

生物除磷系统聚糖菌的代谢机理及菌群结构

王亚宜^{1,2}, 彭永臻^{2,3}, 潘绵立⁴, 王淑莹², 鲁文敏¹

(1. 同济大学 污染控制与资源化研究国家重点实验室, 上海 200092, E-mail: wywater@126.com; 2. 北京工业大学 水质科学与水环境恢复工程重点实验室, 北京 100022; 3. 哈尔滨工业大学 市政环境工程学院, 哈尔滨 150090; 4. 华东医药集团有限公司生物工程研究所, 杭州 310011)

摘 要: 针对聚糖菌的富集引起强化生物除磷系统 (EBPR) 运行不稳定问题, 开展聚糖菌代谢机理、微生物形态和菌群结构研究, 以了解 EBPR 工艺的微生物原理。聚糖菌在厌氧环境中分解体内的糖原以获得能量来摄取外界环境中的短链脂肪酸, 因而在厌氧反应阶段与聚磷菌形成对有机底物的竞争矛盾, 尤其当聚糖菌在某些未明确因素下取得竞争优势后, 系统中的聚磷菌将逐渐被淘汰替换或成为非优势菌种, 从而导致 EBPR 除磷功能的完全丧失。研究表明, 进水基质类型、进水 P/C 比、pH、温度以及亚硝酸盐等因素决定着聚糖菌和聚磷菌的竞争优势, 并在特定阈值内引起 EBPR 系统聚糖菌的富集而使除磷功能丧失。

关键词: 强化生物除磷; 聚糖菌; 聚磷菌; 糖原; 代谢机理

中图分类号: TU991.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 0367-6234(2008)08-1319-06

Metabolic mechanism and microbial community of glucose accumulating organisms (GAOs) in enhanced biological phosphorus removal processes

WANG Ya-yi^{1,2}, PENG Yong-zhen^{2,3}, PAN Mian-li⁴, WANG Shu-ying², LU Wen-min¹

(1. State Key Laboratory of Pollution Control and Resources Reuse, Tongji University, Shanghai 200092, China, E-mail: wywater@126.com; 2. Key Laboratory of Beijing for Water Quality Science and Water Environment Recovery Engineering, Beijing Polytechnic University, Beijing 100022, China; 3. School of Municipal and Environmental Engineering, Harbin Institute of Technology, Harbin 150090, China; 4. Biotech Institute, Hangzhou Huadong Medicine Group Co., Ltd, Hangzhou 310011, China)

Abstract: The overgrowth of the glycogen accumulating organisms (GAOs) has become one of the main reasons causing the unsteady operation of enhanced phosphorus removal (EBPR) processes. Therefore, the metabolic mechanism of GAOs as well as their microbial morphology and community is introduced for better understanding the exact microbial community of EBPR. GAOs can use synthetic glycogen as the energy source to assimilate volatile fatty acids (VAFs) anaerobically, resulting in a competition with phosphorus accumulation organisms (PAOs) for VAFs. Also, they will become the dominate population under unidentified conditions by outcompeting PAOs, ultimately leading to the failure of EBPR. The studies show that the influent organic composition, P/C, pH, temperature and nitrites are the key factors impacting the competition between PAOs and GAOs. Within the certain ranges of the above operational parameters, the accumulation of GAOs occurs and the PAOs activities will be completely inhibited.

Key words: enhanced biological phosphorus removal; glycogen accumulating organisms (GAO); phosphorus accumulating organisms (PAOs); glycogen; metabolic mechanism

收稿日期: 2006-02-17.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (50608064; 50628808); 全国优秀博士学位论文作者专项基金资助项目 (200756); 北京市教委科技创新平台项目 (PXM2008_014204_050843).

作者简介: 王亚宜 (1977—), 女, 博士, 副教授;
彭永臻 (1949—), 男, 博士, 教授, 博士生导师.

磷被公认为是引起水体富营养化的主要限制性因子, 因此, 控制污水的磷含量是防止水体富营养化的主要任务, 以厌氧/好氧顺序为特征的强化生物除磷技术 (EBPR) 即在此背景下发展起来的. 它主要依赖聚磷微生物 (PAOs) 对磷的超量吸

收能力来完成除磷功效. 目前, EBPR 工艺多依据经验设计, 对其中的微生物学原理知之甚少, 这使得许多污水处理厂的设计和运行参数并未满足 EBPR 系统所需最佳的条件, 最终导致的运行不稳定问题已成为 EBPR 技术推广应用的“瓶颈”. 聚糖菌 (GAOs) 的富集已被认为是引起 EBPR 运行不稳定的最主要原因之一.

1977 年, Takii, S 首次报导在活性污泥中存在着—类聚糖微生物^[1]. 随后, Cech 和 Hartman 发现当进水底物葡萄糖含量较高时, GAOs 淘汰 PAOs 而成为系统的优势菌属, 最终导致 EBPR 除磷效能恶化^[2]. 文献 [3 - 4] 也展开了相关研究, 并获得了类似结果. 事实上, GAOs 的确存在于实际污水厂的除磷工艺中, 并对 PAOs 产生消极影响作用. 当前, 水环境研究者围绕究竟哪些环境影响因素将可能导致 GAOs、GAOs 代谢机理以及 GAOs 和 PAOs 种群的竞争问题展开研究.

1 聚糖菌的代谢机理

GAOs 的显著特点是可以进行糖类的累积, 其代谢途径与 PAOs 非常相似, 仅能量来源不同^[5]. 如图 1 所示, GAOs 在厌氧环境中分解体内的糖原以获得能量来摄取外界环境中的短链脂肪酸, 并以聚- β -羟基-链烷酸脂 (PHAs) 的形式贮存起来, 而不发生磷的释放; 随后于好氧环境中消耗体内的 PHAs 进行增殖和合成糖原, 也不发生吸磷作用. 而 PAOs 主要利用释磷作用来获得能量. GAOs 对糖原的代谢过程较 PAOs 对聚磷的代谢过程复杂, 且从能量角度来看, 效率有所降低. 据报导, 这种低效率不利于 GAOs 的生长.

Liu 的试验结果支持了 Mino 提出的 GAOs 对碳源的代谢模式, 并进一步从能量角度阐述了 GAOs 厌氧阶段的代谢机理^[3]: 首先, 当厌氧阶段加入有机酸 (如乙酸) 后, 形成一个临时性的 PHAs 贮存库. 这主要因为细胞能够从糖原酵解代谢过程获得 ATP 和 NADH (糖酵解产物) 进行乙酸的吸收以及 PHAs 的合成; 其二, 当系统投加糖类 (如葡萄糖) 物质后, 胞内的糖原和 PHAs 贮存量均得到提高. 糖原酵解过程获得的 ATP 和 NADH 大部分被用于糖类产物来合成 PHAs, 剩余的 ATP 又可进一步用于葡萄糖合成糖原, 因此, 可观察到 PHAs 和糖原贮量增加. 正是该现象的发现, 学者们认为葡萄糖扮演着一个外部能量源的角色; 其三, GAOs 主要利用葡萄糖和乙酸的混合物来合成 PHAs, 而对胞内糖原的消耗非常少^[4]. 上述结果表明, 聚糖菌可以控制能量的利用, 而外

部能量源 (如葡萄糖) 较内部能量源 (如糖原) 可优先用于乙酸的吸收.

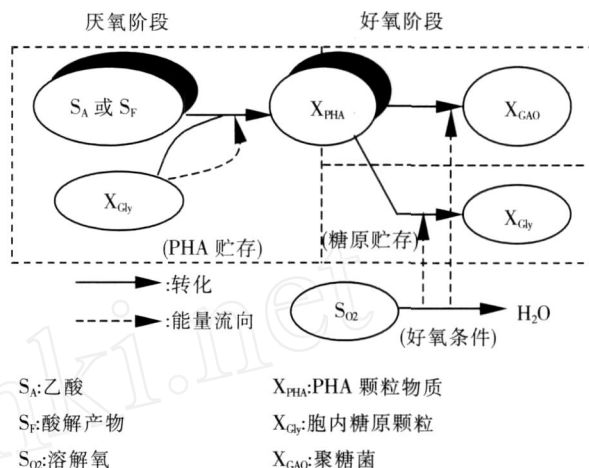


图 1 聚糖菌的代谢途径

也有学者把 GAOs 誉为除磷系统的“清道夫”, 在 EBPR 系统恶化时变为优势菌种. 当出现硝酸盐的抑制作用、不合理的生长条件或者是其他一些不确定因素, EBPR 系统 (尤其运行周期比较长、TOC 负荷高的间歇运行反应器) 中, PAOs 聚磷颗粒能量库下降至一个较低水平而无法在厌氧条件下完全吸收溶解性有机物质, 这些有机物质即可被 GAOs 等异养微生物利用 (所以称其为“清道夫”). 正因为 GAOs 可以利用系统中的各种有机物质, 如有机酸、糖类及其他复杂的一些可溶性有机物质等, 它可在厌氧环境快速吸收或者掠夺大部分可溶性有机物质进行代谢反应, 从而变成导致 EBPR 系统恶化的主导微生物菌群^[3].

另一方面, 为了更好地认识 GAOs 的代谢模式, 已展开相应的动力学研究. 遗憾的是, 迄今大部分的 GAOs 代谢动力学过程还不为人们所认识, 动力学和化学计量学系数也还需通过大量的试验进行估算和验证. 基于目前的研究水平, 仅初步获得一些成果: 1) GAOs 对 PHAs 贮存量较 PAOs 低得多. 由于 EBPR 在正常情况下, 系统中的 PAOs 较 GAOs 竞争能力强, 所以, GAOs 对 PHAs 的合成率 (q_{PHA}) 比 PAOs 小; 2) GAOs 较 PAOs 可利用的有机物质范围更广, 因此, 探讨代谢模型时认为 GAOs 可利用 S_A 以及 S_F 来合成 PHAs (图 1). 假设 S_F 在其发酵前就可被 GAOs 吸收, 那么仅少量的 S_A 可以被 PAOs 利用, 事实上, 在正常情况下不会发生这一现象. 也就是说, GAOs 吸收 S_F 的速率不会超过 S_F 发酵消解的速率, 换句话说, GAOs 对 PHAs 的合成率 (q_{PHA}) 比异养菌对糖类的发酵率 (q_{fe}) 要小得多, 或者说

S_F 合成 PHAs 的半饱和系数 (K_F) 比 S_F 发酵的半饱和系数 (K_{fe}) 高^[5]。另外, Liu et al^[3] 已经发现富集 PAOs 污泥吸收乙酸的速率比富集 GAOs 污泥快得多, 因此他认为, 厌氧条件下如果因为某些原因造成 PAOs 吸收碳源的速率下降, 则剩余的碳源可能会为 GAOs 所利用, 这将利于 GAOs 的过量生长。

GAOs 的代谢机理说明, GAOs 与 PAOs 在厌氧阶段会形成对有机底物的竞争矛盾。当 EBPR 系统运行较好时, GAOs 微生物的生长受到抑制, 增殖数量非常少; 但当 GAOs 在某些未明确因素下取得了竞争优势, PAOs 将被淘汰替换或成为非优势菌种, 最终导致系统除磷功能的完全丧失, 而这种竞争关系即是造成 EBPR 除磷不稳定的起因, 尤其是南方地区城市污水中的碳源非常有限时, GAOs 和 PAOs 的矛盾性竞争将更加激烈。

2 GAOs 的富集原因

相关文献表明: 进水中有限的 P 元素或者较低的 P/C 的比率^[3]、投加葡萄糖与其他有机碳源底物混合^[2]、较长的 SRT、厌氧/好氧水力停留时间的比率较高都有可能引起 GAOs 的生长^[6]。但是后两个原因还未被相应的试验结果证实。而第二个原因意味着进水中投加葡萄糖容易导致 EBPR 的恶化, 但是很多研究工作均表明, 如果在 EBPR 系统中投加葡萄糖后, 除磷效果好与坏的情况均有出现。仅第一项进水中有限的 P 给出了合理的解释, 因为 EBPR 在此条件下运行会阻止 PAOs 对聚磷的积累, 结果 PAOs 的生长受到抑制, 而 GAOs 的生长得到了强化。

2.1 有机基质类型

许多文献报导投加葡萄糖可获得很好的 EBPR 效果。但也有部分研究表明, 葡萄糖的存在较利于 GAOs 的生长, 容易导致 EBPR 系统的崩溃, 研究者们同时从微生物角度给予了证明^[2,7]。之后, Cech 和 Hartman 提出, 即使 EBPR 系统是由乙酸来培养驯化, 如果另外投加葡萄糖后, 也会导致 EBPR 系统的崩溃^[2]。他们认为, 出现这种情况可能是因为 GAOs 以葡萄糖作为能量源吸收乙酸的速率较 PAOs 快, 而一旦葡萄糖从底物中去除以后, EBPR 能力将逐渐恢复, 聚磷菌也重新成为优势菌种。另一方面, 相关文献也报道了以葡萄糖为碳源的除磷系统并不绝对丧失除磷效果, 只有当进水磷负荷很低时才会抑制 PAOs 的增殖而使 GAOs 成为优势菌属^[2]。Liu 报道了以乙酸作为主要碳源的厌氧/好氧 SBR 中发生了 GAOs 的富集

且除磷效果恶化, 主要是进水 P/C 偏低 (仅为 2/100) 抑制了 PAOs 的生长^[4]。最近, Zeng 和 Oehaem 等也报导, 当 EBPR 系统中以乙酸作为唯一碳源时亦引起 GAOs 的富集和除磷功能的丧失, 分析发现也是由低 P/HAc 率引起的^[8,9]。此外, Sathasivan et al 将过量的乙酸投入到富集 PAOs 的 SBR 中, 发现当乙酸的吸收现象停止后, 通过外加葡萄糖又发生了乙酸的吸收^[10]。而 Liu 等报导将葡萄糖和乙酸混合液投加到富集 GAOs 的系统中, 在厌氧阶段吸收乙酸时所消耗的糖原量相对减少^[3]。以上两个试验结果说明, 外加葡萄糖可以代替内贮糖原颗粒作为厌氧阶段合成 PHAs 的能量来源与还原力, 因而进水中投加葡萄糖极可能导致 GAOs 的富集。

目前开展的除磷试验大都以乙酸作为碳源, 但 Adrian Oehmen 指出丙酸更加适合作为聚磷菌的碳源, 更利于 PAOs 与 GAOs 的竞争, 从而维持 EBPR 系统更为稳定地运行^[11]。GAOs 和 PAOs 在厌氧阶段吸收 VFA 并将其转化为 PHAs 贮存起来, 虽然污水中的 VFA 有很多形式, 但主要的组成部分是乙酸和丙酸, 所以, 目前很多研究热点都集中在 GAOs 和 PAOs 对乙酸及丙酸的降解代谢上。PAOs 降解乙酸所得产物主要是 PHB (聚- β -羟基丁酸), 降解丙酸的主要产物是 PHV (聚- β -羟基戊酸) 和 PH2MV (聚- β -羟基-2-甲基戊酸); 对于 GAOs 来说, 吸收乙酸的降解产物为 PHB 和 PHV, 吸收丙酸的产物为 PHV 和 PH2MV, 两者均是合成 PHAs 主要的构成物质。

2.2 进水磷负荷

Liu 等报导, 进水的 P/C 比决定了 EBPR 系统中 GAOs 是否可以占优势。在以乙酸作为碳源的系统中, 进水 P/C 是影响 PAOs 体内“能量库”的关键性因素, 正是这些“能量库”决定了微生物间的竞争优势。PAOs 和 GAOs 竞争的关键性因素是对乙酸的吸收, 而究竟哪一类微生物能够优先吸收乙酸主要依赖胞内的能量贮存——聚磷 (Poly-P) 和聚糖 (Glycogen)。当进水磷投量较高、进水 P/C 达到 20/100 时, PAOs 能够积累大量的聚磷, 同时也具备了快速吸收乙酸的能力, 而 GAOs 则被淘汰; 相反, 当进水 P/C 比较低 (2/100) 时, PAOs 体内聚磷颗粒减少, 最后导致 GAOs 成为优势菌种; 而当 P/C 处于这两个极值之间时, GAOs 和 PAOs 能够得到较好的共生, 进一步说, PAOs 和 GAOs 仍是系统中两种主要的微生物^[4]。

随后, Sudiana et al 研究 SBR 除磷系统发现, 较低的磷负荷将抑制 PAOs 的生长, 从而导致

GAOs的繁殖^[12]. Bond试验结果也表明:当进水 P 负荷下降以后,EBPR 系统的除磷效果非常差,分析微生物菌群过程的确发现了类 GAOs 菌群^[13].

2.3 pH

Schuler A. J、Filipe 及 Jeon 等均指出:EBPR 系统厌氧和好氧阶段的 pH 对于 PAOs 和 GAOs 的竞争优势起着决定性作用,继而决定着 EBPR 能否稳定运行^[14-16]. 他们认为高 pH 较适合于 PAOs 的生长而不利于 GAOs. Schuler A. J 试验结果表明^[14],GAOs 在低 pH 条件下比较容易占优势;而当 pH > 7 时,聚磷代谢 (phosphorus accumulating metabolism, PAM) 较聚糖 (Glycogen accumulating metabolism, PAM) 代谢占优势. 继之, Filipe^[15] 发现当 pH = 7 ~ 7.5 左右时,PAOs 可比 GAOs 占优势. 后来,Jeon et al^[16] 利用 SBR 展开了 pH 对 EBPR 的影响研究,他们发现当控制反应系统 pH = 7 时,GAOs 占优势;不控制时,系统的 pH 上升,EBPR 可获得较好的除磷效果. 他们同时也指出,pH 可作为 GAOs 和 PAOs 中哪类微生物占优势的控制参数. 相反,Adrian 的研究结果表明,当 pH = 7 时 PAOs 较 GAOs 占优势. 出现上述两种相悖的试验结果,其原因很多,但最主要是因为开展上述研究工作采用的活性污泥来源不同,相应的微生物菌落也大大不同^[17]. 另外,Adrian et al 采用以丙酸作为碳源开展平行试验,也发现当 pH 从 7 升高到 8 左右时,两个系统的聚磷菌数量 (以 FISH 作为检测手段) 以及除磷效果均提高,此时发现 *Candidatus* 聚磷微生物可以淘汰 γ -*proteobacteria*;而在以乙酸作为碳源的系统中,当 pH 从 7 升高到 8 左右时,也发现磷的去除率有较大提高. 这说明通过控制 pH 可以有效抑制 EBPR 系统 GAOs 的生长,从而提高系统的除磷效果^[17].

此外,一些研究发现,EBPR 系统在厌氧段摄取乙酸时,外部的 pH 上升^[18-19]. 但是其他一些研究认为,pH 在厌氧段出现下降情形,这与系统中 PAM 代谢充足与否相关. 当乙酸吸收过程外部 pH 上升,说明 GAM 较 PAM 占优势,同时也意味着乙酸是以非溶解形式被 GAM 所吸收,而未释放相当量的质子^[16,19].

2.4 温度

Panswad T 发现,GAOs 属于嗜温微生物,其最佳的生长温度范围在 25 ~ 32.5 °C,而 PAOs 适合于 20 °C 或更低的温度^[10]. 另外,Wang 等也认为温度影响 PAOs 和 GAOs 微生物量的平衡,决定着 EBPR 的稳定性. 20 °C 温度条件下 PAOs 可成

为优势菌种,当温度升至 30 °C,GAOs 摄取乙酸的速率高于 PAOs,因此,GAOs 数量逐渐增加并成为主导微生物^[20].

2.5 NO₂⁻ - N

Kuba 报导当系统中存在 NO₂⁻ - N 时,反硝化除磷系统的反硝化聚磷菌 (Denitrifying PAOs, 简称 DNPAOs) 代谢受到消极影响而使磷的吸收受到抑制,继之,GAOs 取得竞争优势并于厌氧环境吸收大量有机碳. Saito T 发现亚硝酸盐的存在将诱发 GAOs 的过度生长. 在他的研究中观察到当亚硝酸存在时,系统中 PAOs 的能力下降,而 GAOs 的富集生长条件增强,通过 FISH 微观鉴定也确实发现系统中有 GAOs 的大量富集^[21]. 上述研究说明,亚硝酸盐的存在抑制了 PAOs 的能力却强化了 GAOs 的能力.

由于高温 (SHARON 原理) 或低溶解氧 (OLAND 原理) 条件下易发生短程硝化反应导致亚硝酸盐的积累,在温度较高区域的污水生物处理厂应特别关注 GAOs 的富集现象. 澳大利亚已有报导,当地一些地区的污水厂的确出现相当数量的 GAOs. 同时,当 EBPR 工艺在处理温度较高的工业废水时,也需要考虑 GAOs 的影响作用^[21]. 但目前亚硝酸盐对 GAOs 的影响机理还不是很明了,还需要开展大量的研究工作.

3 聚糖菌形态与菌群结构

PAOs 和 GAOs 的区别通过形态学特征和染色反应来看,PAOs 通常呈不动杆状、球状及椭圆形形状,且胞内含有聚磷颗粒^[4];而 GAOs 通常为四联球菌 (tetrad-forming organism, TFOs),其在厌氧吸收底物之前胞内无内储颗粒^[2-3,22]. Liu et al 发现 GAOs 与 PAOs 形态的主要不同之处是:GAOs 在奈瑟氏 (Neisser) 染色反应下呈阴性 (即胞内无聚磷菌),并常呈单生、成对及四联的球状形态或短杆状的形状^[3].

利用 FISH 方法分析除磷/非除磷系统中的菌群结构发现,大部分的研究结果表明 β -*Proteobacteria* 和 Gram-positive G+C 是 PAOs 的主要菌属,而 γ -*proteobacteria* 在 PAOs 污泥中是属于较少的菌属. 但是 Liu et al^[23] 发现虽然活性污泥中存在大量的 β -*Proteobacteria*,PAOs 同样也存在于 γ -*proteobacteria* 和 *Cytophaga/Flavobacterium* 菌群内. 这一结果说明,污泥中不同形态的 β -*Proteobacteria* 占优势,而 GAOs 以 β -1-*Proteobacteria* 或者 β -2-*Proteobacteria* 为主,这表明 β subgroup 和除磷系

统的菌群有关. Blackall et al^[24] 和 Beer et al^[25] 采用 FISH 和 DGGE 方法检测认为 GAOs 属于 α - *Proteobacteria*, 这与 Bond et al 的 FISH 结果非常吻合, 但 Bond et al^[18] 同时也发现 α - *Proteobacteria* 所占比率很小, 因此, 他认为除了 α - *Proteobacteria* 之外, 还有其他菌群存在于 GAOs 中. Nielsen et al^[26] 的研究分析认为, GAOs 存在于 β - *Proteobacteria* 与 α - *Proteobacteria* 中. 近来, Wong et al^[27] 检测膜生物反应器 (Membrane biological reactor, MBR) /EBPR 恶化系统同样发现 α - *Proteobacteria* 四联球菌是主导微生物, 由 16r RNA 基因比对后得到其与 *Deftuicoccus vanus* 的序列接近. 而 Zeng et al, Oehmen et al 和 Crecetti et al 指出 *Competibacter* 形态型 GAOs 出现在了以乙酸作为唯一碳源的系统中, 而这种微生物也被发现出现在实际污水厂^[8-9,24].

4 结 论

1) GAOs 与 PAOs 在厌氧阶段会形成对有机底物的竞争矛盾, 尤其当 GAOs 在某些未明确因素下取得了竞争优势, 将会使系统中的 PAOs 逐渐被淘汰替换或成为非优势菌种, 导致系统除磷功能的完全丧失. 这种竞争关系即是造成 EBPR 除磷不稳定的起因, 尤其是进水中的碳源非常有限时, GAOs 和 PAOs 的竞争将更激烈, 更易导致运行系统的不稳定性.

2) 但迄今为止, 人们对 GAOs 的认识还非常有限, 因此, 为了从根本上解决长期困扰工程师们有关 EBPR 系统的不稳定性问题, 必须深入了解 EBPR 系统的微观机理, 明了 GAOs 发生的原因、代谢特征、优势条件与菌群种类, 以获得生物除磷 (包括反硝化除磷) 系统稳定、高效的运行工况和控制条件, 提出 PAOs 和 GAOs 种群的优化调控策略. 这对于提高 EBPR 的稳定性、改进和改良现有污水处理厂、解决日益严重的水体富营养问题具有十分重要的意义.

参考文献:

[1] TAKII S. Bacterial characteristics of activated sludges treating carbohydrate wastes [J]. Water Res, 1977, 11: 85 - 89.
[2] CECH J S, HARTMAN P. Glucose induced breakdown of enhanced biological phosphate removal [J]. Environ Technol, 1990, 11: 651 - 656.
[3] L U W T, M N O T, NAKAMURA K, et al. Glycogen accumulating population and its anaerobic substrate uptake in anaerobic - aerobic activated sludge without

biological phosphorus removal [J]. Water Res, 1996, 1 (30): 75 - 82

- [4] L U W T, NAKAMURA K, MATSUO T, et al. Internal energy-based competition between polyphosphate - accumulating bacteria and glycogen - accumulating bacteria in biological phosphorus removal reactors - Effect of P/C feeding ratio [J]. Water Res, 1997, 6 (31): 1430 - 1438.
[5] M N O T, L U W T, KURISU F, et al. Modeling glycogen storage and denitrification capability of microorganisms in enhanced biological phosphate removal processes [J]. Water Sci Technol, 1995, 31 (2): 25 - 34.
[6] MATSUO Y. Effect of the anaerobic solids retention time on enhanced biological phosphorus removal [J]. Water Sci Technol, 1994, 30: 193 - 202.
[7] SATOH H, M N O T, MATSUO T. Deterioration of enhanced biological phosphorus removal by the domination of microorganisms without polyphosphate accumulation [J]. Water Sci Technol, 1994, 30: 203 - 211.
[8] ZENG R J, LOOSDRECHT van M C M, YUAN Z G, et al. Metabolic model for glycogen - accumulating organisms in anaerobic/aerobic activated sludge systems [J]. Biotechnology Bioeng, 2003, 81 (1): 92 - 105.
[9] OEHMEN A, BEATRICE K L, ZENG R J, et al. Optimization of poly - β - hydroxyalkanoate analysis using gas chromatography for enhanced biological phosphorus removal systems [J]. Journal of Chromatography A, 2005, 1 - 2 (1070): 131 - 136.
[10] SEV DUR R J, M N O T, ONUKIM. The microbiology of biological phosphorus removal in activated sludge systems [J]. FEMS Microbiology Reviews, 2003, 1 (27): 99 - 127.
[11] OEHMEN A, SAUNDERS A M, V M ESM T, et al. Competition between polyphosphate and glycogen accumulating organisms in enhanced biological phosphorus removal systems with acetate and propionate as carbon sources [J]. Journal of Biotechnology, 2005, 1: 1 - 11.
[12] SUDANA IM, M N O T, SATOH H, et al. Metabolism of enhanced biological phosphorus removal and non - enhanced biological phosphorus removal sludge with acetate and glucose as carbon source [J]. Water Sci Technol, 1999, 39: 29 - 35.
[13] BOND P L, KELLER J, BLACKALL L L. Anaerobic phosphate release from activated sludge with enhanced biological phosphorus removal: A possible mechanism of intracellular pH control [J]. Biotechnol Bioeng, 1999, 63: 507 - 515.

- [14] SCHULER A, ONUKIM, SATOH H, *et al* Density separation and molecular methods to characterize enhanced biological phosphorus removal system populations [J]. *Water Sci Technol*, 2002, 46: 195 - 198.
- [15] FLIPE C D M, DAIGGER G T, GRADY C P L. Effects of pH on the rates of aerobic metabolism of phosphate - accumulating and glycogen - accumulating organisms [J]. *Water Environ Res*, 2001, 73: 213 - 222.
- [16] JEON C O, LEE D S, LEE M W, *et al* Enhanced biological phosphorus removal in an anaerobic - aerobic sequencing batch reactor [J]. *Water Environ Res*, 2001, 73: 301 - 306.
- [17] OEHMEN A, VMESM T, HUAB NGL, *et al* The effect of pH on the competition between polyphosphate - accumulating organisms and glycogen - accumulating organisms [J]. *Water Res*, 2005, 15 (39): 3727 - 3737.
- [18] BOND P L, REES G N. Microbiological aspects of phosphorus removal in activated sludge systems [J]. *Microbiology of Activated Sludge*, 1999, 2: 227 - 256.
- [19] FLIPE C D M, DAIGGER G T, GRADY C P L. pH as a key factor in the competition between glycogen - accumulating and phosphate - accumulating organisms [J]. *Water Environ Res*, 2001, 73: 223 - 232.
- [20] WANG N, PENG J, HLL G. Biochemical model of glucose induced enhanced biological phosphorus removal under anaerobic condition [J]. *Water Res*, 2002, 36: 49 - 58.
- [21] SAHIO T, BRDJANOVIC D, LOOSDRECHT van M C M. Effect of nitrite on phosphorus uptake by phosphorus accumulation organism [J]. *Water Res*, 2004, 38: 3760 - 3768.
- [22] TSAI C S, LIU W T. Phylogenetic and physiological diversity of tetrad - forming organisms in deteriorated biological phosphorus removal systems [J]. *Water Sci Technol*, 2002, 46 (1 - 2): 179 - 184.
- [23] LIU W T, NIELSEN A T, WU J H, *et al* In situ identification of polyphosphate - and polyhydroxyalkanoate - accumulating traits for microbial populations in a biological phosphorus removal process [J]. *Environ Microbiol*, 2001, 3: 110 - 122.
- [24] BLACKALL L L, CROCKETT G R, SAUNDERS A M, *et al* A review and update of the microbiology of enhanced biological phosphorus removal in wastewater treatment plants [J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2002, 81: 681 - 691.
- [25] BEER M, SEVDUREM, KONG Y, *et al* Phylogeny of the fermenter bacterium *Eikelboom* type 1851, and design and application of a 16S rRNA targeted oligonucleotide probe for its fluorescence in situ identification in activated sludge [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2002, 207: 179 - 183.
- [26] NIELSEN A T, LIU W T, FLIPE C, *et al* Identification of a novel group of bacteria in sludge from a deteriorated biological phosphorus removal reactor [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, 65: 1251 - 1258.
- [27] WONG M T, MINO T, SEVDUR R J, *et al* In situ identification and characterization of the microbial community structure of full - scale enhanced biological phosphorus removal plants in Japan [J]. *Water Res*, 2005, 13 (39): 2901 - 2914.

(编辑 刘 彤)