

## 海洋氮循环中细菌的厌氧氨氧化

洪义国<sup>1</sup>, 李猛<sup>2</sup>, 顾继东<sup>1,2\*</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院南海海洋研究所, 中国科学院热带海洋环境动力学重点实验室, 广州 510301)

(<sup>2</sup> 香港大学生物科学学院, 香港)

**摘要** 细菌厌氧氨氧化过程是在一类特殊细菌的厌氧氨氧化体内完成的以氨作为电子供体硝酸盐作为电子受体的一种新型脱氮反应。厌氧氨氧化菌的发现, 改变人们对传统氮的生物地球化学循环的认识: 反硝化细菌并不是大气中氮气产生的唯一生物类群。而且越来越多的证据表明, 细菌厌氧氨氧化与全球的氮物质循环密切相关, 估计海洋细菌的厌氧氨氧化过程占到全球海洋氮气产生的一半左右。由于氮与碳的循环密切相关, 因此可以推测, 细菌的厌氧氨氧化会影响大气中的二氧化碳浓度, 从而对全球气候变化产生重要影响。另外, 由于细菌厌氧氨氧化菌实现了氨氮的短程转化, 缩短了氮素的转化过程, 因此为开发更节约能源、更符合可持续发展要求的废水脱氮新技术提供了生物学基础。

**关键词:** 厌氧氨氧化(Anammox)细菌; 海洋氮循环; 厌氧氨氧化体

**中图分类号:** Q938.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0001-6209(2009)03-0281-06

氮是生命活动必需的元素, 是组成蛋白质、核酸等生物大分子以及氨基酸、维生素等小分子化合物的重要成分。氮通过在自然界中的不断循环, 维持着整个生物圈的生态平衡和物种的不断进化。通过科学家们大量的长期的研究, 目前对氮的生物地球化学循环有了基本的了解<sup>[1]</sup>。传统的观点认为, 大气中的氮气主要来源于微生物的硝化(Nitrification)和反硝化作用(Denitrification), 氨( $\text{NH}_3$ )只能在有氧条件下才能被氧化成亚硝氮( $\text{NO}_2^-$ )或硝氮( $\text{NO}_3^-$ ),  $\text{NO}_2^-$ 或 $\text{NO}_3^-$ 再被还原成氮气( $\text{N}_2$ )释放。近年来, 微生物家发现了在厌氧条件下微生物能够以 $\text{NO}_2^-$ 作为电子受体将 $\text{NH}_3$ 氧化成 $\text{N}_2$ 的过程, 而且认识到这一过程在自然界的氮循环中可能发挥极其重要的作用。这一发现改变人们对传统氮的生物地球化学循环的认识, 近十年来在这一领域取得了很多突破性进展。

### 1 厌氧氨氧化的发现缘于偶然

长期以来,  $\text{NH}_4^+$ 的氧化一直被认为是在绝对有氧条件下进行的。1977年, Broda根据热力学反应自由能计算和生物进化关系的分析, 推测自然界中可能存在化能自养微生物将 $\text{NH}_4^+$ 氧化成 $\text{N}_2$ , 但一直没有找到实验证据<sup>[2]</sup>。在上个世纪90年代, 在荷兰Delft一个酵母厂的污水脱氮流化床反应器中, 工人们发现了一个奇怪的现象, 反应器中有 $\text{NH}_4^+$ 消失, 且随 $\text{NH}_4^+$ 和 $\text{NO}_3^-$ 的消耗, 有 $\text{N}_2$ 生成。这一发现与原来认为的只有在有氧条件下才能去除 $\text{NH}_4^+$ 的认识相违背。Delft大学的微生物学家Gijs Kuenen对这一现象进行详细研究, Kuenen认为这一神秘的现象一定是由一种特殊的微生物作用完成的, 而且这种微生物的发现可能为废水处理提供新的方法。如果这种微生物广泛分布在自然界中, 那么这种代

基金项目: 国家自然科学基金(30800032); 广东省自然科学基金(84510301001692); 中科院院长专项启动基金(07YQ091001)

\* 通信作者。Tel: +86-20-89023345; E-mail: jdgu@hkuc.hku.hk

作者简介: 洪义国(1974-) 内蒙赤峰人, 博士, 主要从事海洋环境与分子微生物学的研究。E-mail: yghong@scsio.ac.cn

收稿日期: 2008-09-30; 修回日期: 2008-12-08

谢过程在自然界可能具有广泛意义。经过大量的研究,在1995年,Kuenen 研究小组正式发表了有关厌氧氨氧化的论文,把这一新发现的生物化学过程命名为“Anammox”(Anaerobic ammonia oxidation),即厌氧氨氧化,并且申请了专利(EP 0327184A1)<sup>[3]</sup>。利用生理生化、特异性抑制剂以及同位素标记实验,Kuenen 研究小组进一步证实 Anammox 的本质是一个微生物作用的过程,并且富集到了这种微生物<sup>[4]</sup>。1999年,Delft 大学的 Strous 利用密度梯度离心的方法,第一次得到了 Anammox 菌,16S rDNA 分析显示与浮霉状细菌(Planctomycetales)有较近的进化关系,第一次从自然界中找到了 Broda 当年预测的微生物<sup>[5]</sup>。

## 2 厌氧氨氧化菌具有特殊的生理生化和细胞生物学特征

### 2.1 已知的厌氧氨氧化菌都属于霉状菌门的单一进化群体

到目前为止,还没有得到 Anammox 纯培养菌株。用现代分子生物学技术,无需纯培养,已经鉴定到多个 Anammox 物种,它们分别属于 5 个属: *Candidatus* “*Brocadia*”、*Candidatus* “*Kuenenia*”、

*Candidatus* “*Scalindua*”、*Candidatus* “*Anammoxoglobus*” 和最新鉴定的 *Candidatus* “*Jettenia*”。其中, *Candidatus* “*Scalindua*” 属已经鉴定了 4 个种,分别是 *Candidatus* “*Scalindua sorokinii*”、*Candidatus* “*Scalindua brodae*”、*Candidatus* “*Scalindua wagneri*” 和 *Candidatus* “*Scalindua Arabica*”,*Candidatus* “*Brocadia fulgida*” 也是最新报道的新物种,它们之间的系统进化关系见图 1<sup>[6-10]</sup>。16S rRNA 基因分析表明,这些 Anammox 菌属于单一进化群体,起源于共同的祖先,从浮霉状菌门(Phylum Planctomycetales)分支进化而来。Anammox 菌属种之间的进化距离较大, *Candidatus* “*Brocadia*” 与 *Candidatus* “*Scalindua*” 的 16S rRNA 基因平均只有 85% 的序列同源性,这种大的差异还没有找到更合理的解释,可能是由于其早期起源和快速进化的结果。厌氧氨氧化菌的 16S rRNA 和 23S rRNA 基因没有分离,它们与 ISR 同时转录。而且发现 *Candidatus* “*Brocadia*” 和 *Candidatus* “*Kuenenia*” 的 16S rRNA 基因中的第九个螺旋中包含一个 20bp 的插入序列,二级结构分析预测有两个亚螺旋 9a 和 9b,这种插入在 ARB 数据库(www.arb-home.de)的其它 16S rRNA 基因中还没有发现<sup>[11]</sup>。

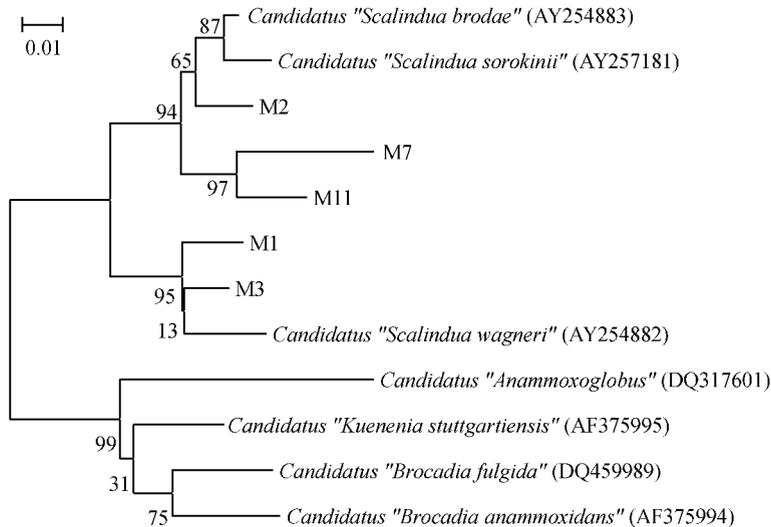


Fig.1 厌氧氨氧化菌的系统进化关系(其中 M1、M2、M3、M7 和 M11 是从中国南海深海底泥中扩增出的序列)

Fig.1 Phylogenetic relationship of Anammox bacteria. M1, M2, M3, M7 and M11 are the clones from the sediment of South China Sea. The numbers in parentheses represent the sequences' accession number in GenBank. The number in each branch point is the percentage supported by bootstrap. The bar represents 1% sequence divergence.

### 2.2 厌氧氨氧化菌都具有特殊的细胞构造和化学组成

厌氧氨氧化菌是革兰氏阴性椭球状能自养菌,专性厌氧,直径不到 1  $\mu\text{m}$ ,菌体呈现明亮的红色<sup>[5]</sup>。具有蛋白质的 S 层,细胞壁上存在漏斗状结构,无肽聚糖,对青霉素不敏感。厌氧氨氧化菌有一

个单一双分子层的厌氧氨氧化体(Anammoxosome),占细胞总体积的 30% 以上,实验证据表明,厌氧氨氧化体是一个独立的产能细胞器,它是厌氧氨氧化菌最具特征的结构,是发挥厌氧氨氧化的核心场所<sup>[12]</sup>。有关厌氧氨氧化体的进化,是一个非常有趣的研究课题,它是第一个从原核细胞中发现的独立

产能细胞器。我们从细胞的、分子的以及代谢途径等多方面对厌氧氨氧化的进化做了探索,初步认为这一细胞结构是内共生起源。

厌氧氨氧化菌普遍具有生长缓慢、对光和氧气敏感的特点。目前,还未获得厌氧氨氧化菌的纯培养菌株,密度梯度离心法是分离和纯化厌氧氨氧化菌的有效方法,而且厌氧氨氧化的活性对细胞密度具有很强的依赖性<sup>[5]</sup>。在富集培养期间,厌氧氨氧化菌污泥颜色从棕色变为深红。对厌氧氨氧化菌细胞和细胞提取物的可见光谱分析发现 *c* 型细胞色素的吸收明显增加。77K 的细胞光谱分析表明没有 *a* 型、*b* 型和 *d* 型的细胞色素。在厌氧氨氧化活性增加期间 468 nm 处的吸收值逐渐增加并达到最高值,用 CO 处理后就消失<sup>[13]</sup>。

厌氧氨氧化菌脂质含有酯连接和醚连接的混合脂肪酸,具有独特的膜脂结构:环状系统 X、环状系统 Y 和 2 种不同的环状系统(X + Y)。环状系统 X 和 Y 的所有环被 *cis* 环连接,形成楼梯式的结构,因此定义为梯式烷脂(Ladderane lipids)。有研究表明在 *Candidatus* “*B. anammoxidans*”中,Ladderane X 和 Ladderane Y 占总脂的 34%。目前这种梯式烷膜脂只在厌氧氨氧化菌中发现,估计与厌氧氨氧化的功能密切相关<sup>[14]</sup>。

### 2.3 利用环境基因组学的方法完成了厌氧氨氧化菌 *Kuenenia astuttgartiensis* 的基因组全序列测定

随着近些年的研究进展,科学家们逐渐认识到厌氧氨氧化菌在海洋氮物质循环和废水处理中发挥极其重要的作用,迫切需要从分子水平深入认识厌氧氨氧化机制。在多家机构联合努力下,于 2006 年利用环境基因组学的方法(Environmental genomics)基本完成了这一非纯培养菌株—厌氧氨氧化菌 *Candidatus* “*Kuenenia astuttgartiensis*”的全基因组序列测定,结果发表在 *Nature* 杂志上<sup>[15]</sup>。这一全长  $4.2 \times 10^6$  大小的基因组学数据展示了厌氧氨氧化这一特殊代谢功能的基因图谱,共包含 200 多个基因参与其呼吸代谢过程。如此多的基因参与呼吸代谢过程只在异养菌如 *Geobacter sulfurreducens* 和 *Shewanella oneidensis* 中发现,这表明厌氧氨氧化菌可能存在于其他分支呼吸链,可以从不同的电子受体中获得能源。此外,这一全基因组的测定,解决了 *Planctomycetales* 的系统进化关系,并且鉴定了梯脂生物合成以及脼代谢相关的基因。基因组学信息使我们认识到,厌氧氨氧化菌不是一类特殊的微生物,而是通常微生物的一类。厌氧氨氧化是多种生命代

谢活动方式的一种,是连接生物氮循环与碳循环以及金属循环的重要途径。

## 3 细菌厌氧氨氧化是在厌氧氨氧化体内完成的呼吸产能过程

通过氮平衡和氧化还原平衡实验推测了厌氧氨氧化发生的分子机制,并建立了厌氧氨氧化过程生化模型<sup>[12]</sup>。厌氧氨氧化反应的关键酶之一是位于厌氧氨氧化体(Anammoxosome)上的脼氧化酶(HZO), $\text{NH}_4^+$  和羟胺( $\text{NH}_2\text{OH}$ )被脼水解酶(HH)结合为脼,脼又被 HZO 氧化,HZO 与羟胺氧化还原酶(HAO)有些相似。氧化反应发生在 Anammoxosome 的里面,形成  $\text{N}_2$ 、4 个质子和 4 个电子。这 4 个电子和来自 Riboplasm 中的 5 个质子一起被亚硝酸还原酶(NIR)还原亚硝酸盐为羟胺。在这个模型中,通过消耗在 Riboplasm 中的质子和在 Anammoxosome 里面产生的质子,厌氧氨氧化反应建立了质子梯度。这就导致了电化学质子梯度直接从 Anammoxosome 到 Riboplasm。这种梯度含有化学势能( $\Delta pH$ )和电子势能( $\Delta \psi$ )。 $\Delta pH$  和  $\Delta \psi$  都有一种让质子从 Anammoxosome 的里面转运到外面的一种动力(质子驱动力  $\Delta p$ )。在厌氧氨氧化体膜的 ATPase 的催化作用下合成 ATP。质子通过 ATPase 形成的质子孔流回到 Riboplasm 中,合成的 ATP 在 Riboplasm 中被释放,反应方程式为:



$$\Delta G^0 = -297 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$$

用稳定<sup>13</sup>C 同位素标记的方法发现厌氧氨氧化菌能在厌氧氨氧化的过程中能够固定  $\text{CO}_2$ ,但这种机制目前还不是很清楚。通过基因组序列分析推测是通过乙酰辅酶 A (CoA)途径来进行的, $\text{NO}_2^-$  作为固定  $\text{CO}_2$  的电子供体。

## 4 细菌厌氧氨氧化在海洋氮的生物地球化学循环中发挥重要作用

在很多缺氧海洋地区,限制海水中细菌初级生产力的因素主要是氮(硝酸盐、亚硝酸盐和铵)的可获得性。早先科学家们就已经知道,由相当数量的  $\text{N}_2$  是由缺氧水中的无机氮生产的。2002 年,Thamdrup 与 Dalsgaard 的研究发现,在波罗的海过渡区的大陆架沉积物中,24% ~ 67%  $\text{N}_2$  的生成与厌氧氨氧化有关,首次报道了在海洋中存在 Anammox<sup>[16]</sup>。在 2003 年,两个不同的研究小组同时

在 Nature 上撰文,发表了在海洋领域存在 Anammox 的重要发现:一个是德国生物化学家 Kuypers 带领他的同事在世界上最大的厌氧盆地—黑海中寻找厌氧氨氧化菌<sup>[8]</sup>。他们从海面下 85~100 米的无氧环境的水下取样,发现在那里氨的量非常少,推测存在厌氧氨氧化菌,进一步的研究结果显示,有非常丰富的厌氧氨氧化菌的存在。另一个是 Dalsgaard 等利用<sup>15</sup>N 稳定性同位素示踪的方法发现在哥斯达黎加的 Golfo Dulce 海湾厌氧水层中有 19%~35% N<sub>2</sub> 的生成与厌氧氨氧化过程有关<sup>[17]</sup>。在 2004 年,在北极圈极地海冰中也发现了细菌的厌氧氨氧化<sup>[18]</sup>。随后有了很多关于海洋细菌 Anammox 的研究报道,如在 Baltimore 内港、日本海、Chesapeake 海湾、波罗地海的芬兰湾、安哥拉的 Benguela 上升流系统、英国的泰晤士河口和丹麦 Mellerup 河口等<sup>[19-24]</sup>。尤其是 Schmid 等的最新研究表明厌氧氨氧化细菌在海洋环境中广泛分布,但是却有低的多样性<sup>[25]</sup>。本实验室从香港米浦湿地自然保护区以及南海深海海底取样,研究了其 Anammox 的细菌多样性和分布的广泛性,16S rRNA 基因分析发现,在米浦以及南海生态系统中主要为 *Scalindua* 属细菌,然而我们用 Anammox 的功能基因 HZO 分析后发现,有 *Brocadia* 和 *Kuenenia* 属细菌的存在,预示在这些生态系统中有多样性的 Anammox 菌的存在。

通过大量的研究,科学家们认识到,海洋细菌的厌氧氨氧化过程占全球海洋 N<sub>2</sub> 产生量的 1/3~1/2,厌氧氨氧化与全球的氮物质循环密切相关。这一发现从根本上改变了人们对全球氮物质循环的传统认识,让海洋学家也认识到反硝化细菌并不是海洋 N<sub>2</sub> 产生的唯一微生物。由于氮物质循环与碳物质循环密切相关,因此可以推测,细菌的厌氧氨氧化会影响大气中的 CO<sub>2</sub> 浓度,从而对全球气候变化产生重要影响。对于厌氧氨氧化菌的种类、生理特征、电子传递与能量产生的分子机理及其生态分布的探索,并构建更合理的全球海洋氮物质循环具有重要生态环境意义。然而,对于海洋细菌的厌氧氨氧化,我们只了解其中很少的知识,还有大量的问题需要进一步研究。例如不同海域厌氧氨氧化特征,海洋厌氧氨氧化的关键影响因素,海洋厌氧氨氧化菌的生态分布,因此迫切需要描绘全球海湾、深海以及远洋厌氧氨氧化的详图。

除了海洋,目前已经有关于在淡水生态系统进行厌氧氨氧化的报道。Schubert 等的研究表明,在世

界第二大湖 Tanganyika 湖有 13% 的 N<sub>2</sub> 是由细菌厌氧氨氧化产生<sup>[26]</sup>;在中国的新沂河,也有厌氧氨氧化菌的存在<sup>[27]</sup>,但这方面的研究还较少。

## 5 细菌厌氧氨氧化为废水生物脱氮新技术的研究提供了理论基础

厌氧氨氧化实现了氨氮的短程转化,缩短氮素的转化过程,对能耗和碳的依赖更少,大大降低了成本和 CO<sub>2</sub> 的释放,具有极大的优越性。对厌氧氨氧化菌生理生化特性的研究为开发更节约能源、更符合可持续发展要求的废水脱氮技术提供了生物学和微生物学基础。第一座完全厌氧氨氧化反应器在荷兰的鹿特丹建成,总装机容量为 500 吨/天。目前,有关厌氧氨氧化的应用研究人们也进行了广泛探索<sup>[28]</sup>。然而由于其生长速率慢,比增长率低,因此高效富集培养厌氧氨氧化菌,解决其菌体增殖和持留问题,扩增菌体以便有效应用于污水处理厂中是今后一段时间的重要研究课题。

## 6 研究展望

有关 Anammox 的研究,是最近才发展起来的研究领域。自第一个厌氧氨氧化细菌的报道以来,全世界的微生物学家已经在这个领域做了大量的研究,取得了可喜的研究进展。然而,这一学科毕竟还很年轻,对 Anammox 的认识还不够深入,仍然有很多科学问题需要进行深入研究。(1)厌氧氨氧化菌生物多样性的探索。目前鉴定的厌氧氨氧化菌都属于浮霉状菌门的单一进化群体,包括五个属。可以预测,自然界中可能存在其他类型的细菌具有厌氧氨氧化特征,新的厌氧氨氧化群体的发现,将会丰富对这一代谢特征的认识。(2)目前对于厌氧氨氧化的研究目标主要集中与海洋环境,在其他环境中探索厌氧氨氧化过程,如淡水环境中和土壤环境中,还没有充分的认识。进一步探索其它环境中的厌氧氨氧化,将会充分认识其在自然界全球物质循环过程中发挥的重要作用。(3)厌氧氨氧化机制研究:目前对于厌氧氨氧化的机制还不够清楚,尤其是其电子传递链和能量产生机制需要深入探讨。(4)厌氧氨氧化在高氨氮废水处理中的应用研究。

中国幅员辽阔,有渤海、黄海、东海和南海广阔的近海海域,因此对中国近海 Anammox 菌的生态分布和氨氧化作用的研究,对于丰富全球氮循环的认识将会提供重要基础。尤其是南海,地处热带亚热带,生态系统复杂,南中国海是在全球气候变化大背

景条件下研究海洋生物与环境相互作用的理想场所。有关 Anammox 海洋氮循环的微生物海洋学的研究仍将是未来一段时间的热门研究课题,将仍然有大量的高质量论文和科研成果的产出。本课题组正在以南中国海海域为研究对象,立足国际前沿,整合现代分子微生物技术与海洋技术,开展有关我国海洋氮循环相关领域的研究。这些研究成果将在填补我国在这一领域研究的空白,在追踪国际前沿,发展我国的微生物海洋学的过程中发挥积极作用。

## 参考文献

- [ 1 ] Arrigo KR. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature*, 2005, 437: 349 – 355.
- [ 2 ] Broda E. Two kinds of lithotrophs missing in nature. *Zeitschrift für Allgemeine Mikrobiologie*, 1977, 17( 6 ): 491 – 493.
- [ 3 ] Mulder A, van de Graaf AA, Robertson LA, et al. Anaerobic ammonium oxidation discovered in a denitrifying fluidized bed reactor. *FEMS Microbiology Ecology*, 1995, 16( 3 ): 177 – 183.
- [ 4 ] van de Graaf AA, Mulder A, de Bruijn P, et al. Anaerobic oxidation of ammonium is a biologically mediated process. *Applied Environmental and Microbiology*, 1995, 61( 4 ), 1246 – 1251.
- [ 5 ] Strous M, Fuerst J, Kramer E, et al. Missing lithotroph identified as new planctomycete. *Nature*, 1999, 400: 446 – 449.
- [ 6 ] Schmid M, Twachtmann U, Klein M, et al. Molecular evidence for genus level diversity of bacteria capable of catalyzing anaerobic ammonium oxidation. *Systematic and Applied Microbiology*, 2000, 23( 1 ): 93 – 106.
- [ 7 ] Kartal B, Rattray J, van Niftrik L, et al. *Candidatus "Anammoxoglobus propionicus"* gen. nov., sp. nov., a new propionate oxidizing species of anaerobic ammonium oxidizing bacteria. *Systematic and Applied Microbiology*, 2007, 30( 1 ): 39 – 49.
- [ 8 ] Kuypers MMM, Sliemers AO, Lavik G, et al. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea. *Nature*, 2003, 422: 608 – 611.
- [ 9 ] Schmid M, Walsh K, Webb R, et al. *Candidatus "Scalindua brodae"*, sp. nov., *Candidatus "Scalindua wagneri"*, sp. nov., two new species of anaerobic ammonium oxidizing bacteria. *Systematic and Applied Microbiology*, 2003, 26( 4 ): 529 – 538.
- [ 10 ] Woeckel D, Lam P, Kuypers MM, et al. A microdiversity study of anammox bacteria reveals a novel *Candidatus Scalindua* phylotype in marine oxygen minimum zones. *Environmental Microbiology*, 2008, 10( 11 ): 3106 – 3119.
- [ 11 ] Schmid M, Schmitz-Esser S, Jetten M, et al. 16S/23S rDNA intergenic spacer and 23S rDNA of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria: implications for phylogeny and in situ detection. *Environmental Microbiology*, 2001, 3( 7 ): 450 – 459.
- [ 12 ] van Niftrik LA, Fuerst JA, Sinninghe-Damsté JS, et al. The anammoxosome: an intracytoplasmic compartment in anammox bacteria. *FEMS Microbiology Letter*, 2004, 233( 1 ): 7 – 13.
- [ 13 ] Jetten MSM, Strous M, Pas-Schoonen KT, et al. The Anaerobic oxidation of ammonium. *FEMS Microbiology Reviews*, 1999, 23( 5 ): 421 – 437.
- [ 14 ] Sinninghe D, Rijpstra JS, Geenevasen WIC. Linearly concatenated cyclobutane lipids form a dense bacterial membrane. *Nature*, 2002, 419: 708 – 712.
- [ 15 ] Strous M, Pelletier E, Manganot S, et al. Deciphering the evolution and metabolism of an anammox bacterium from a community genome. *Nature*, 2006, 440: 790 – 794.
- [ 16 ] Thamdrup B, Dalsgaard T. Production of N<sub>2</sub> through anaerobic ammonium oxidation coupled to nitrate reduction in marine sediments. *Applied Environmental and Microbiology*, 2002, 68( 3 ): 1312 – 1318.
- [ 17 ] Dalsgaard T, Canfield DE, Petersen J, et al. N<sub>2</sub> production by the anammox reaction in the anoxic water column of Golfo Dulce, Costa Rica. *Nature*, 2003, 422: 606 – 608.
- [ 18 ] Rysgaard S, Glud RN. Anaerobic N<sub>2</sub> production in arctic sea ice. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49( 1 ): 86 – 94.
- [ 19 ] Dalsgaard T, Thamdrup B, Canfield DE. Anaerobic ammonium oxidation (anammox) in the marine environment. *Research in Microbiology*, 2005, 156( 4 ): 457 – 464.
- [ 20 ] Strous M, Jetten MSM. Anaerobic oxidation of methane and ammonium. *Annual Review of Microbiology*, 2004, 58: 99 – 117.
- [ 21 ] Penton CR, Devol AH, Tiedje JM. Molecular evidence for the broad distribution of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in freshwater and marine sediments. *Applied Environmental and Microbiology*, 2006, 72( 10 ): 6829 – 6832.
- [ 22 ] Francis CA, Beman JM, Kuypers MMM. New processes and players in the nitrogen cycle: the microbial ecology of anaerobic and archaeal ammonia oxidation. *ISME Journal*, 2007, 1: 19 – 27.
- [ 23 ] Kuypers MMM, Lavik G, Woeckel D, et al. Massive nitrogen loss from the Benguela upwelling system through anaerobic ammonium oxidation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005, 102( 18 ): 6478 – 6483.

- [ 24 ] Risgaard-Petersen N , Meyer RL , Schmid M , et al. Anaerobic ammonium oxidation in an estuarine sediment. *Aquatic Microbial Ecology* , 2004 , 36 : 293 – 304.
- [ 25 ] Schmid MC , Risgaard-Petersen N , van de Vossenberg J , et al. Anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in marine environments : widespread occurrence but low diversity. *Environmental Microbiology* , 2007 , 9( 6 ) : 1476 – 1484.
- [ 26 ] Schubert CJ , Durisch-Kaiser E , Wehrli B , et al. Anaerobic ammonium oxidation in a tropical freshwater system ( Lake Tanganyika). *Environmental Microbiology* , 2006 , 8( 10 ) : 1857 – 186.
- [ 27 ] Zhang Y , Ruan XH , Op den Camp HJM , et al. Diversity and abundance of aerobic and anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in freshwater sediments of the Xinyi River ( China ). *Environmental Microbiology* , 2007 , 9( 9 ) , 2375 – 2382.
- [ 28 ] Pathak BK , Kazama Y , Tanaka K , et al. Quantification of anammox populations enriched in an immobilized microbial consortium with low levels of ammonium nitrogen and at low temperature. *Applied Microbiology and Biotechnology* , 2007 , 7( 5 ) : 1173 – 1179.

## Bacterial anaerobic ammonia oxidation ( Anammox ) in the marine nitrogen cycle-A review

Yiguo Hong<sup>1</sup> , Meng Li<sup>2</sup> , Jidong Gu<sup>1 2\*</sup>

[ <sup>1</sup>Key Laboratory of Tropical Marine Environment Dynamics ( LED ) , South China Sea Institute of Oceanography , Chinese Academy of Sciences , 164 Xingang Road West , Guangzhou 510301 , China ]

[ <sup>2</sup>School of Biological Sciences , the University of Hong Kong , Pokfulam Road , Hong Kong SAR , China )

**Abstract** : Anaerobic ammonium oxidation ( Anammox ) is a microbial oxidation process of ammonium , with nitrite as the electron acceptor and dinitrogen gas as the main product , and is performed by a clade of deeply branched *Planctomycetes* , which possess an intracytoplasmic membrane-bounded organelle , the anammoxosome , for the Anammox process. The wide distribution of Anammox bacteria in different natural environments has been greatly modified the traditional view of biogeochemical cycling of nitrogen , in which microbial denitrifier is considered as the only organism to respire nitrate and nitrite to produce nitric and nitrous oxides , and eventually nitrogen gas. More evidences indicate that Anammox is responsible for the production of more than 50% of oceanic N<sub>2</sub> and plays an important role in global nitrogen cycling. Moreover , due to the close relationship between nitrogen and carbon cycling , it is anticipated that Anammox process might also affect the concentration of CO<sub>2</sub> in the atmosphere , and influence the global climate change. In addition , the simultaneous transformation of nitrite and ammonium in wastewater treatment by Anammox would allow a 90% reduction in operational costs and provide a much more effective biotechnological process for wastewater treatment.

**Keywords** : anaerobic ammonia oxidation ( Anammox ) bacteria ; nitrous geo-biological-chemical circulation ( nitrogen biogeochemical cycle ) ; anammoxosome

( 本文责编 : 王晋芳 )