

文章编号: 1673 - 1212 (2008) 08 - 0037 - 06

聚磷菌厌氧时吸收乙酸和丙酸的代谢模型

李夕耀¹, 彭永臻^{1,2}, 王淑莹¹, 由阳², 郭春艳¹

(1 北京工业大学, 北京市水质科学与水环境恢复工程重点实验室, 北京 100124;

2 哈尔滨工业大学 市政环境工程学院, 黑龙江 哈尔滨 150090)

摘 要: 水体中存在过多的磷是造成水体富营养化的重要原因之一, 聚磷菌 (polyphosphate accumulating organisms) 因为能过量吸收磷而倍受关注。厌氧时, 聚磷菌能大量吸收污水中的挥发性脂肪酸, 经过一系列的生化反应, 为好氧吸磷做准备。经过总结在厌氧条件下, 聚磷菌 Accumilibacter 吸收乙酸和丙酸代谢转化的化学计量方程, 并对模型中系数、还原力的产生、糖原降解途径以及厌氧条件下最终产物 PHA 的组成进行了讨论, 得出挥发酸是通过主动运输进入细胞, 且糖原经过 ED 途径提供还原力, 多聚磷酸盐水解提供 ATP 和释放磷酸盐于体外, 最终产生 PHA 的假设过程。但是, 经过众多模型试验, 一些假设仍没有得到最后的结论, 所以应该进一步用富集程度较高的污泥进行精确研究。本文最终希望利用聚磷菌的代谢模型在工程运用中发挥最大效用。

关键词: 强化生物除磷; 聚磷菌; 挥发性脂肪酸; 代谢模型

中图分类号: X703.1

文献标识码: A

Anaerobic Metabolic Model of Up taking Acetate and Propionate by Polyphosphate Accumulating Organisms

Li Xiyao¹, Peng Yongzhen^{1,2}, Wang Shuying¹, You Yang², Guo Chunyan¹

(1. Key Laboratory of Beijing for Water Quality Science and Water Environment Recovery Engineering, Beijing University of Technology, Beijing 100124, China; 2. School of Municipal and Environmental Engineering, Harbin Institute of Technology, Harbin 150090, China)

Abstract: Phosphorus (P) is a key nutrient for eutrophication in aquatic water systems. Because polyphosphate accumulating organisms can take up acetate and propionate in the wastewater, though a large amount of reactions the bacteria stored energy for uptake P exceedingly. By summarizing the metabolism of Accumilibacter (a typical and universal kind of polyphosphate accumulating organisms) in the condition of anaerobic period, and discussing about the coefficient of the equation, the origin of the reducing power, the pathway of glycogen transforming and the composition of the PHA, the aim is to use the model to explain the phenomena in the full-scale treatment plant.

Key words: enhanced biological phosphorus removal; polyphosphate accumulating organisms; volatile fatty acid; metabolic model

前言

现在的污水处理厂大多希望采用强化生物除磷系统 (Enhanced Biological Phosphorus Removal, EBPR)^[1]来减少污水中磷的排放, 减轻水体的负担。聚磷菌 (Polyphosphate Accumulating Organisms, PAOs) 是强化生物除磷系统中的功能菌群, 它是一种兼性

异养菌。以去除 COD 的活性污泥主要是由好氧阶段去除有机物, 而聚磷菌不同, 大多数有机物是在厌氧条件下被其吸收至体内的。由于聚磷菌特殊的代谢模式, 多年来很多学者对其新陈代谢途径进行了研究。

在厌氧环境中, PAOs 吸收环境中的挥发性脂肪酸 (Volatile Fatty Acid, VFA), 这个过程需要的能量来自于聚磷菌体内聚磷颗粒水解产生的 ATP, 同时磷酸盐释放至水体中。VFA 进入细胞后经过一系列的生化反应, 在还原力的推动下生成聚羟基烷酸 (Poly- β -hydroxyalkanoate, PHA), 聚合在体内, 成为好氧时的主要能量来源。可以看出厌氧对强化生物除磷是很重要的准备阶段, 聚磷菌在厌氧环境中

收稿日期: 2008 - 04 - 03

基金项目: “863 计划国家重大科技专项项目 - 水污染控制技术与治理工程 (2004AA601020); 国家自然科学基金 - 海外青年学者合作研究基金项目 (50628808)

作者简介: 李夕耀 (1984 -), 女, 硕士生, 研究方向: 水污染控制工程。

通讯联系人: 彭永臻

度过了一个重要的生化反应过程。^[2-4]

由于大多数生活污水水解发酵的产物是乙酸和丙酸,同时由于聚磷菌能很好地利用这类有机底物,所以现在大多数的聚磷菌代谢研究都是在乙酸和/或丙酸为碳源的基础上进行的。^[5-7]很多实验配水培养时发现,聚磷菌在乙酸和丙酸交替的环境中也能很好地富集生长,荧光原位杂交的结果能达 90% 以上。^[8]

本文将先采用一些目前能普遍接受的假设,总结聚磷菌在厌氧下吸收乙酸和丙酸的代谢模型,得到在假设成立的前提下的化学计量方程,然后对方程中的系数和得到方程的假设进行讨论,最终对模型进行评价。

1 厌氧下聚磷菌的代谢模型 (见图 1)

1.1 聚磷菌厌氧代谢乙酸的生化模型

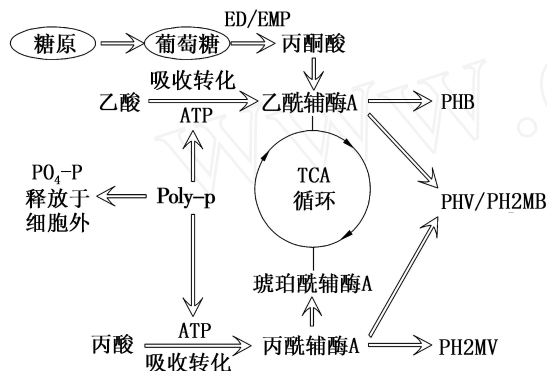


图 1 厌氧下聚磷菌生化反应示意图

聚磷菌的生化模型包括了乙酸的吸收转化、糖原的降解和 PHA 的生成等生物化学转化过程,在这些过程中有很多只是假设条件,虽然假设的结果与很多实验相近,但在很多方面也有未达成一致的结论。

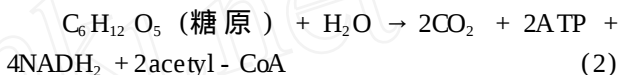
1.1.1 乙酸的吸收与转化

实际污水中由其他微生物发酵产生的乙酸,或者在合成废水中直接投加的乙酸,首先由主动运输进入聚磷菌的细胞体内,主动运输所用的 ATP 与环境的 pH 值有关,^[9-12]设乙酸通过细胞膜需要用 $\alpha_{\text{CH}_3\text{COOH}}$ 的 ATP (mol ATP/mol $\text{CH}_3\text{COOH} - \text{C}$) (各种碳的化合物以 C 计,即 1 mol 乙酸相当于 1 mol $\text{CH}_3\text{COOH} - \text{C}$),因此 1 mol 乙酸进入聚磷菌细胞需要消耗 $2\alpha_{\text{CH}_3\text{COOH}}$ ATP。此外,1 mol 乙酸进入细胞后,将转化为 1 mol 乙酰辅酶 A,消耗 1 mol 的 ATP。所以,乙酸由环境进入细胞并转化的方程式为:



1.1.2 糖原的降解产生还原力

关于还原力的产生有两种观点,一种是 Comeau/Wentzel 模型^[13-14]假设还原力在厌氧过程中来自于三羧酸循环 (TCA 循环);另外一种 Mino 模型^[15-16],他认为在厌氧下 TCA 循环是不起作用的,还原力被认为是由体内碳水化合物 (例如糖原) 的消耗产生的。经过大量的实验,很多数据支持了 Mino 模型的这一结论,但同时也发现 TCA 循环也能提供还原力^[17-18]。产生这种现象的原因可能是聚磷菌体内或体外条件的不同,导致它采用不同的代谢途径。通常被学者接受的理论是 Mino 模型,且认为糖原是由 ED 途径 (2-酮-3-脱氧-6-磷酸葡萄糖裂解途径, Entner-Doudoroff pathway) 降解的^[19-20],所以,糖原降解产生 ATP 和还原力 NADH_2 的方程式为:



ED 途径示意图见图 2。

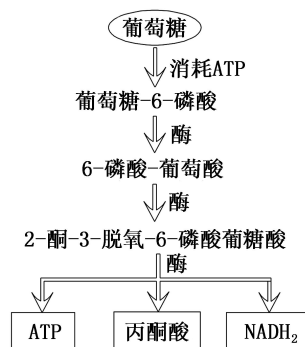
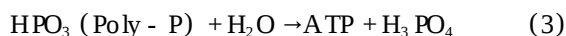


图 2 ED 途径示意图

1.1.3 多聚磷酸盐提供 ATP

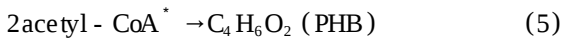
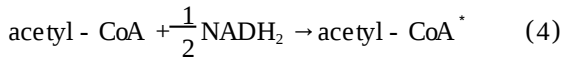
多磷酸盐又被称为“迂回体”。它是正磷酸单体由酯键结合形成的线性链状或环状多聚物,末端羟基微酸性,中间羟基强酸性,聚合化程度变化非常大^[21]。多聚磷酸盐颗粒的降解为厌氧下聚磷菌吸收 VFA 和转化为 PHA 提供了能量,同时磷酸盐也将释放到体外。



1.1.4 乙酰辅酶 A 的活化以及它转化为 PHA

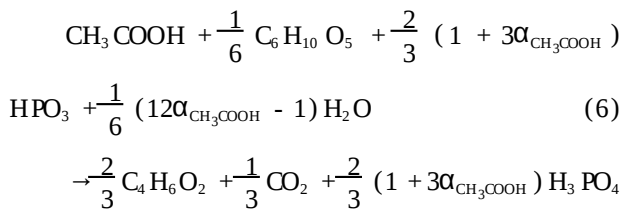
激活乙酰辅酶 A 需要消耗还原力,活化后将转化为 PHA。聚磷菌体内的聚羟链烷酸是典型的二元多聚物,多聚物的具体组分由碳源的性质和浓度决定。主要是由 3-羟基丁酸 (3HB) 和 3-羟基戊酸盐 (3HV) 组成,也有少量的 3-羟基-2-甲基丁酸 (H2MB) 和 3-羟基-2-甲基戊酸盐 (H2MV)。已知在乙酸为营养基质时,聚磷菌主要生成的 PHA

成分主要是 PHB (聚 β 羟基丁酸盐), 得到^[22]:

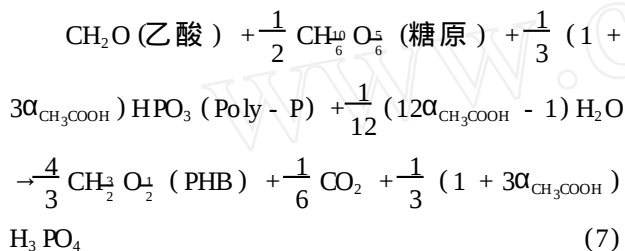


1. 1. 5 厌氧时乙酸为碳源的总方程式

因为在细胞内氧化还原反应发生时, 电子总是平衡的, 所以 $\Delta\text{NADH}_2 = 0$, 且能量应该是守恒的, 所以 $\Delta\text{ATP} = 0$, 加上体内没有乙酰辅酶 A 的积累, $\Delta\text{acetyl} - \text{CoA} = 0$, 将上面 (1) - (5) 通过数学转化, 在厌氧下, 乙酸为底物时聚磷菌代谢的方程式为:



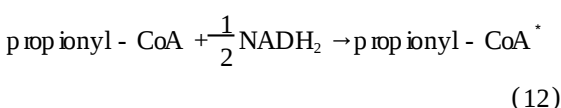
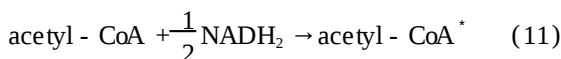
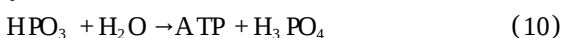
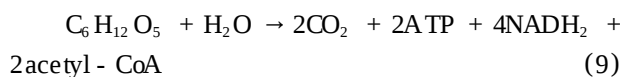
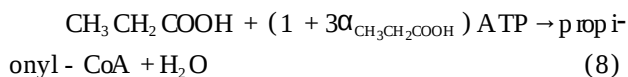
将所有的碳的化合物表现为单碳的碳氢氧的形式, 将得到:



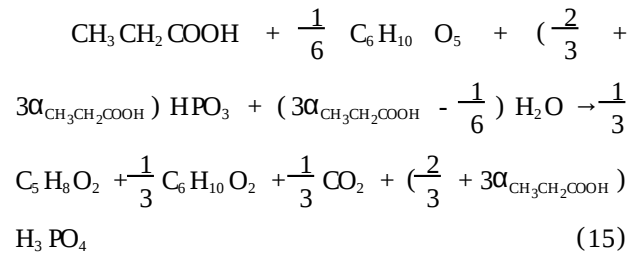
这个方程与 Smolders 模型有所不同, 原因在于对糖原降解的途径有不同的理解。

1. 2 厌氧时聚磷菌对丙酸的代谢

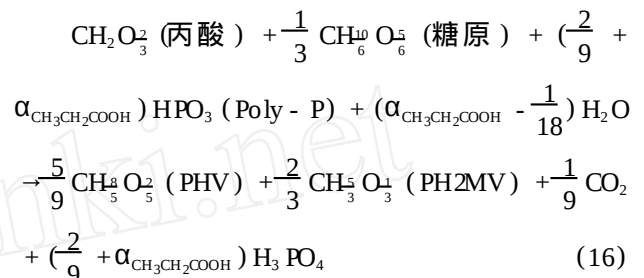
与乙酸类似, 聚磷菌在丙酸为碳源时, 也存在有碳源的吸收和转化、糖原的降解、多聚磷酸盐分解和 PHA 的生成。但是, 也有很多与乙酸为碳源时的不同。假设糖原提供了所有的乙酰辅酶 A, 丙酸提供的是丙酰辅酶 A。根据实际经验, 丙酸为碳源时, PAO 将吸收丙酸转化为聚 3 - 羟基戊酸盐 (PHV) 和聚 3 - 羟基 - 2 - 甲基戊酸盐 (PH2MV)。设丙酸通过细胞膜需要用 $\alpha_{\text{CH}_3\text{CH}_2\text{COOH}}$ 的 ATP (molATP/molCH₃CH₂COOH - C) 于是会有以下一组方程:



将 (8) - (14) 也通过数学运算并将碳化合物进行转换后, 得到丙酸条件下聚磷菌的代谢:



进一步得到:



2 讨论

2. 1 关于系数 $\alpha_{\text{CH}_3\text{COOH}}$ 和 $\alpha_{\text{CH}_3\text{CH}_2\text{COOH}}$

聚磷菌生长所需要的营养物质都是通过细胞质膜的功能进入细胞的。关于厌氧下 VFA 通过细胞膜的方式曾经也有过不同的说法。Comeau/Wentzel 模型认为乙酸是由被动扩散进入细胞体内的。而现在能被接受的是由主动运输消耗 ATP, VFA 才进入细胞的。Mino 模型、Smolders 对于乙酸的模型和 Oehmen 关于丙酸的厌氧模型都支持主动运输的观点。

系数 $\alpha_{\text{CH}_3\text{COOH}}$ 和 $\alpha_{\text{CH}_3\text{CH}_2\text{COOH}}$ 表示的是乙酸、丙酸由主动运输通过细胞膜所需要消耗的 ATP。而且由 (6) 和 (15) 两式可以看出, VFA 的吸收量与放磷量之间与 $\alpha_{\text{CH}_3\text{COOH}}$ 和 $\alpha_{\text{CH}_3\text{CH}_2\text{COOH}}$ 这两个系数有着密切联系。

Smolders 模型认为 $\alpha_{\text{CH}_3\text{COOH}}$ 取决于环境中的 pH 值, 它能影响乙酸吸收所需要的能量, 且这个 pH 与细胞膜内外的 pH 梯度有关, 即与 H^+ 浓度梯度有关。但 pH 值并不会影响乙酸的吸收速率。聚磷菌细胞体内的 ATP 被酶水解产生的 H^+ 被排到细胞质膜的外面, 使膜的内外形成的电势差, 推动 VFA 不断吸收, 且聚磷颗粒也需继续水解产生 ATP, 提供这个反应需要的能量。所以, 从另一个角度来说, pH 值越高, 因为乙酸的吸收速率需要保持不变, 所以需要更多的能量来实现主动运输, 这样多聚磷酸盐分

解速度越快,同时,释放磷酸盐的速率也越大。当然,糖原降解不仅提供了还原力,同时也提供了部分 ATP。VFA 被逆浓度梯度抽进细胞内,进一步转化为乙酰辅酶 A。若多聚磷酸盐没有为 ATP 合成提供能量,VFA 将不能被吸收而是积累在体外,因而也不会有 PHA 的合成。

Smolders 模型在乙酸为碳源的系统中,当 $\text{pH} = 7$ 时,实验结果表明 $\alpha_{\text{CH}_3\text{COOH}} = 0.11$,这与 Oehmen 等人^[23]用丙酸作为唯一碳源时 $\alpha_{\text{CH}_3\text{CH}_2\text{COOH}} = 0.12$ 几乎一样,这表明 $1/2 \text{ mol}$ 乙酸和 $1/3 \text{ mol}$ 丙酸(即 $1 \text{ mol CH}_3\text{COOH} - \text{C}$ 和 $1 \text{ mol CH}_3\text{CH}_2\text{COOH} - \text{C}$)通过聚磷菌细胞膜所需的能量是差不多的。出现这个现象的原因需要进一步研究论证。

2.2 还原力的来源

PHA 的合成需要还原力,但不同的模型对还原力的来源有不同的看法。通常认为,还原力来自于 TCA 循环或者糖原降解。TCA 循环又称柠檬酸循环^[24],它是一条非常重要的底物脱氢的反应,伴随还原力与能量的产生。糖原是葡萄糖的聚合物,它的降解能提供大量的还原力。很显然,聚磷菌在厌氧下产生还原力的方式在不同的研究中得出的结论不同。一种可能是 TCA 循环或者糖原降解提供还原力只存在于特定种类的 PAO 中,另一种可能是不同的途径取决于 PAO 体内或体外的环境条件。例如,已经观察到在一些实验室条件下或工程实际中的强化生物除磷系统污泥中,糖原利用率比预测的代谢模型要低,这表明聚磷菌可能会依赖 TCA 循环维持体内的氧化还原电位。Pereira 等人采用核磁共振的检测方法,给富集聚磷菌的污泥提供 ^{13}C 标记的乙酸,使得他们推测出应该有一部分的乙酸参与了 TCA 循环,释放出了 ^{13}C 的 CO_2 ,同时这组实验也证明了糖原在聚磷菌体内的转化,因为标记的 ^{13}C 也会重新在好氧下生成糖原,在下一周期不提供 ^{13}C 标记的乙酸时,释放出标记碳的气体。

Comeau/Wentzel 模型假设的是还原力在厌氧过程中来自 TCA 循环,而 Mino 模型认为厌氧下 TCA 循环是不起作用的,提出还原力是由体内碳水化合物(例如糖原)的消耗产生的。之后的乙酸为底物的 Smolders 模型和 Oehmen 关于丙酸的厌氧模型的实验都支持 Mino 模型中关于糖原降解提供还原力的说法。所以本文也采用了这一观点。不过,进一步需要弄清 TCA 循环在强化生物除磷系统中的作用,和聚磷菌是否能根据体内或体外的条件来改变代谢途径。

2.3 糖原转化为乙酰辅酶 A 的途径

关于糖原通过怎样的途径转化为乙酰辅酶 A 的争论很多。到底聚磷菌体内糖原转化为乙酰辅酶 A 是通过 ED 途径(2-酮-3-脱氧-6-磷酸葡萄糖 KDPG 途径, Entner - Doudoroff pathway)还是通过 EMP 途径(糖酵解途径,己糖二磷酸途径, Embden - Meyerhof - Parnas pathway),不同的研究者实验得到的结果是不同的(见图 3)。

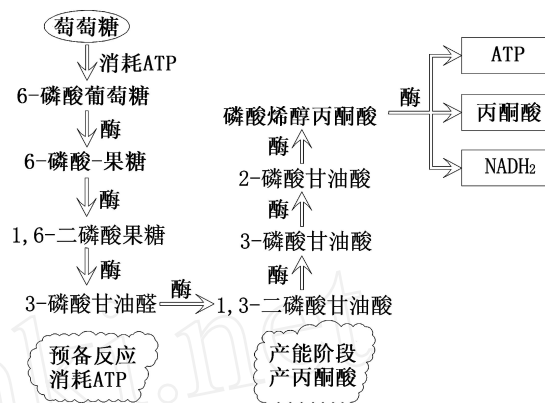


图 3 EMP 途径示意图

(注:ATP 和还原力的产生并不是在最后一步产生,但它是 EMP 的终产物。)

Maurer, Pramanik 等人经过大量实验,运用 ^{13}C 在乙酸 1 号位的碳原子上标记,使用核磁共振和一些数据处理手段对聚磷菌糖原降解途径进行了分析,结果表明 ED 途径存在于污泥的生化反应中。然而,在很多其他论文中,糖原也被发现会采用 EMP 途径。Erdal 通过在不同温度下对强化生物除磷系统中进行了酶的研究,他们发现了磷酸果糖激酶,而这种酶是 EMP 途径中一种很重要的催化剂(图 3 为 EMP 途径的示意图)。同时,经过酶学实验并没有数据表明有葡萄糖-6-磷酸脱氢酶的存在,这使得 ED 途径将不能进行(图 2 为 ED 途径的示意图)。糖原分解途径的这些不同的解释可能是由于各组研究实验中采用的污泥的富集程度不同和种群结构的差异。另外一种可能的原因是聚磷菌 *Accumulibacter* 本身就有不同的代谢途径可供选择,当处于不同的环境时,它们可以合成不同种类的酶,从而使其选择更有利的方式进行新陈代谢。

本文中总结的模型中,糖原降解产生还原力都选择了 ED 途径。首先是因为这个途径确实存在于聚磷菌中。而且,EMP 途径是共有的代谢途径,但产能效率低,所以可能当 PAOs 不能采用 ED 途径时才会采用 EMP 途径分解糖原。此外,ED 途径的特点是葡萄糖只需要经过几步简单的反应就可以快速

获得 EMP 途径经 10 步才能形成的丙酮酸。ED 途径也与 EMP 途径不同,ED 是微生物特有的,由于它也能与 EMP 等途径相关联,故可相互协调满足微生物对能量、还原力和不同中间代谢产物的要求。同时它也是目前被广泛接受的途径,所以可以认为 ED 途径将更有力地使糖原提供还原力。

2.4 PHA 的最终组成

前面所述 PHA 是一类有机化合物的总和。在强化生物除磷系统中,聚磷菌在厌氧下将 VFA 转化为体内的 PHA 贮存起来,这和以去除 COD 为目标的活性污泥代谢完全不同。

乙酸被聚磷菌吸收之后转化为乙酰辅酶 A,丙酸将转化为丙酰辅酶 A。2 mol 乙酰辅酶 A 在还原力作用下将生成 1 mol 3HB (PHB 的单体),如 (5) 式所示。2 mol 丙酰辅酶 A 在还原力作用下将生成 1 mol 3H2MV,如 (6) 式所示。1 mol 乙酰辅酶 A 和 1 mol 丙酰辅酶 A 在还原力作用下将生成 1 mol 3HV 或者 1 mol 3H2MB (3HV 的同分异构体,所以在反应式中用 3HV 考虑,不考虑 3H2MB),如 (7) 式所示。在以乙酸为碳源的系统中,聚磷菌将产生大量的 PHB。因为乙酸进入细胞转化成的是乙酰辅酶 A,糖原降解不论通过的是 ED 途径还是 EMP 途径,形成的产物都是乙酰辅酶 A。当然,也不排除极少量的乙酰辅酶 A 将由 TCA 循环和在琥珀酸脱氢酶的作用下生成丙酰辅酶

A,但是这些反应是可以忽略的。很多实验室富集 PAO 系统的数据表明,PHV 和 PH2MV 的含量很少,在细胞内的变化几乎检测不到。

与乙酸为碳源的系统不同,当有丙酸存在或由丙酸为唯一碳源的系统中,聚磷菌合成的 PHA 组分比较复杂。PHA 在这种情况下的合成模式有两种:一种是乙酰辅酶 A 和 (或) 丙酰辅酶 A 的随机组合生成 3HB、3HV、3H2MV 等;另一种是乙酰辅酶 A 和 (或) 丙酰辅酶 A 在一定条件下有选择性地生成某种 PHA 的产物。一些文献表明 PHB、PHV、PH2MB、PH2MV 这四种 PHA 的组分都能在以丙酸为碳源的系统中检测出来。此外,Oehmen 等人采用 Accumulibacter 大于 63% 的丙酸系统进行了实验,数据表明 PHA 的组成并不是随机的,很大程度上丙酰辅酶 A 的存在使乙酰辅酶 A 不能单独还原生成 PHB,而是与丙酰辅酶 A 一起生成 PHV,剩下的丙酰辅酶 A 再自身还原为 PH2MV。这还只是不考虑 TCA 循环的情况下的反应,当然 TCA 循环对乙酰辅酶 A 和丙酰辅酶 A 的转换上和 PHA 实际产物的形成这方面是否真的起作用 and 作用影响的大小至今还在研究中,所以模型上近似忽略。

所以在本文中只考虑到以乙酸为唯一碳源的聚磷菌厌氧代谢模型中 PHA 的最终产物为 PHB,丙酸的为 PHV 和 PH2MV (见表 1)。

表 1 聚磷菌体内多聚物厌氧变化

多聚物名称	厌氧变化趋势	为细胞提供物质	变化情况	参考文献
糖原	减少	还原力、ATP	EMP 途径	8、22
			ED 途径	16、17、20
多聚磷酸盐	减少	ATP	释放磷酸盐于细胞外	
PHA	增多	为好氧时吸收磷酸盐贮存能量	乙酸 → PHB	7、8、10、19
			丙酸 → PHV PH2MV	10、20

3 结论

对于模型的研究,可以看出学者之间的实验结果不完全相同,原因可能在于他们采用的污泥的聚磷菌富集程度不同,同时环境条件也不同,所以,进一步需要用纯种的聚磷菌来重新考查代谢模型的准确性和假设的条件性。综上所述,可以得出以下结论:

3.1 聚磷菌在严格的厌氧环境中,能采用主动运输的方式吸收体外的挥发性脂肪酸,所需的能量大部分来自多聚磷酸盐的分解,同时将大量磷酸盐释放到环境中,还有一部分能量由糖原的降解产生。与乙酸为底物的 Smolders 模型不同,之后的代谢模型研究中,糖原分解都是采用了 ED 途径提供还原力,

使得吸收后的挥发性脂肪酸的激发态生成 PHA。

3.2 当聚磷菌中利用乙酸或者丙酸时,在相同的 pH 条件下,吸收 1 碳摩尔的挥发性脂肪酸所用的主动运输的能量是差不多的,这个现象的原因将需要进一步探究讨论。

3.3 TCA 循环是所有微生物共有的代谢途径,聚磷菌系统在什么条件下会采用 TCA 循环,同时,在厌氧下吸收乙酸或者丙酸过程中 TCA 循环到底起着什么作用,这些机理研究需要随着微生物检测和分子生物学手段而不断发展。

厌氧条件下,聚磷菌对乙酸丙酸的代谢已经在不断发展更新中,但对于其他的挥发性脂肪酸的研究还很少。此外,聚磷菌的好氧机制也是研究的重

点,但近年来对反硝化聚磷菌的缺氧代谢途径仍在起步阶段。随着检测手段的不断发展,对于强化生物除磷系统中微生物方面的生化模型将趋于完整化和系统化。强化生物除磷系统中模型的一系列研究的目的是在于希望系统的环境能适合聚磷菌的生长,从而在实际污水处理中得到良好的除磷效果,减轻排放水体的负担。

参考文献:

- [1] Adrian Oehmen, Paulo C Lemos, Gilda Carvalho, Zhiguo Yuan, Jurg Keller, Linda L. Blackall, Maria A. M. Reis. Advances in enhanced biological phosphorus removal: From micro to macro scale[J]. Water Research, 2007 (41): 2271 - 2300
- [2] 彭永臻, 刘智波, Takashi MINO. 污水强化生物除磷的生化模型研究进展[J]. 中国给水排水, 2006, 22 (6): 1 - 5
- [3] 庄建伟, 傅敏, 周丽. SBR 工艺除磷研究进展[J]. 重庆工商大学学报 (自然科学版), 2006, 23 (4): 380 - 383
- [4] 沈耀良, 王宝贞. 废水生物除磷工艺中聚磷菌的作用机制及运行控制要点[J]. 环境科学与技术, 1995 (2): 11 - 16
- [5] Robert J S Seviour, Takashi Mino, Motoharu Onuki. The microbiology of biological phosphorus removal in activated sludge systems[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2003 (27): 99 - 127.
- [6] 刘燕, 陈银广, 郑弘, 等. 乙酸丙酸比例对富集聚磷菌生物除磷系统影响研究[J]. 环境科学学报, 2006, 26 (8): 1278 - 1283
- [7] Chen Y G, Randall A A, McCue T. The efficiency of enhanced biological phosphorus removal from real wastewater affected by different ratios of acetic to propionic acid[J]. Water Research, 2004, 38 (1): 27 - 36
- [8] Huabing Lu, Adrian Oehmen, Bernardino Virdisa, Jurg Keller, Zhiguo Yuan. Obtaining highly enriched cultures of Candidatus Accumulibacter phosphates through alternating carbon sources[J]. Water Research, 2006 (40): 3838 - 3848
- [9] Smolders, G J F, Vandemeij, J., Vanbosdrecht, M. C. M., Heijnen, J. J., Model of the anaerobic metabolism of the biological phosphorus removal process - stoichiometry and pH influence[J]. Biotechnology and Bioengineering, 1994, 43 (6): 461 - 470
- [10] Smolders G J F, Vandemeij J, Vanbosdrecht M C M, et al. A structured metabolic model for anaerobic and aerobic stoichiometry and kinetics of the biological phosphorus removal process[J]. Biotechnology and Bioengineering, 1995, 47 (3): 277 - 287
- [11] 郑弘, 陈银广, 杨殿海, 等. 污水起始 pH 值对序批式反应器 (SBR) 中增强生物除磷过程的影响研究[J]. 环境科学, 2007, 28 (3): 512 - 516
- [12] Filipe, CDM, Daigger, GT, Grady, CPL. Stoichiometry and kinetics of acetate uptake under anaerobic conditions by an enriched culture of phosphorus - accumulating organisms at different pHs[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2001, 76 (1): 32 - 43
- [13] Comeau, Y., Hall, K J., Hancock, R E W., Oldham, and W. K Biochemical - model for enhanced biological phosphorus removal[J]. Water Research, 1986, 20 (12): 1511 - 1521
- [14] Wentzel, M C, Lotter, L H, Loewenthal, R E, et al. Metabolic behaviour of Acinetobacter spp. in enhanced biological phosphorus removal - a biochemical model[J]. Water Sa, 1986, 12: 209 - 224
- [15] Mino, T., Van Loosdrecht, M. C. M., Heijnen, J. J. Microbiology and biochemistry of the enhanced biological phosphate removal process[J]. Water Research, 1998, 32 (11): 3193 - 3207.
- [16] Sudiana M, Mino 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 Science and Technology, 1999, 39 (6): 29 - 35
- [17] Schuler, A. J., Jenkins, D. Enhanced biological phosphorus removal from wastewater by biomass with different phosphorus contents, part III: anaerobic sources of reducing equivalents[J]. Water Environment Research, 2003, 75 (6): 512 - 522
- [18] Pereira, H., Lemos, P. C., Reis, M. A. M., Crespo, J., Carrondo, M. J. T., Santos, H. Model for carbon metabolism in biological phosphorus removal processes based on in vivo C - 13 - NMR labeling experiments[J]. Water Research, 1996, 30 (9): 2128 - 2138
- [19] Maurer, M., Gujer, W., Hany, R., Bachmann, S. Intracellular carbon flow in phosphorus accumulating organisms from activated sludge systems[J]. Water Research, 1997, 31 (4): 907 - 917.
- [20] Pranatik, J., Trelstad, P. L., Schuler, A. J., Jenkins, D., Keasling, J. D. Development and validation of a flux - based stoichiometric model for enhanced biological phosphorus removal metabolism[J]. Water Research, 1999, 33 (2): 462 - 476
- [21] 任世英, 肖天. 聚磷菌体内多聚物的染色方法[J]. 海洋科学, 2005, 29 (1): 59 - 63
- [22] Adrian Oehmen, Beatrice Keller - Lehmann, Raymond J. Zeng, Zhiguo Yuan, Jurg Keller. Optimisation of poly - β - hydroxyalkanoate analysis using gas chromatography for enhanced biological phosphorus removal systems[J]. Journal of Chromatography A, 2005 (1070): 131 - 136
- [23] Adrian Oehmen, Raymond J. Zeng, Zhiguo Yuan, Jurg Keller. Anaerobic Metabolism of Propionate by Polyphosphate - Accumulating Organisms in Enhanced Biological Phosphorus Removal Systems[J]. Biotechnology Bioengineering, 2005, 91 (1): 43 - 53
- [24] Erdal, Z K, Erdal, U. G., Randall, C. W. Biochemistry of enhanced biological phosphorus removal and anaerobic COD stabilization[J]. Water Science & Technology, 2005, 52: 557 - 567.