处理厂中 Comammox 的丰度较高, Beach 等^[25]设计了 3 组 Comammox *amoA* 的特异性引物, 用于检测活性污泥中的 Comammox, 结果显示, 在相对低 DO 条件下, *Ca. N. nitrosa* 在活性污泥中的丰度较高, 并且在污泥停留时间较长的反应器中丰度最高。同样, 在富含有机碳的硝化-反硝化系统中, 即使有 AOB 存在的情况下, Comammox 仍然是优势菌群^[26]。研究人员^[27]发现, Comammox 在污水处理厂中非常活跃, 并具有惊人的高代谢潜力。与 AOM 相比, Comammox 表现出高度的分类和多样性, 并且其高丰度可能归因于 *Nitrospira* 的多功能代谢^[28], 例如利用尿素、氢和甲酸等获取能量。

从以上的讨论可以看出, 研究者在活性污泥中检测到大量的 Comammox *amoA* 基因, 这表明 Comammox 在污水处理系统中广泛存在并承担了重要的作用。这些发现清楚地表明, 与其他硝化菌相比, Comammox 在污水处理厂中更具竞争优势, 意味着 Comammox 在工程应用方面具有广阔的前景(表 2)。此外, 还需要进一步研究 Comammox 在污水处理系统中的代谢差异和生态位分异, 为污水处理脱氮工艺提供新的思路和方向。

表 2 Comammox 与典型硝化菌的比较
Tab. 2 Comparison between Comammox and Canonical Nitrifying Bacteria

特征	Comammox	典型硝化菌	参考文献
K_m	449.2 $\mu\text{mol/L NO}_2^-$	6~27 $\mu\text{mol/L NO}_2^-$	Koch 等 ^[29]
氨氮饱和常数	0.026 $\mu\text{g 氨氮/L}$	0.077 mg 氨氮/L	Kits 等 ^[30] ; Hunik 等 ^[31]
ΔG^0	-348.9 kJ/mol	-274.7 kJ/mol	Lawson 等 ^[32]
CO ₂ 固定途径	卡尔文循环(CBB)	还原性三羧酸循环(rTCA)	
耗氧化学计量(Y_0)	2	1.5	
脲酶转运蛋白	高亲和力	-	Ren 等 ^[33]
N ₂ O 产生量	低	高	
与溶解氧(DO)的相关性	负相关($r=-0.77$)	正相关($r=0.14\sim0.48$)	Lu 等 ^[34] ; Nair 等 ^[35]
需氧量	低(0.2 $\mu\text{g/L}$)	高(0.06~0.80 mg/L)	Camejo 等 ^[36] ; Ren 等 ^[33]
甲酸脱氢酶	存在	-	Palomo 等 ^[37]

3 生理生化特性

研究者们对 Comammox 富集培养物进行生理生化试验分析以及对比不同环境系统中的基因组数据,初步了解 Comammox 的生理生化特性(表 2)^[5-6,30]。

3.1 代谢多样性

Comammox 的代谢具有多样性,除了利用无机氮作为底物外,还可以利用简单的无机或有机物进行代谢。基因组分析显示,在已知的 Comammox 中,存在编码尿素酶蛋白和相关三磷酸腺苷结合盒转运体(ABC)运输系统的基因,这使得尿素可以替代氨氮进行生物合成^[5-6]。Palomo 等^[37]从快速砂滤池中提取的 Comammox 基因组中发现了多种尿素转运蛋白,包括高亲和力尿素 ABC 转运蛋白、尿素羧化相关转运蛋白和尿素的膜外孔蛋白。这一特性可能使 Comammox 能够在尿素浓度较低或波动较大的环境中富集生存,如肥沃的土壤、污水处理厂以及许多水生系统^[36-37]。除了降解尿素,Comammox 还能够代谢其他物质,比如,*Ca. N. inopinata* 还具有代谢氧化氢和硫化物的能力^[30]。另外,编码甲酸脱氢酶的基因在 Comammox clade B 被发现,而在 clade A 中没有发现,这为甲酸在缺氧过渡带中进行生态位分离提供了机会^[37-38]。在进行基因组分析时发现,氰酸盐水合酶基因仅在 NOB 中被检测到,在 Comammox 中并未检测到,这表明在含氰酸盐的环境中 NOB 可能比 Comammox 更具有优势^[36,39]。此外从厌氧池中获得的 Comammox 编码并转录了醋酸盐发酵的基因,这在 NOB 中是意想不到的。令人惊讶的是,该菌株还编码了一种硝酸还原酶,这种酶在任何其他 NOB 中尚未发现,这可能使该菌株在缺氧条件下比其他 NOB 具有竞争优势^[27]。

3.2 寡营养环境中更具有竞争力

研究人员^[17-18]发现,Comammox 在氨氮浓度较低的寡营养条件下,相比于富营养环境,更具竞争力。以往的研究认为,在氨氮浓度较低的环境中 AOA 更具竞争优势,因为其的氨氮半饱和常数普遍低于 AOB。然而,比较 AOA、AOB 和 Comammox 的动力学常数后发现,在寡营养环境中 Comammox 表现出更强的竞争力。Kits 等^[30]对 *Ca. N. inopinata* 进行动力学分析发现:(1)*Ca. N. inopinata* 的氨氮半饱和常数 $K_{m(app)} = 63 \pm 10 \text{ nmol/L}$, 低于大多数的

AOA 和 AOB 的氨氮半饱和常数^[30];(2) Comammox 氧化每摩尔氨氮的生长率比 *N. gargensis* 和 *N. viennensis* 分别高 32.3% 和 29.7%,这可能是因为 *Ca. N. inopinata* 在硝化过程中能够获得更多能量^[30]。表明 Comammox 像 AOA 一样能够在氨氮浓度较低的环境中生长并占据优势。Sakoula 等^[10]富集到的 *Ca. N. krefi* 与 *Ca. N. inopinata* 相似,也具有较高的氨氮亲和力 [$K_{m(app)} \approx 0.040 \pm 0.01 \text{ } \mu\text{mol/L}$] 和较高的亚硝酸盐亲和力 [$K_{m(app)} = 12.5 \pm 4.0 \text{ } \mu\text{mol/L}$],说明了 Comammox 可能更适应营养条件有限的环境。

Comammox 的基因组中含有碱性磷酸酶,而 AOA 和 AOB 不含,Comammox 可以在磷限制条件下高表达,因此 Comammox 在磷含量较低的环境中具有竞争潜力^[37]。与典型 NOB 不同,Comammox 基因组含有铜稳态基因(*cop CD* 和 *cop AB*),并与 β -AOB 同源物的序列高度相似^[37]。这些蛋白质具有较高的 Cu^{2+} 耐受性^[40-41],这可能使 Comammox 能够在 Cu^{2+} 较低的环境中存活。这两方面都非常重要,因为缺乏磷和铜都会影响工程环境中的硝化过程。综上所述,全程硝化菌可能更适应营养条件有限的环境。

3.3 较高的 DO 亲和力

目前的理论和研究表明 Comammox 适应于低 DO 环境。与 *Nitrospira* 中其他细菌一样,Comammox 具有编码 rTCA 的基因^[42]。在电子传递方面也揭示了 Comammox 适应于微氧环境,它含有的细胞色素 bd 是一种在电子传递链中发挥作用的氧化还原酶,对 O_2 有较高的亲和力并可以在氧浓度较低的环境下表达^[43],因此该酶可能使 Comammox 在低 DO 环境中具有优势。此外,Comammox 还含有 *fnr* 型调控蛋白,在其他微生物中 *fnr* 在厌氧或微氧条件下作为氧气传感器参与细胞代谢的基因调节和信号传递^[44]。虽然 Comammox 体内此类基因和蛋白质的具体功能尚未确定,但 Camejo 等^[36]预测该因子可以调控 Comammox 中类似的基因。在试验研究中,Kessel 等^[6]在低氧环境中富集厌氧氨氧化细菌时,发现了厌氧氨氧化菌和 Comammox 的共存物,这说明了 Comammox 可以在低 DO 环境中生存。Camejo 等^[36]在微好氧条件下运行序批式活性污泥反应器(SBR)并成功富集到了 Comammox,且在其基因组

中发现了与微氧代谢相关的基因。

因此,综合以上分析可以得出结论,Comammox 在低 DO 的条件下更容易生长和富集。相较于 AOA 和 AOB,Comammox 对氧气的亲和力更高,这意味着在实际的工程应用中,以 Comammox 为主硝化工艺可以在低 DO 条件下替代传统的高 DO 硝化工艺,从而节省能源。

4 展望

Comammox 的发现和广泛环境分布,对于深入了解完全硝化过程调控机制具有重要意义。自 2015 年发现以来,已证实 Comammox 在自然和人工生态系统中广泛存在,并在氮素转化中扮演重要角色。相比于传统硝化菌,Comammox 展示了更高的氨氮亲和力和相对较低的氨氮氧化率,使其能够在高度寡营养的环境中生存。然而,关于 Comammox 的富集培养、理化性质、对全球氮循环的贡献等问题尚未得出定论。需要进一步了解 Comammox 的生态位专门化、种群动态、代谢多功能性和系统发育结构以及与其他微生物的相互作用,才能得出关于 Comammox 在生态学意义上的一般性结论。研究人员可以从以下方面进行探索。

(1) 目前为止,研究人员只分离出一种纯培养物 *Ca. N. inopinata*, 尚未从陆地生境中获得纯种 Comammox 培养物。因此,研究人员需进一步采用富集培养技术,对不同生境下的 Comammox 进行富集培养,以分离出高纯度的 Comammox 株。通过对这些菌株进行基因表达、增殖代谢和环境因素等之间的关系分析,可以在分子细胞水平上探究 Comammox 物种进化演替的规律,了解其能量摄取来源,以及与其他功能微生物之间的协同竞争机制。

(2) 通过研究硝化菌的物种丰度和群落结构特征,以及分析 Comammox、AOB 和 AOA 的氨氧化速率,研究 Comammox 和 NOB 的亚硝酸盐氧化速率,可以进一步提高对氮循环微生物家族的认识,深入研究氮元素在生物地球循环中的作用。

(3) 完全氨氧化过程被认为是一种“绿色过程”,已证实 Comammox 含有产生 N_2O 的相关酶和基因,并可能通过 NH_2OH 转化产生 N_2O ,但由于基因组中缺乏一氧化氮还原酶,Comammox 在硝化过程中释放的 N_2O 远低于 AOB,这意味着 Comammox 不是 N_2O 的主要来源。因此,Comammox 对全球气

候变化的贡献仍需进一步探讨。

(4) 探究抑制 Comammox 进行硝化反应的因素也十分重要。一项研究^[45]表明,氯酸盐可能是 Comammox 进行硝化的潜在抑制剂,因为它可以被硝酸还原酶降解。不过,氯酸盐对硝酸还原酶是否有抑制作用还需要进一步证实。

(5) Comammox 可以与厌氧氨氮氧化菌共生并为其提供 NO_2^- , 这种组合能够降低曝气要求,从而在处理系统中为硝化作用带来操作上的优势,为研发能量和碳源要求更少的脱氮工艺开辟了希望。然而,目前 Comammox 工艺的设计参数仍然未知。因此,要全面推行 Comammox 工艺还需要进行更广泛的研究。

(6) 应广泛开展以反应器为中心的研究,重点确定边界条件,这有助于实现 Comammox 的早期大规模应用。在自然和工程系统中,Comammox 与其他细菌群的相互作用仍然有限。因此,在未来探索 Comammox 与其他细菌之间的相互作用,也有助于评价 Comammox 的反应器适应性。

通过深入研究 Comammox 的生态学和生理学特征,将更好地认识氮循环和生态系统功能。同时,还需要进一步探索 Comammox 的生态适应机制、群落结构以及其在全球氮循环中的作用,以便更好地管理和利用氮资源,保护生态环境。

参考文献

- [1] NUNES-ALVES C. Microbial ecology: Do it yourself nitrification [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(2): 61.
- [2] GAO J F, FAN X Y, PAN K L, et al. Diversity, abundance and activity of ammonia-oxidizing microorganisms in fine particulate matter [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 38785. DOI: 10.1038/srep38785.
- [3] TATARI K, MUSOVIC S, GULAY A, et al. Density and distribution of nitrifying guilds in rapid sand filters for drinking water production: Dominance of *Nitrospira* spp [J]. *Water Research*, 2017, 127(15): 239–248.
- [4] COSTA E, PEREZ J, KREFT J U. Why is metabolic labour divided in nitrification? [J]. *Trends in Microbiology*, 2006, 14(5): 213–219.
- [5] DAIMS H, LEBEDEVA E V, PJEVAC P, et al. Complete nitrification by *Nitrospira* bacteria [J]. *Nature*, 2015, 528(7583): 504–509.
- [6] KESSEL V M A, SPETH D R, ALBERTSEN M, et al. Complete nitrification by a single microorganism [J]. *Nature*, 2015, 528(7583): 555–559.

- [7] PINTO A J, MARCUS D N, IJAZ U Z, et al. Metagenomic evidence for the presence of Comammox *Nitrospira*-like bacteria in a drinking water system [J]. mSphere, 2016, 1(1): e00054-15. DOI: 10.1128/mSphere.00054-15.
- [8] 徐建宇, 毛艳萍. 从典型硝化细菌到全程氨氧化微生物:发现及研究进展 [J]. 微生物学通报, 2019, 46(4): 879-890. XU J Y, MAO Y P. From canonical nitrite oxidizing bacteria to complete ammonia oxidizer: Discovery and advances [J]. Microbiology China, 2019, 46(4): 879-890.
- [9] HU H W, HE J Z. Comammox—A newly discovered nitrification process in the terrestrial nitrogen cycle [J]. Journal of Soils and Sediments, 2017, 17(12): 2709-2717.
- [10] SAKOULA D, KOCH H, FRANK J, et al. Enrichment and physiological characterization of a novel Comammox *Nitrospira* indicates ammonium inhibition of complete nitrification [J]. ISME Journal, 2021, 15(4): 1-15.
- [11] ZHANG H, CHENG F, SUN S, et al. Diversity distribution and characteristics of Comammox in different ecosystems [J]. Environmental Research, 2022, 214(2): 113900. DOI: 10.1016/j.envres.2022.113900.
- [12] FAN X Y, GAO J F, PAN K L, et al. Temporal dynamics of bacterial communities and predicted nitrogen metabolism genes in a full-scale wastewater treatment plant [J]. RSC Advances, 2017, 7(89): 56317-56327.
- [13] PJEVAC P, SCHAUBERGER C, POGHOSYAN L, et al. *AmoA*-targeted polymerase chain reaction primers for the specific detection and quantification of Comammox *Nitrospira* in the environment [J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 1508. DOI: 10.3389/fmicb.2017.01508.
- [14] XU Y, LIU G, HUA Y, et al. The diversity of Comammox bacteria and the effect of sewage discharge on their abundance in eutrophic lake sediments [J]. Journal of Soils and Sediments, 2020, 20(5): 2495-2503.
- [15] GULAY A, MUSOVIC S, ALBRECHTSEN H J, et al. Ecological patterns, diversity and core taxa of microbial communities in groundwater-fed rapid gravity filters [J]. ISME Journal, 2016, 10(9): 2209-2222.
- [16] FOWLER S J, PALOMO A, DECHESNE A, et al. Comammox *Nitrospira* are abundant ammonia oxidizers in diverse groundwater-fed rapid sand filter communities [J]. Environmental Microbiology, 2018, 20(3): 1002-1015.
- [17] ROOTS P, WANG Y, ROSENTHAL A F, et al. Comammox *Nitrospira* are the dominant ammonia oxidizers in a mainstream low dissolved oxygen nitrification reactor [J]. Water Research, 2019, 157: 396-405. DOI: 10.1016/j.watres.2019.03.060.
- [18] SHAO Y H, WU J H. Comammox *Nitrospira* species dominate in an efficient partial nitrification-Anammox bioreactor for treating ammonium at low loadings [J]. Environmental Science and Technology, 2021, 55(3): 2087-2098.
- [19] LI J, HUA Z S, LIU T, et al. Selective enrichment and metagenomic analysis of three novel Comammox *Nitrospira* in a urine-fed membrane bioreactor [J]. ISME Journal, 2021, 1(1): 7. DOI: 10.1038/s43705-021-00005-3.
- [20] ZHAO J, ZHENG M, SU Z, et al. Selective Enrichment of Comammox *Nitrospira* in a moving bed biofilm reactor with sufficient oxygen supply [J]. Environmental Science and Technology, 2022, 56(18): 13338-13346.
- [21] CHAO Y, MAO Y, YU K, et al. Novel nitrifiers and Comammox in a full-scale hybrid biofilm and activated sludge reactor revealed by metagenomic approach [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2016, 100(18): 8225-8237.
- [22] WANG M, HUANG G, ZHAO Z, et al. Newly designed primer pair revealed dominant and diverse Comammox *amoA* gene in full-scale wastewater treatment plants [J]. Bioresource Technology, 2018, 270: 580-587. DOI: 10.1016/j.biortech.2018.09.089.
- [23] ANNAVAJHALA M K, KAPOOR V, SANTO-DOMINGO J, et al. Comammox functionality identified in diverse engineered biological wastewater treatment systems [J]. Environmental Science & Technology Letters, 2018, 5(2): 110-116.
- [24] GONZALEZ-MARTINEZ A, RODRIGUEZ-SANCHEZ A, VAN LOOSDRECHT M C M, et al. Detection of Comammox bacteria in full-scale wastewater treatment bioreactors using tag-454-pyrosequencing [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2016, 23(24): 25501-25511.
- [25] BEACH N K, NOGUERA D R. Design and assessment of species-level qPCR primers targeting Comammox [J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 36. DOI: 10.1101/348664.
- [26] YANG Y, PAN J, ZHOU Z, et al. Complex microbial nitrogen-cycling networks in three distinct anammox-inoculated wastewater treatment systems [J]. Water Research, 2020, 168: 115142. DOI: 10.1016/j.watres.2019.115142.
- [27] YANG Y C, DAIMS H, LIU Y, et al. Activity and metabolic versatility of complete ammonia oxidizers in full-scale wastewater treatment systems [J]. mBio, 2020, 11(2): 15. DOI: 10.1128/mbio.03175-19.
- [28] SPASOV E, TSUJI J M, HUG L A, et al. High functional diversity among *Nitrospira* populations that dominate rotating biological contactor microbial communities in a municipal wastewater treatment plant [J]. ISME Journal, 2020, 14(7): 1857-1872.
- [29] KOCH H, VAN KESSEL M, LUCKER S. Complete nitrification: Insights into the ecophysiology of Comammox *Nitrospira* [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2019, 103(1): 177-189.
- [30] KITS K D, SEDLACEK C J, LEBEDEVA E V, et al. Kinetic analysis of a complete nitrifier reveals an oligotrophic lifestyle [J]. Nature, 2017, 549(7671): 269-272.

- [31] HUNIK J H, MEIJER H J G, TRAMPER J. Kinetics of *Nitrosomonas europaea* at extreme substrate, product and salt concentrations [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 1992, 40: 442–448. DOI: 10.1007/bf00174849.
- [32] LAWSON C E, LUCKER S. Complete ammonia oxidation: An important control on nitrification in engineered ecosystems? [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2018, 50: 158–165. DOI: 10.1016/j.copbio.2018.01.015.
- [33] REN Y, HAO N H, GUO W, et al. New perspectives on microbial communities and biological nitrogen removal processes in wastewater treatment systems [J]. Bioresource Technology, 2020, 297: 122491. DOI: 10.1016/j.biortech.2019.122491.
- [34] LU S, SUN Y, LU B, et al. Change of abundance and correlation of *Nitrospira* inopinata-like Comammox and populations in nitrogen cycle during different seasons [J]. Chemosphere, 2020, 241: 125098. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2019.125098.
- [35] NAIR R R, BOOBAL R, VRINDA S, et al. Ammonia-oxidizing bacterial and archaeal communities in tropical bioaugmented zero water exchange shrimp production systems [J]. Journal of Soils and Sediments, 2018, 19(4): 2126–2142.
- [36] CAMEJO P Y, SANTO DOMINGO J, MCMAHON K D, et al. Genome-enabled insights into the ecophysiology of the Comammox bacterium "*Candidatus Nitrospira nitrosa*" [J]. mSystems, 2017, 2(5): e00059–17. DOI: 10.1128/msystems.00059–17.
- [37] PALOMO A, PEDERSEN A G, FOWLER S J, et al. Comparative genomics sheds light on niche differentiation and the evolutionary history of Comammox *Nitrospira* [J]. ISME Journal, 2018, 12(7): 1779–1793.
- [38] KOCH H, LUCKER S, ALBERTSEN M, et al. 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.
- [39] PALATINSZKY M, HERBOLD C, JEHLICH N, et al. Cyanate as an energy source for nitrifiers [J]. Nature, 2015, 524(7563): 105–108.
- [40] CHA J S, COOKSEY D A J A, MICROBIOLOGY E. Copper hypersensitivity and uptake in *Pseudomonas syringae* containing cloned components of the copper resistance operon [J]. Applied and Environmental Microbiology, 1993, 59(5): 1671–1674.
- [41] CHAIN, PATRICK, LAMERDIN, et al. Complete genome sequence of the ammonia-oxidizing bacterium and obligate chemolithoautroph *Nitrosomonas europaea* [J]. Journal of Bacteriology, 2003, 185(9): 2759–2759.
- [42] LUCKER S, WAGNER M, MAIXNER F, et al. 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.
- [43] BORISOV V B, GENNIS R B, HEMP J, et al. The cytochrome bd respiratory oxygen reductases [J]. Biochimica Et Biophysica Acta-Bioenergetics, 2011, 1807(11): 1398–1413.
- [44] BUENO E, MESA S, BEDMAR E J, et al. Bacterial adaptation of respiration from oxic to microoxic and anoxic conditions: Redox control [J]. Antioxidants and Redox Signaling, 2012, 16(8): 819–852.
- [45] WANG Z, CAO Y, ZHU-BARKER X, et al. Comammox *Nitrospira* clade B contributes to nitrification in soil [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 135: 392–395. DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.06.004.

《净水技术》正式被国际知名数据库 Research4Life (HINARI) 收录!

《净水技术》正式被国际知名数据库 Research4Life-HINARI 收录。Research4Life 是世界卫生组织、粮农组织、联合国环境规划署、知识产权组织、国际劳工组织、康奈尔大学和耶鲁大学与多达 155 家科学出版社之间合作伙伴关系的总称,其宗旨是促进发展中国家科学研究的发展。这是继 2023 年 12 月《净水技术》被国际权威开放获取数据库 Directory of Open Access Journals (DOAJ) 收录之后,再次被国际数据库收录,标志着期刊国际化发展中取得了新的突破,期刊发展逐渐得到国际认可。



扫描二维码详见全文