

Temat: Azot, nityfikacja, denityfikacja, Anammox

**Nityfikacja** – typ chemolitoautotroficznego odżywiania bakterii z rodziny Nitrobacteraceae, zwanych bakteriami nityfikacyjnymi, opisany na początku XX wieku przez Sergiusza Winogradskiego.

Bakterie nityfikacyjne **asymilują CO<sub>2</sub> cyklem Calvina** z udziałem karboksylazy rybulozobisfosforanowej kosztem energii uzyskanej w procesie utleniania:

- jonów **amonowych** (nitrozobakterie)
- jonów **azotynowych** (nitrobakterie)

Oderwane od utlenianych związków elektrony są przenoszone na łańcuch oddechowy, w którym syntetyzowane są cząsteczki **ATP**, zaś w procesie odwróconego przepływu elektronów syntetyzowany jest **NADH<sub>2</sub>** (siła redukcyjna) potrzebny w procesie redukcji kwasu 3-fosfoglicerynowego do aldehydu.

### Bakterie nityfikacyjne – chemolitoautotrofy

Grupa bakterii	gatunek	Donor elektronów	Akceptor elektronów	Źródło węgla	Produkt
Nityfikatory I fazy	<i>Nitrosomonas europaea</i>	NH <sub>3</sub>	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	NO <sub>2</sub>
Nityfikatory II fazy	<i>Nitrobacter winogradskyi</i>	NO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	NO <sub>3</sub>

### Charakterystyka bakterii nityfikacyjnych

1. **ścisle tlenowce**,
2. większość to bezwzględne **chemolitoautotrofy** (ale *Nitrobacter* spp. Lepiej rośnie miksotroficznie),
3. wiążą **CO<sub>2</sub>** w **cyklu Calvina**; odwrócony transport elektronów prowadzi do powstania NADH,
4. krótki łańcuch oddechowy, **mały zysk ATP**, utleniają duże ilości substratów,
5. wiele gatunków ma **śródooplazmatyczne błony**, w których zawarte są enzymy uczestniczące w utlenianiu NH<sub>3</sub> i NO<sub>2</sub><sup>-</sup>,
6. **rosną bardzo wolno** a przyrost biomasy jest bardzo mały,
7. zwykle w środowisku obie grupy nityfikatorów występują **razem**: nitrozobakterie dostarczają nitrobakteriom substratu czyli NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, nitrobakterie utleniając NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, usuwają ten toksyczny (już w stężeniach mikromolarnych) związek. Najlepiej rosną hodowle mieszane.
8. Zróznicowane **filogenetycznie**  
-większość należy do 4 różnych gromad typu Proteobacteria  
-jeden rodzaj (*Nitrospira*) jest zaliczany do typu *Nitrospirae*,
9. **utlenianie amoniaku** – ważny krok w usuwaniu azotu z pewnych środowisk; ważny etap oczyszczania ścieków.

### Bakterie utleniające amoniak (nitrozobakterie) – I fazy

Amoniak utleniany jest dwuetapowo:

1. do hydroksyloaminy (NH<sub>2</sub>OH) z udziałem monoooksygenazy amonowej (AMO)  
$$\text{NH}_3 + \text{O}_2 + 2\text{e}^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{NH}_2\text{OH} + \text{H}_2\text{O}$$

2. hydroksyloamina jest utleniana do azotyny w peryplazmie z udziałem oksydoreduktazy hydroksyloaminy (HAO), która przekazuje elektrony na łańcuch oddechowy.  
$$\text{NH}_2\text{OH} + \text{H}_2\text{O} + \frac{1}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O} + \text{H}^+$$

Bakterie nitryfikacyjne I fazy są bezwzględnie tlenowcami i chemolitoautotrofami, a związki organiczne, w tym niektóre witaminy, są jedynie w niewielkim stopniu wykorzystywane i to jedynie w procesach syntez komórkowych.

Optymalna:

- temperatura wzrostu dla nitrozobakterii 25-30 st C,
- odczyn podłoża pH 7,5 – 8,
- stężenie jonów amonowych 2-50 mM

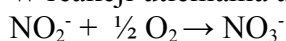
Czas generacji nitrozobakterii waha się od 7 do 24 h.

Nitrozobakterie występują powszechnie zarówno w naturalnych jak i sztucznych ekosystemach: w glebach, rzekach, jeziorach, oceanach, ściekach komunalnych oraz zbiornikach ścieków azotowych, gdzie materia organiczna jest mineralizowana w warunkach tlenowych.

### **Bakterie utleniające azotyny (nitrobakterie) – II fazy**

grupa fizjologiczna bakterii chemolitotroficznych zdolnych do wiązania CO<sub>2</sub> cyklem Calvina wykorzystująca energię z utleniania jonów azotynowych do azotanów.

W reakcji utleniania azotynu do azotanu uczestniczy oksydoreduktaza azotynowa



Występują powszechnie w glebach, wodach słodkich, a niektóre gatunki tylko w morzach.

Rosną dobrze w temperaturze 28-30 st C, pH 7,6-8, przy stężeniu azotynów nie przekraczającym kilkunastu mmoli.

Czas generacji wynosi 10-140 h, dają stosunkowo niski plon komórkowy.

Wykorzystują w czasie utleniania azotynów do azotanów jedynie 2-10% energii swobodnej.

Wiele szczepów należących do nitrobakterii jest zdolna do miksotroficznego wzrostu, niektóre szczepy należące do *N. winogradski*, *N. hamburgensis* i *Nitrobacter* sp. mogą rosnać heterotroficznie na podłożach z octanem, pirogronianem, glicerolem lub na bulionie.

### **Nitryfikacja – podsumowanie**

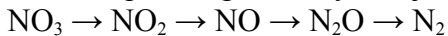
1. zysk energetyczny w procesie autotroficznego wzrostu jest niski i wynosi 2-10% energii tworzonej w procesie utleniania azotynów.
2. Wśród mikroorganizmów chemolitotroficznych prawie wszystkie gatunki bakterii nitryfikacyjnych nie mają kompletnego cyklu Krebsa:
  - cykl ten jest jedynie dostarczycielem szkieletów węglowych do syntez komórkowych.
  - w cyklu Krebsa brakuje dehydrogenazy alfa-ketoglutazarowej oraz stwierdza się śladową aktywność dehydrogenazy bursztynianowej.
3. W warunkach laboratoryjnych bakterie nitryfikacyjne na podłożach zestalonych nie tworzą kolonii oraz nie dają zmętnienia w hodowlach płynnych.
4. Bakterie te są powszechne zarówno w środowiskach wodnych jak i lądowych.
5. Ich liczebność w środowiskach naturalnych bogatych w materię organiczną waha się od 1 komórki do 10<sup>4</sup> na 1 ml wody lub 1 g gleby.
6. Zwykle zasiedlają środowiska bogate w tlen i materię organiczną, licznie występują na granicy faz tlenowo/beztlenowej, a więc tam gdzie ma miejsce proces amonifikacji, w wyniku którego do środowiska wydzielany jest amoniak.
7. Bakterie nitryfikacyjne mają duże znaczenie dla krążenia azotu.

### **Denitryfikacja**

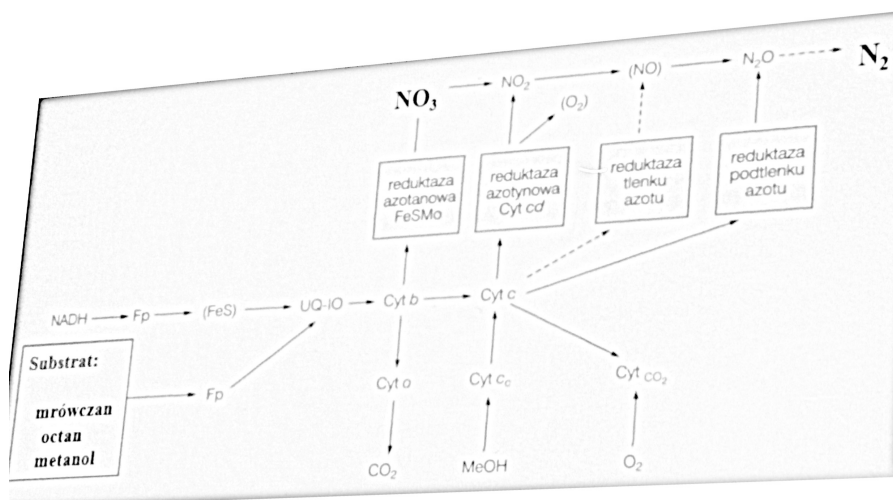
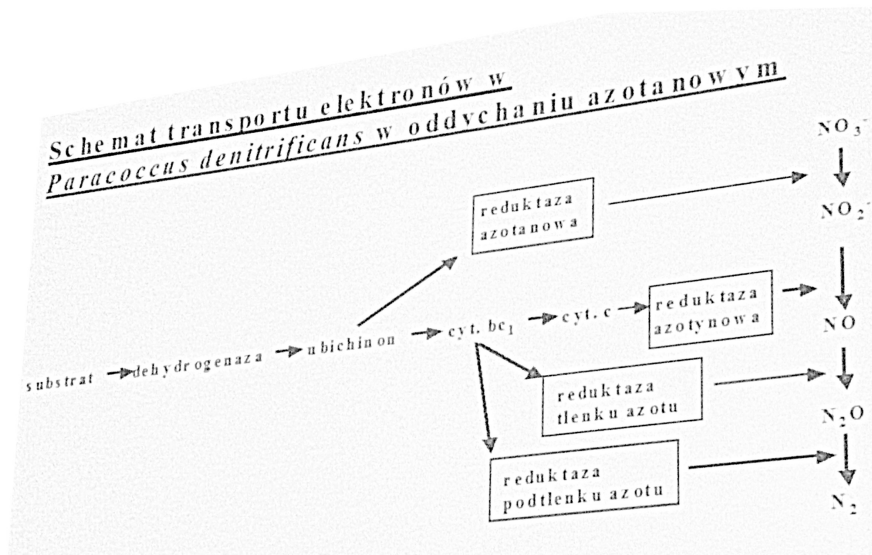
typ oddychania beztlenowego niektórych gatunków mikroorganizmów, w którym azotany lub azotyny są ostatecznym akceptorem elektronów zamiast tlenu. Końcowym produktem redukcji

azotanów i/lub azotynów są gazowe formy azotu ( $N_2$  i/lub  $N_2O$ ).

Schemat przebiegu denitryfikacji:



W procesie redukcji azotanów do azotu cząsteczkowego uczestniczą 4 reduktazy, które oderwane od cytochromów elektrony z łańcucha oddechowego przenoszą na akceptor (azotany/azotyny). Reduktazy te spełniają rolę przenośników elektronów podobnie jak oksydaza cytochromowa w oddychaniu tlenowym.



Mikroorganizmy denitryfikacyjne to fakultatywne beztlenowce, zdolne do tzw. oddychania azotanowego:

- w warunkach beztlenowych jako akceptor wykorzystują  $NO_3$  i/lub  $NO_2$
  - w warunkach tlenowych wykorzystują tlen
  - dwa produkty pośrednie powstałe w czasie redukcji azotanów – azotyny oraz tlenek azotu działają toksycznie na mikroorganizmy zasiedlające środowisko.
- Bakterie denitryfikacyjne utleniają związki organiczne całkowicie do  $CO_2$  i  $H_2O$
  - Bakterie denitryfikacyjne są względnymi beztlenowcami (natlenienie nie eliminuje tych bakterii)
  - Proces denitryfikacji jest wydajny energetycznie.

Typ oddychania	Akceptor elektronów	Zysk energetyczny (mol ATP/mol zredukowanego substratu)
oddychanie	tlen	38
fermentacja	związek organiczny	2
denitryfikacja	azotany, azoty	19

Bakterie denitryfikacyjne stanowią autochoniczną mikroflorę środowisk naturalnych jak i sztucznie stworzonych przez człowieka.

Występują w obecności azotanów w środowiskach wodnych i w glebie w warunkach:

- tlenowych (toń wodna, gleba, osad czynny)
- beztlenowych (osady rzek, jezior, stawów, gleby zatopione reaktory fermentacyjne nadmiernego osadu czynnego, osady zbiorników i ścieków przemysłowych, ryzosfera)

### Znaczenie mikroorganizmów denitryfikacyjnych

1. biorą udział w obiegu azotu w przyrodzie,
2. przeciwdziałają eutrofizacji zbiorników wodnych (usuwiają azotany ze środowiska wodnego),
3. powodują straty azotu (wynoszą 10 – 30% azotu dostarczonego) największa aktywność denitryfikatorów obserwowana jest na polach ryżowych zalanych wodą.
4. W globalnym cyklu rocznym w procesie denitryfikacji wraca do atmosfery z lądów i oceanów odpowiednio 0,12 i 0,09 x 10<sup>9</sup> ton azotu co stanowi około 67% i 87% azotu związanego dostającego się odpowiednio do litosfery i hydrosfery.

### Systematyka mikroorganizmów denitryfikacyjnych

Stanowisko systematyczne bakterii denitryfikacyjnych – jest to grupa mikroorganizmów bardzo zróżnicowana systematycznie, zaliczamy tu przedstawicieli:

**Proteobacteria:** np. fototroficzne (*Rhodobacter*, *Rhodopseudomonas*), litotroficzne (*Beggiatoa*, *Thiobacillus*), organotroficzne (*Bacillus*, *Pseudomonas*, *Paracoccus*, *Flavobacterium*)

**Archea:** halofile: *Haloarcula*, *Halobacterium*, *Haloferax*, hipertermofile: *Pyrobaculum*.

Powszechnie spotykanym w środowiskach naturalnych gatunkiem bakterii jest *Pseudomonas fluorescens*.

### Szybkość denitryfikacji

w osadach dennych (mg N m<sup>-3</sup> doba<sup>-1</sup>):

wody słodkie 0-500

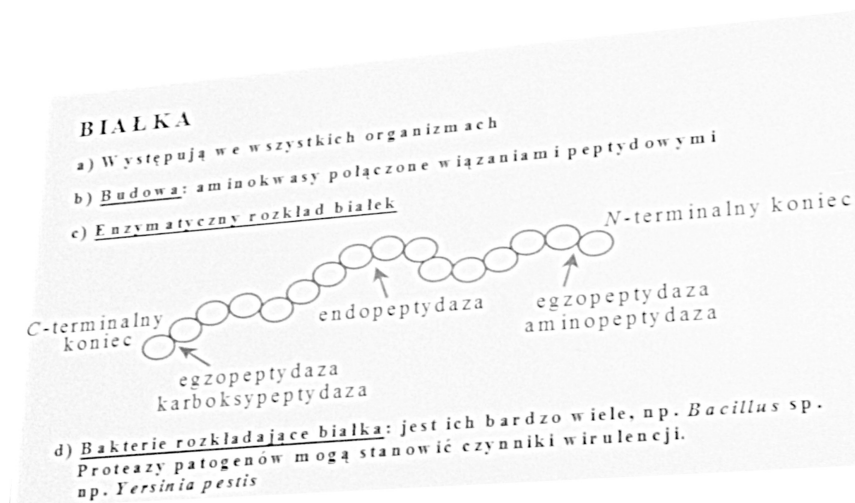
wody morskie 0-120

### Amonifikacja i immobilizacja

Amonifikacja – mineralizacja materii organicznej z wydzieleniem amonu (N org → N amonowy)

Immobilizacja – włączanie azotu mineralnego w struktury organiczne (N nieorg → N org)

W procesie amonifikacji amoniak powstaje z azotu organicznego głównie w procesach dezaminacji aminokwasów, jako następny etap rozkładu białek.



Pierwsze reakcje w degradacji aminokwasu to deaminacja (uwolnienie amoniaku)  
 $R-NH_2 \rightarrow NH_4^+$

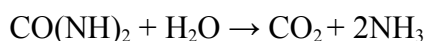
Zdolność do prowadzenia procesu amonifikacji posiada zdecydowanie największa liczba bakterii spośród całego zespołu bakterii zasiedlających dane środowisko, zwłaszcza w glebach.

### Rozkład mocznika

Oprócz białek i aminokwasów związkiem organicznym występującym w środowisku w dużych ilościach jest mocznik (dwuimid kwasu węglowego).

- Jest to produkt rozkładu białek w organizmach zwierzęcych,
- w dużych ilościach występuje w odchodach ludzkich i zwierzęcych, rocznie na naszym globie powstaje go dziesiątki mln ton,
- zdolność do rozkładu mocznika posiadają liczne mikroorganizmy: bakterie, grzyby, promieniowce.
- Dla niektórych bakterii mocznik stanowi źródło węgla i energii, oraz źródło azotu, dla innych jedynie źródło azotu (wymagają one wtedy obecności bezazotowych związków organicznych).

Rozkład mocznika jest reakcją hydrolytyczną, uwarunkowany jest działaniem enzymu – ureazy. Ureaza stanowi wysoce specyficzny enzym hydrolizujący mocznik z wytworzeniem  $CO_2$  i  $NH_3$



Działanie ureazy jest bardzo szybkie: 1 cząsteczka enzymu może hydrolizować 18 mln cząsteczek mocznika w czasie 1 sekundy.

Szybkość rozkładu mocznika zależy od odczynu, przy niskim pH właściwe bakterie mocznikowe nie rozwijają się prawie wcale.

Większość bakterii rozkładających mocznik to bakterie tlenowe, jedynie niewiele gatunków beztlenowych posiada zdolność rozkładu mocznika, Bakterie te w oborniku potrafią stanowić 15% całej mikroflory.

Bakterie te hydrolizują mocznik do amoniaku, podwyższając odczyn gnojowicy do wartości pH 9-10.

Szczególnie intensywnie rozkładają mocznik te bakterie u których ureaza jest konstytutywna a jej synteza nie podlega represji przez amoniak.

Do takich bakterii należą: *Sprosaricina ureae*, *Proteus vulgaris*, *Bacillus pasteurii*.

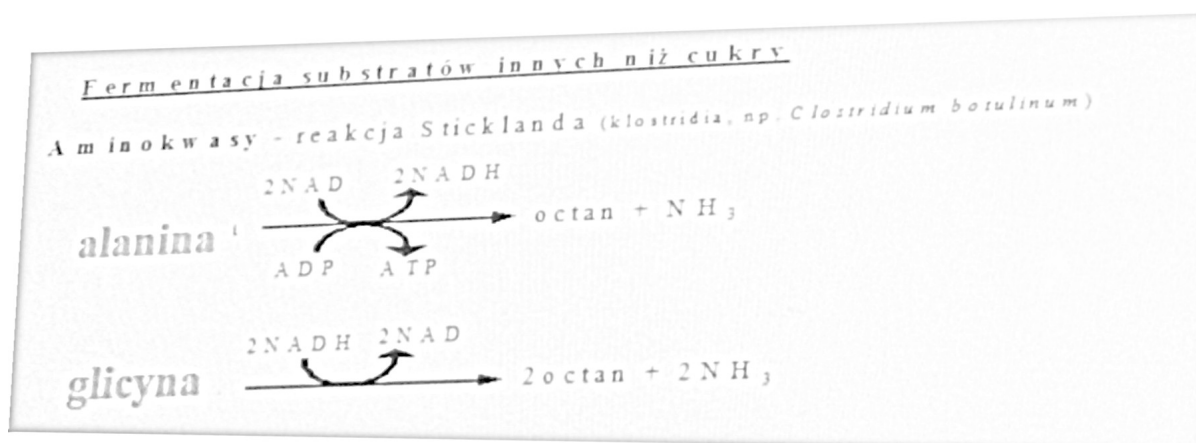
Duża aktywność bakterii zdolnych do rozkładu organicznych związków azotowych (białek i mocznika) jest uznawana za wskaźnik zanieczyszczenia podatnymi na biodegradację związkami organicznymi.

Wiele gatunków *Clostridium* zwłaszcza peptolityczne, hydrolizuje białka i fermentuje uwalniane aminokwasy.

W 1943 roku Stickland stwierdził, że *Clostridium sporogenes* fermentuje mieszaninę alaniny i glicyny, lecz nie potrafi metabolizować pojedynczych aminokwasów:



alanina spełnia rolę donora a glicyna akceptora elektronów.



Kilka aminokwasów służy jako donor elektronów: alanina, leucyna, izoleucyna, walina i metionina. Inne są akceptorami elektronów: tryptofan, glicyna, prolina i arginina.

Donory elektronów ulegają deaminacji do ketokwasu, dalej oksydatywnie są dekarboksylowane do kwasu tłuszczowego.

Inne aminokwasy jako akceptory elektronów podlegają reduktywnej deaminacji (z wydzieleniem amoniaku).

### Beztlasowe utlenianie amoniaku – anammox

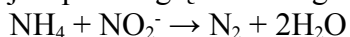
przez lata uważano, że utlenianie amoniaku może zachodzić tylko w warunkach tlenowych.

Broda już 20 lat temu przewidział możliwość istnienia bakterii prowadzących reakcję anammox.

Reakcja w której:

- azotyny są akceptorem elektronów
- amoniak jest donorem elektronów

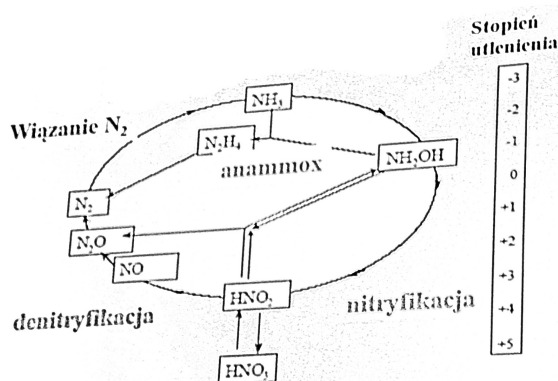
jest pod względem energetycznym znacznie bardziej korzystna niż „normalna” nityfikacja!



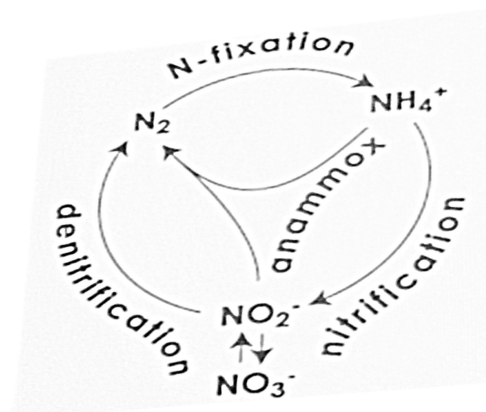
Reakcja	Zysk energetyczny (kJ/mol)	Biomasa (g/mol)
Nitr. I faza	-273	1,3-2,6
Nitr II faza	-74	0,9-1,8
Denityfikacja	-1180	27
Anammox	-375	1,5

## Obieg azotu + anammox

W beztlenowym bioreaktorze stwierdzono utlenianie amoniaku przy udziale azotynów do azotu cząsteczkowego. Obecnie jest to reakcja stosowana do oczyszczania ścieków. Szacuje się, że np. w oceanach jej udział w obiegu azotu stanowi aż 70%.



Obieg azotu oraz produkty pośrednie.  
Azot występuje we wszystkich stopniach utlenienia



## Anammox – mechanizm

- Akceptor elektronów: azotyny są redukowane do hydroksyloaminy,
- Hydroksyloamina reaguje z donorem elektronów – amoniakiem, w wyniku czego powstaje N<sub>2</sub>.

- reakcja przebiega w temperaturze 6-43 st C i w pH 6,7-8,3 (optimum to 8)
- szybkość reakcji 55 mikromoli NH<sub>4</sub><sup>+</sup>/g białka/min.
- Bakterie cechuje wysokie powinowactwo do substratów (amoniaku i azotynów)
- obecność amoniaku (100mM) i azotanów (100mM) nie hamuje przebiegu procesu.
- Obecność azotynów w stężeniu 20mM hamuje przebieg reakcji.
- Reakcję hamuje też tlen w stężeniu 0,5%. rozwija się wtedy mieszany zespół bakterii tlenowych i beztlenowych. **Taka hodowla przekształca amon bezpośrednio do N<sub>2</sub> a azotyny są związkami pośrednimi.** Mieszane zespoły są wykorzystywane do oczyszczania ścieków – tzw. metoda CANON (completely autotrophic nitrogen removal over nitrite)

## Beztlenowe utlenianie amoniaku – anammox – *Planctomycetales*

- beztlenowe utlenianie amoniaku z wykorzystaniem azotynów jako akceptora elektronów przeprowadzają niektóre bakterie z typu *Planctomycetales*.
- Bakterie te:
  - z amoniaku i azotynu wytwarzają N<sub>2</sub> i wodę
  - z beztlenowego utleniania amoniaku uzyskują energię
  - wiążą CO<sub>2</sub> (nieznany mechanizm)
- Planctomycetales* to w większości organizmy: tlenowe, chemoorganotroficzne.
- Jednak** bakterie anammox są beztlenowcami i chemolitoautotrofami.
- Bakterie anammox:
  - nie zawierają w ścianie komórkowej peptydoglikanu
  - dzielą się przez pączkowanie i mają zróżnicowaną cytoplazmę, która pełni różne funkcje
  - posiadają charakterystyczne drabinkowate lipidy
  - charakteryzuje je niska właściwa szybkość wzrostu.
- U bakterii anammox enzym oksydoreduktaza hydroksyloaminy stanowi aż 10% białka komórkowego i jest zlokalizowana w organelum związanym z błoną komórkową – anammoxosomie.

7. Oksydoreduktaza hydroksyloaminy katalizuje utlenianie: hydroksyloaminy ( $\text{NH}_2\text{OH}$ ) i hydrazyny ( $\text{N}_2\text{H}_4$ ).
8. *Planctomyces* dzieli od innych bakterii duża odległość ewolucyjna, bakterie te mają wspólnego przodka, ale różnią się znacznie między sobą.
9. Znane jest 3 rodzaje bakterii anammox:  
*Brocardia* i *Kuenenia* – wyizolowana ze ścieków  
*Scalindua* – wyizolowana z Morza Czarnego.

Parametr	Nitryfikacja	Anammox	Jednostka
Energia swobodna	-275	-357	kJ/mol
Biomasa - plon	0,08	0,07	mol/molC
Szybkość reakcji tlenowej	200-600	0	nmol/min/mg białka
Szybkość reakcji beztlenowej	2	60	nmol/min/mg białka
Właściwa szybkość wzrostu	0,04	0,003	( $\mu$ )/godzinę
Czas podwojenia biomasy	0,73	10,6	dni
Ks (stała powinowactwa do substratu) dla: $\text{NH}_4^+$ $\text{NO}_2^-$ $\text{O}_2$	5-2600 - 10-50	5 <5 -	$\mu\text{M}$ $\mu\text{M}$ $\mu\text{M}$

### Parametry anammox

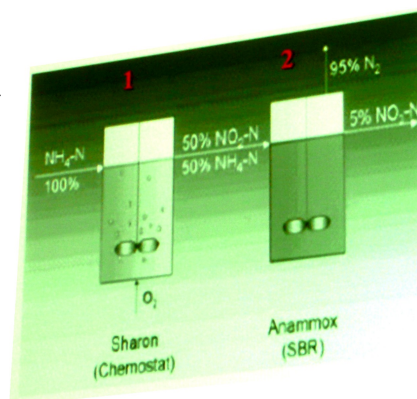
1. Energia swobodna nitryfikacji to: -275 kJ/mol
2. W reakcji anammox plon biomasy jest niski i podobnie jak w nitryfikacji wynosi ok 0,07 mola/molC
3. Właściwa szybkość wzrostu bakterii anammox jest niska, ok. 10x niższa niż bakterii nitryfikacyjnych.
4. Czas podwojenia biomasy bakterii anammox wynosi około 2-3 tygodnie, dlatego korzystanie z tego procesu przy oczyszczaniu ścieków wymaga zastosowania bioreaktorów z bardzo wydajnym i intensywnym zawracaniem biomasy, stosowany jest tzw. SEQUENCING BATH REACTOR (SBR).
5. W beztlenowych bioreaktorach i błonach biologicznych przeżywają również bakterie nitryfikacyjne np. *Nitrosomonas europaea*.
6. Jak wykazano tlenowiec *N. europaea* w warunkach limitacji tlenem (0,5%  $\text{O}_2$ ) jest zdolna do denitryfikacji
7. U *N. europaea* proces usuwania azotynów jest: 50X wolniejszy niż u *Brocardia* oraz 200x wolniejszy niż w nitryfikacji.
8. Obecność *N. europaea* w zespole bakterii sprzyja usuwaniu resztek tlenu.
9. Została opracowana metoda oczyszczania ścieków w której do oczyszczanych ścieków nie trzeba dodawać egzogenego źródła węgla (wykorzystywane są tu wyłącznie bakterie autotroficzne).  
Tzw. CANON:  
w I etapie  $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-$   
w II etapie  $\text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+ \rightarrow \text{N}_2 + \text{H}_2\text{O}$



- proces zachodzi w temperaturze 30-37 st C,
- w pH 7-8,5,
- złożo fluidalne anammox usuwa 0,2 – 2,6 kg Norg/m<sup>3</sup>/dobę.

### Sharon-anammox

Schemat zastosowania metody Sharon-anammox do usuwania amoniaku ze ścieków. 1-do tlenowego chemostatu dopływają ścieki z azotem amonowym, około 50% jonów amonowych zostaje utlenione do NO<sub>2</sub><sup>-</sup>. 2-w drugim bioreaktorze zachodzi reakcja anammox: utleniania amoniaku przez azotyny – 95% azotu zostaje usunięte w postaci N<sub>2</sub>.



### Złożo płytkowo-zanurzeniowe anammox

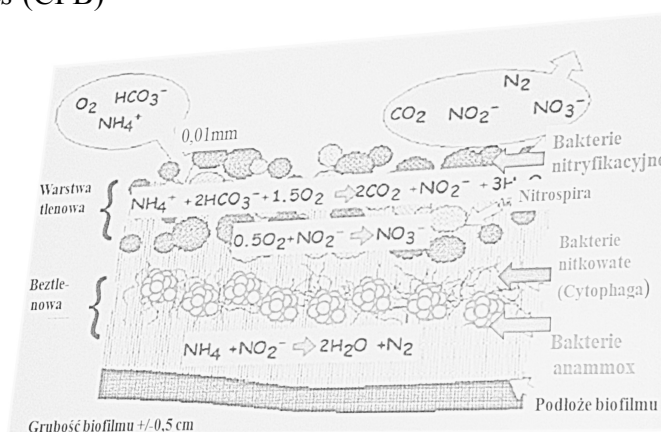
Złożo oczyszcza ścieki nieorganiczne = zawierające wysokie stężenia azotu.

Złożo porasta błona biologiczna (biofilm) złożona z:

1. bakterii tlenowych (30%)  
*Nitrosomonas europaea* (utlenia amoniak)  
*Nitrospira* (utlenia azotyny)
2. bakterii beztlenowych (30%)  
*Kuenenia stuttgartiensis* (anammox)
3. bakterii nitkowatych (7%)  
*Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides* (CFB)

### Biofilm anammox – schemat

1. W górnej warstwie (tlenowej) bakterie nityfikacyjne utleniają część amoniaku do azotynów. 2. Powstała część azotynów jest utleniana przez *Nitrospira* do NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. 3. W dolnej warstwie bakterie anammox przekształcają NH<sub>4</sub><sup>+</sup> i NO<sub>2</sub><sup>-</sup> do N<sub>2</sub>. 4. biofilm przerastają bakterie nitkowate.



### Anaerobic oxidation of methane (AOM)

Do tej pory uważano, że mikrobiologiczne utlenianie metanu zachodzi w warunkach tlenowych przy udziale bakterii metyloficznych np. *Methylomonas*, *Methylococcus*, *Methylosinus*.

W roku 1970 Mason opisał bakterie metanotroficzne zdolne do denitryfikacji z wykorzystaniem metanu jako jedyne źródła węgla i energii.

Autorzy stwierdzili jednak, że metanotrofy utleniają metan dwuetapowo:

1. tlenowo do metanolu lub octanu
2. a następnie metanol lub octan są wykorzystywane w procesie denitryfikacji.

Obecnie wiadomo, że utlenianie metanu zachodzi również w warunkach beztlenowych w obecności azotanów, azotynów lub siarczanów.

Udowodniono, że konsorcjum uzyskane z beztlenowych osadów utlenia metan do CO<sub>2</sub> i N<sub>2</sub> przy braku tlenu w środowisku.

Konsorcjum zawiera: niehodowlane bakterie oraz przedstawicieli Archea spokrewnione z morskimi Archea.

AOM c.d.

Istnieją dwie drogi utleniania metanu:

1. reakcja w obecności azotanów i/lub azotynów  
 $5\text{CH}_4 + 8\text{NO}_3^- + 8\text{H}^+ \rightarrow 5\text{CO}_2 + 4\text{N}_2 + 14\text{H}_2\text{O}$   $\Delta G = -765 \text{ kJ}$   
 $3\text{CH}_4 + 8\text{NO}_2^- + 8\text{H}^+ \rightarrow 3\text{CO}_2 + 4\text{N}_2 + 10\text{H}_2\text{O}$   $\Delta G = -928 \text{ kJ}$
2. reakcja w obecności siarczanów:  
 $\text{CH}_4 + \text{SO}_4^{2-} + \text{H}^+ \rightarrow \text{CO}_2 + \text{HS}^- + 2\text{H}_2\text{O}$

W konsorcjum proporcja pomiędzy bakteriami a Archea wynosi 8:1

Mikroorganizmy wchodzące w skład konsorcjum nie mogą rosnąć w jednogatunkowych hodowlach.

Zostały zidentyfikowane metodami molekularnymi.

Mikroorganizmy te rosną bardzo wolno.

Proces ten ma prawdopodobnie duże znaczenie dla obiegu cyklu węgla i azotu.

AOM – schemat

Utlenianie metanu zachodzi w beztlenowych osadach dennych zbiorników wodnych bogatych w amon, azotany i azotyny. Niebieska strzałka oznacza dyfuzję. Szare i czarne strzałki to procesy odmiennych mikroorganizmów.

1. Beztlenowe bakterie, pierwotniaki oraz Archea wytwarzające metan,
2. Archea związane z produkującymi metan Archaea oraz bakterie należące do nowo opisaną grupy,
3. Bakterie korzystające z metanu
4. Bakterie nitryfikacyjne
5. Bakterie należące do *Planctomyces*

