

余晓龙,毛旭辉,郑焰.群体感应调控有机污染物生物降解研究进展[J].环境工程技术学报,2023,13(5):1686-1693.

YU X L, MAO X H, ZHENG Y. Research progress on quorum sensing regulation of organic pollutants biodegradation[J]. Journal of Environmental Engineering Technology, 2023, 13(5): 1686-1693.

群体感应调控有机污染物生物降解研究进展

余晓龙¹, 毛旭辉², 郑焰^{1*}

1. 南方科技大学环境科学与工程学院

2. 武汉大学资源与环境科学学院

摘要 有机污染物的生物降解效果受微生物活性影响,群体感应是微生物控制其生理活性的重要机制。在有机污染物生物降解过程中,群体感应对关键降解酶的合成、生物膜的形成以及菌群结构的调控等产生影响。直接投加群体感应信号分子或能产生信号分子的菌剂可促进群体感应调控,提高污染物降解率,但pH、温度、群体感应淬灭菌、纳米颗粒物等环境因素可影响群体感应的活性。当前,群体感应调控有机污染物生物降解的研究尚处于起步阶段。综述了相关研究进展,介绍了群体感应对有机污染物生物降解的影响机理,归纳了强化群体感应调控的方式和影响群体感应活性的主要环境因素,并对其应用前景进行了展望。

关键词 群体感应;生物降解;多环芳烃(PAHs);信号分子;调控机制

中图分类号: X703 文章编号: 1674-991X(2023)05-1686-08 doi: 10.12153/j.issn.1674-991X.20230151

Research progress on quorum sensing regulation of organic pollutants biodegradation

YU Xiaolong¹, MAO Xuhui², ZHENG Yan^{1*}

1. School of Environmental Science and Engineering, Southern University of Science and Technology

2. School of Resource and Environmental Sciences, Wuhan University

Abstract The biodegradation of organic pollutants is influenced by microbial activities, and quorum sensing (QS) is a crucial mechanism that regulates physiological activities. During the biodegradation process of organic pollutants, QS affects the synthesis of key enzymes for degradation, the formation of biofilms, the regulation of microbial community structure, etc. Furthermore, directly adding QS signaling molecules or using bacterial agents that produce such molecules can promote QS regulation, thereby enhancing organic pollutants biodegradation rates. However, environmental factors like pH, temperature, quorum quenching bacteria, nanoparticles, etc., can negatively impact QS activities. Currently, research on QS regulation of organic pollutant biodegradation is still in its early stages. This review summarizes the progress of related research, discusses the mechanisms of QS on the biodegradation of organic pollutants, outlines strategies to enhance QS regulation, identifies the main environmental factors affecting QS activities, and provides prospects for its application.

Key words quorum sensing; biodegradation; polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs); signaling molecules; regulation mechanism

随着我国环境污染治理力度的加大和治理能力的提升,常规污染物的控制已取得显著进展。但与此同时,有机污染物的环境问题日益突显。有机污染物种类繁多、分布广泛,多数具有生物毒性、难降解性、生物累积性等特征,因此其环境风险较高、处理难度较大。利用微生物实施生物降解是去除有机污染物的主要途径,但生物降解的处理效果易受微

生物活性的影响。如何有效调控微生物活性是提高有机污染物去除效率的关键。

20世纪70年代,科学家首次在海洋费氏弧菌(*Vibrio fischeri*)中发现了群体密度依赖性的生物发光现象,将其定义为群体感应(quorum sensing, QS)^[1]。QS是指微生物间通过合成、释放、识别和反馈可扩散的胞外化学信号分子(autoinducers, AI)来感知周

收稿日期:2023-02-24

基金项目:国家重点研发计划项目(2020YFC1807902);广东省基础与应用基础研究基金项目(2021A1515110757)

作者简介:余晓龙(1988—),男,副研究员,博士,主要从事污染物生物处理研究, yu.xiaolong@hotmail.com

* 责任作者:郑焰(1969—),女,教授,博士,主要从事地球化学研究, yan.zheng@sustech.edu.cn

边种群细胞密度,并调控基因表达以控制集体行为的机制^[2]。在生物化学、遗传学和分子生物学等学科中,对革兰氏阴性菌的 QS 系统已进行了大量研究^[3]。近年来,由于 QS 在调控微生物活性方面的重要作用,其在生物处理领域的应用受到了广泛关注^[4-9]。

有机污染物的生物降解相关研究颇多,多侧重于解析降解路径和产物以及识别关键降解酶等,而对降解过程中调控微生物活性(降解酶合成、胞外物质分泌、菌群协作等)的机制关注不足。QS 是调控微生物活性的重要机制,其在污染物生物降解过程中的作用逐渐受到重视,国内外已有报道从生物膜形成、胞外物质分泌、微生物定殖等角度总结了 QS 对污染物生物降解的促进作用^[10-13]。笔者梳理

近年来与革兰氏阴性菌 QS 相关联的有机污染物生物降解研究,挖掘 QS 调控在有机污染物生物降解修复方面的应用潜力,以期为推动有机污染物的生物治理提供新视角。

1 微生物群体感应概述

微生物利用不同结构的 AI 分子进行种内和种间交流。如图 1 所示,多数革兰氏阴性菌和阳性菌分别利用酰化高丝氨酸内酯类(acyl-homoserine lactones, AHLs)和自体诱导肽类(autoinducing peptides, AIPs)分子进行种内交流,而这 2 类细菌共同利用 AI-2 分子进行种间交流^[14]。由于前期有关革兰氏阴性菌的研究积累较多,本文重点关注受高丝氨酸内酯类信号分子调控的群体感应(AHL-QS)系统。

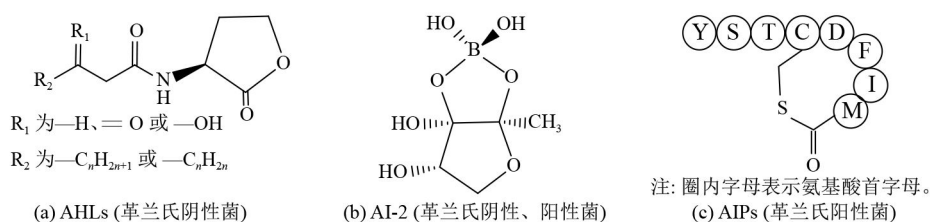


图 1 革兰氏阴性菌、阳性菌使用的主要信号分子结构

Fig.1 Main signal molecular structures used by Gram-negative and Gram-positive bacteria

AHLs 分子由 LuxI 合成酶生成,已知有超过 150 种 LuxI 合成酶的同系物基因^[3]。AHLs 分子通常含有高丝氨酸内酯环(homoserine lactone, HSL)和 1 个碳酰基链。生成的 AHLs 被释放至胞外,其浓度与细胞密度相关。AHLs 可自由出入细胞膜,当细菌周边环境 AHLs 浓度超过一定阈值时, AHLs 与受体蛋白质 LuxR 结合形成 LuxR-AHL 复合物,复合物再与启动子发生作用,开启几十到数百个支撑不同生理活动的基因的转录。细菌的多种机能,如生物发光、胞外聚合物(EPS)合成、生物膜形成、降解酶合成、抗生素生成等,均受 QS 调控^[14-15]。

2 群体感应影响微生物降解机制

明确有机污染物降解菌受 AHL-QS 调控,是探索 AHL-QS 对降解过程影响机制的前提。当强化或抑制有机污染物降解菌的 AHL-QS 系统时,降解菌的降解性能随之表现出增强或减弱,则降解菌的 AHL-QS 系统很可能参与调控该有机污染物的降解过程。进一步地,在降解菌的 AHL-QS 系统受到强化或抑制时,分析有机污染物降解率与降解酶相关基因表达、细胞功能等方面的变化关系,可揭示 AHL-QS 对降解过程的影响机制,为实施基于 AHL-QS

调控的有机污染物降解率提升提供科学依据。

不同环境介质中广泛存在着受 AHL-QS 系统调控且具有降解有机污染物能力的细菌。铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)是 QS 模式菌,其典型菌株 PAO1 在 QS 调控下形成生物膜,合成分泌鼠李糖脂(生物表面活性剂)和降解酶等^[16-18]。同时,*Pseudomonas aeruginosa* 也是多环芳烃(PAHs)、石油烃等多种有机污染物的降解菌^[19-22]。Huang 等^[23]搜索基因组数据库发现,有超过 11% 的细菌兼具环羟化双加氧酶(RHD)基因和 AHL/AI 合成基因;并从海洋沉积物、根际土壤、PAHs 污染土壤等介质中,分离了 10 株能同时降解菲或芘和产生 AHLs 的细菌。Chicca 等^[24]自土壤中分离出 BTEX(苯、甲苯、乙苯、二甲苯)降解菌 *Pseudomonas putida* AQ8,当转入并表达可编码降解 AHLs 的内酯酶基因 pME6863 质粒(含有源自 *Bacillus* sp. 240B1 的 *aiiA* 基因)破坏 QS 系统时, AQ8 的 BTEX 降解率由 40% 降至 10%,由此明确 AHL-QS 系统调控 AQ8 对 BTEX 的降解过程。

表 1 列举了受 AHL-QS 调控的纯菌对有机污染物的降解研究。QS 调控主要从影响关键降解酶合成、生物膜形成和细胞表面特性、菌群结构维持等

方面,调控细菌对有机污染物的降解过程(图 2)。

2.1 调控关键降解酶的合成

QS 系统通过调控细菌降解酶的合成控制有机污染物的降解过程。对于革兰氏阴性菌,当 AHL-QS 系统被激活时,细菌启动表达相关酶的基因。若此类酶在污染物降解过程中起催化作用,强化或抑制 QS 系统则影响细菌降解代谢污染物的效率。Yong 等^[25-26]利用 *Pseudomonas aeruginosa* CGMCC

1.860 降解芳香族化合物时发现,强化 QS 效应提高了对苯酚的降解率;而敲除 CGMCC 1.860 的 AHLs 合成酶基因 *rhlI*,则使双加氧酶(C23O)的 *nahH* 基因表达大幅下调,致使 CGMCC 1.860 降解率降低。同样,Gao 等^[27]利用基因敲除技术破坏双酚 A 降解菌 *Sphingonomas* sp. YK5 的 QS 系统,使得细胞色素酶等与降解相关酶的基因表达水平显著下调,导致 YK5 无法降解双酚 A。

表 1 受 AHL-QS 调控的纯菌对有机污染物的降解研究

Table 1 Research on the biodegradation of organic pollutants by pure cultures regulated by AHL-QS

纯菌	产生的AHLs	有机污染物	QS调控作用
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> PAO1 ^[16-17,19]	C4-HSL、3OC12-HSL	PAHs	调控生物膜形成、鼠李糖脂合成与分泌
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> N6P6 ^[28]	C4-HSL、3OC12-HSL	PAHs	影响PAHs降解率和生物膜结构
<i>Croceicoccus naphthovorans</i> PQ-2 ^[29-30]	3OC6-HSL、3OH-C8-HSL	PAHs	调控降解酶的基因表达、细胞表面疏水性
<i>Novosphingobium pentaromativorans</i> US6-1 ^[31]	结构未明的AHLs	PAHs	调控降解酶的基因表达、细胞表面疏水性和EPS生成
<i>Pseudomonas putida</i> AQ8 ^[24]	中长链AHLs	BTEX	调控苯/甲苯双加氧酶基因和联二苯/甲苯/苯双加氧酶基因表达
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> CGMCC 1.860 ^[25-26]	C4-HSL、C6-HSL	苯酚	调控双加氧酶合成
<i>Sphingonomas</i> sp. YK5 ^[27]	C8-HSL	双酚A	调控降解酶的基因表达
<i>Acinetobacter</i> sp. DR1 ^[32]	结构未明的AHLs	正十六烷	调控正十六烷降解和生物膜形成

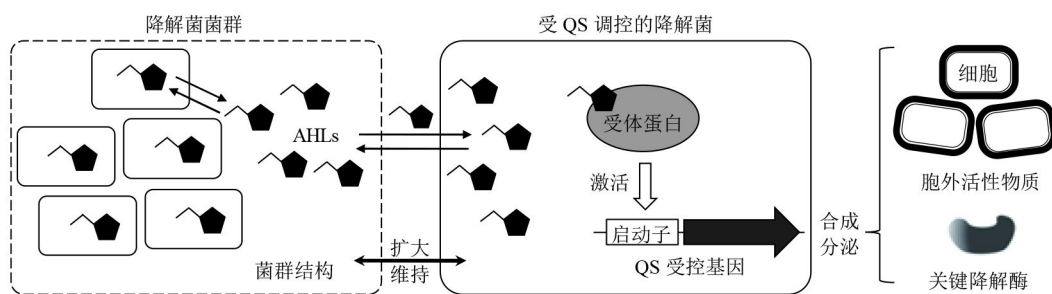


图 2 QS 调控机制示意

Fig.2 Scheme for QS regulation mechanism

2.2 调控生物膜形成及细胞表面特性

生物膜介导的生物修复是去除环境污染物的主要方式^[33]。研究表明,与浮游态微生物相比,生物膜对有机污染物的降解性能更优^[28,34-35]。细菌受 QS 调控合成分泌 EPS 以形成生物膜,强化 QS 效应可使细菌生成更多的 EPS,更快地形成生物膜。环境中部分有机污染物的疏水性强,易被固体介质吸附而难与微生物发生作用。生物膜有利于促进疏水性有机污染物的溶解,提高其生物可利用性^[35-36]。同时,生物膜还具有保护微生物应对不良环境条件冲击的作用,使菌群维持稳定活性^[37]。

此外,QS 还控制着细菌生物表面活性剂的合成分泌。*Pseudomonas aeruginosa* 受 QS 调控合成鼠李糖脂,而鼠李糖脂作为生物表面活性剂在有机污染物修复过程中起到重要作用^[16-17,19]。某些细菌 QS 系统通过调控胞外活性物质的合成分泌,改变细胞表

面的亲疏水性。Yu 等^[30]利用分离自海洋性生物膜的 AHL-QS 菌 *Croceicoccus naphthovorans* PQ-2,发现 QS 系统通过调控 PQ-2 的细胞表面疏水性,促进了 PQ-2 与 PAHs 晶体或 PAHs 污染颗粒的附着性,强化了 PQ-2 对 PAHs 的降解;进一步研究发现,PQ-2 中参与脂肪酸代谢的 FadR 型转录调控因子通过控制合成 AHLs 信号分子(脂肪酸衍生化合物)来促进其对 PAHs 的降解^[38]。Chen 等^[31]利用 *Novosphingobium pentaromativorans* US6-1 及其 QS 系统缺失突变体对 PAHs 进行降解,发现 US6-1 突变体可提高其细胞表面疏水性,导致对菲的降解率比 US6-1 的更高。因此,US6-1 的 QS 系统通过控制细胞表面疏水性影响了对菲的降解率。

2.3 调控菌群结构

对于微生物混合体系,扩大或维持降解菌的菌群丰度有助于提高污染物的降解率^[39]。在水处理领

域,报道 QS 效应与菌群结构关联的研究较多。如 Huang 等^[40]向移动床生物膜反应器中投加 C6-HSL 和 C8-HSL,发现在低温和室温(5 和 25 ℃)条件下提高了反应器中 QS 相关菌群丰度及对有机污染物和氨氮的降解能力。Gao 等^[41]向活性污泥中添加多种 AHLs,发现提高了氨氧化速率和氨单加氧酶基因(*amoA*)的表达,AHLs 在调控氨氧化菌群结构方面发挥了重要作用。需指出的是,在有机物的生物降解方面,氨氧化菌的共代谢降解起到关键作用^[42-43],然而鲜有研究考察 QS 调控下氨氧化菌群对有机污染物的降解特征。Valle 等^[44]向污泥体系中持续添加 C6-HSL 和 3OC6-HSL,维持了稳定的苯酚降解率,而对照组苯酚降解率则降至近零水平,AHLs 介导的基因表达在调控种群结构和功能方面起了关键作用。Al-Kharusi 等^[45]向石油污染土壤中投加 C12-HSL,发现显著增加了微生物的烷烃降解率,但并未引起微生物种群结构在属水平上的较大变化。

3 强化群体感应调控的方式

当明确了 AHL-QS 系统影响细菌降解某种(类)有机污染物的机制时,可通过强化 QS 调控促进有机污染物的降解率。表 2 中列举了混合微生物体系中,强化 QS 调控对其降解有机污染物的影响。

3.1 投加外源性 AHLs

AHLs 分子是触发革兰氏阴性菌 QS 调控的核心因子,投加外源性 AHLs 以提高细菌周边 AHLs 浓度,可加快 QS 效应以促进受 QS 调控的基因的表达。针对有机污染物生物降解体系,向体系中添加 AHLs 可促进启动阶段生物膜的快速形成,增强微生物对特定污染物的降解率。Mangwani 等^[49]利用 PAH 降解菌 *Pseudomonas aeruginosa* N6P6 研究发现,添加 2 mg/L 外源性 3OC12-HSL 能有效维持 N6P6 的生物膜活性,与未添加 AHLs 的对照组相比,N6P6 对菲和芘的降解率分别由 85.6% 和 47.56%

提高至 97.4% 和 54.39%。Wu 等^[48]从 EPS 中提取 AHLs 活性物质,投加至处理氯霉素的微生物燃料电池系统,引入的 AHLs 促进电极生物膜形成了平衡且多样的种群结构,维持稳定电流输出并显著加快氯霉素的降解。

不同革兰氏阴性菌合成和响应不同 AHLs 分子,如 PAO1 主要生成 C4-HSL 和 3OC12-HSL,而 *Vibrio fischeri* 则生成 3OC6-HSL。当通过投加外源性 AHLs 分子强化 QS 效应时,需根据目标 QS 菌或菌群的主要 AHLs 分子类型选择使用相应的 AHLs 分子试剂。此外,已知的 QS 菌或混合体系中,AHLs 分子浓度约为 ng/L 水平^[50-51],而引入外源性 AHLs 时,需考虑环境损失而提高 AHLs 分子浓度至 μg/L~mg/L 水平。

3.2 引入 QS 菌剂

投加的外源性 AHLs 可能受环境因素或生物降解影响而损失^[52],与之相比,引入 QS 菌剂,利用 QS 菌向体系中持续释放 AHLs,可强化 QS 菌群间的交流。在固定床生物膜反应器中,投加 QS 菌 *Sphingomonas rubra* 显著提高了系统内 AHLs 浓度,促进了 EPS 合成和生物膜形成,使系统长期维持稳定^[53]。Sun 等^[46]向处理氯苯的生物滤池中投加 AHLs 分子或 QS 菌剂,比较了 2 种方式对强化 QS 效应的影响。结果表明,投加 AHLs 分子对启动阶段的生物膜形成影响更大,而投加 QS 菌剂则更有利于增加细菌菌群的多样性,2 种方式下氯苯的平均去除容量由未实施 QS 强化时的 50 g/(m³·h) 分别提高至 73 和 77 g/(m³·h)。因此,尽管不同 QS 强化方式对混合系统的影响作用不同,但均能有效促进污染物降解。

针对特定污染物,某些 QS 菌虽无降解性能,但能通过产生生物膜等促进潜在降解菌的固定化、污染物的溶解释放(生物可利用性)等,间接提高污染物的生物降解率。Yoshida 等^[54]发现 PAO1 与

表 2 强化 AHL-QS 调控对混合微生物体系降解有机污染物的研究

Table 2 Research on the biodegradation of organic pollutants by mixed cultures enhanced by AHL-QS regulation

混合体系	QS 强化手段	有机污染物	QS 调控作用
活性污泥 ^[44]	投加 C6-HSL 和 3OC6-HSL	苯酚	维持稳定的苯酚降解率
生物滤池 ^[46]	投加混合 AHLs 或接种 QS 菌	氯苯	降解率提升约 50%, 优化生物膜形成和菌群多样性
生物滤池 ^[47]	投加混合 AHLs 或接种 QS 菌	甲苯	促进了甲苯的溶解性和平均降解率, 提高低温条件下附着生物量及生物膜分布的均一性
石油污染土壤 ^[45]	投加 C12-HSL 和烷烃降解混合菌	烷烃	提高碳氢化合物的降解率, 促进混合菌生物膜形成, 强化微生物呼吸作用活性
微生物燃料电池 ^[48]	投加从 EPS 中提取的 AHLs	氯霉素	加快氯霉素的降解, 促进生物膜形成, 维持稳定电流输出
功能性菌群 ^[37]	投加含形成生物膜的 QS 菌	造纸废水	强化生物膜形成, 提高木质素的降解率

Burkholderia sp. NK8 共培养可增加生物膜形成量,有利于更多 NK8 的沉降固定,提高了 NK8 对氯苯甲酸的降解率。Petrovich 等^[55]发现, *Pseudomonas aeruginosa* 能强化硝化细菌 *Nitrosomonas europaea* 形成生物膜,而 2 种菌均受 AHL-QS 调控^[56]。直接投加 QS 菌剂易造成分散现象,可利用载体对 QS 菌剂实施封装或固定化。此外,生物炭可吸附 AHLs^[57],有利于维持细胞活性和细胞聚集,增强细胞间的 QS 交流,强化生物膜的形成^[58]。

4 影响群体感应活性的环境因素

细菌存在于不同环境介质,其代谢活动受环境因素影响。对 AHLs 分子的合成、释放和接收过程产生干扰,或是造成 AHLs 分子结构被破坏的环境因素,均能对 AHL-QS 活性产生不良影响,进而可能影响到受 AHL-QS 调控的有机污染物降解率。阻碍 QS 效应的过程被称为群体感应淬灭^[59]。

4.1 pH、温度

AHLs 分子含有内酯环结构,其生物和化学稳定性较弱,易受 pH 和温度的影响^[60-61]。AHLs 可发生仅取决于环境 pH 的水解反应,当 pH 升高时,HSL 的开环反应随之增加;当 pH 降至 2 以下,被水解的 HSL 可以修复^[61]。pH 不仅影响 AHLs 的稳定性,还影响细菌分泌 AHLs。Wang 等^[62]利用 *Pseudomonas* sp. HF-1 处理烟草废水,当初始阶段 pH 控制为 5.5 时,AHLs 分泌量显著升高并促进了 HF-1 的快速定殖和形成生物膜。当环境温度升高时,HSL 的开环速率也随之增快,但酰基侧链越长时,AHLs 分子越稳定^[61]。同时,环境温度变化可能引起细菌分泌 AHL 种类和量的变化。Tait 等^[63]检测弧菌在 18、25 和 30 °C 温度下产生的 AHLs,部分弧菌当温度降低时分泌的 AHLs 种类增加,当温度上升时分泌的 AHLs 量减少。

4.2 微生物

为了在环境中获得竞争优势,部分细菌可通过合成酰基转移酶、内酯酶和氧化酶等,破坏其他共存细菌的 AHLs 分子结构,阻碍 QS 调控^[64]。如源自 PAO1 的 PvdQ 酶^[65]、*Rhodococcus erythropolis* W2 的 QsdA 酶^[66]和 *Bacillus megaterium* 的细胞色素 P450^[67],可分别作用于 AHLs 分子的酰基、内酯环和碳链位置,使 AHLs 结构改变而无法被其他 QS 菌识别。同时,某些假单胞菌可利用 AHLs 作为生长基质,如 *Pseudomonas* sp. PAI-A 和 PAO-1 等能够以 3OC12-HSL 等长链 AHLs 分子为唯一能量来源^[65]。一些分离自森林土壤根系的真菌,可通过内酯酶作

用降解 C6-HSL 和 3OC6-HSL^[68];此外,在土壤和植物组织中分布广泛的部分酵母菌也具有破坏 AHLs 分子的能力^[69]。一些由真核生物产生的化学分子如单宁酸、法尼醇等也具有群体感应淬灭效应^[59]。目前有较多研究利用群体感应淬灭菌或试剂,对生物膜形成进行控制^[70-72]。

4.3 其他

暴露于重金属或纳米颗粒物等污染物时,微生物 QS 系统会受到影响^[73]。Vega 等^[74]发现,0.1~0.5 mmol/L 的 Ni²⁺和 Cd²⁺可导致 *Burkholderia multivorans* (ATCC 17616) QS 相关基因 (*bmuIR*) 表达和附着生物膜量显著下降。Gómez-gómez 等^[75]利用 QS 模式菌 *Chromobacterium violaceum* 研究发现,纳米颗粒显著影响细菌 QS 系统,其中氧化锌纳米颗粒主要破坏对 AHLs 的感应和反馈,而二氧化钛和银的纳米颗粒则影响 AHLs 的合成。此外,土壤矿物因其表面特性和多孔性,可吸附甚至催化降解 AHLs 信号分子^[76-77];某些新污染物如全氟化合物等,在 10 μg/L 浓度条件下对 *Vibrio fischeri* 的 QS 系统产生作用,改变其生物发光和膜通透性^[78]。

5 结语与展望

梳理了近年来与 QS 相关的有机污染物降解研究,重点分析了 QS 在调控关键降解酶合成、细胞胞外物质分泌特性和微生物菌群结构等方面对提高有机污染物生物降解率的促进机制,介绍了通过投加外源性 AHLs 和引入 QS 菌剂对 AHL-QS 调控的强化作用,总结了不同环境因素对 QS 活性的影响特征,并对今后基于 QS 调控的有机污染物生物降解研究提出如下展望。

(1) QS 为阐释有机污染物生物降解机制提供了新视角,同时也为调控微生物活性提供了一种策略。QS 调控微生物降解有机污染物已展现应用前景,现阶段研究多为实验室水平的机理探究,由实验室研究过渡到实际应用,需考虑如下问题:如何获得受 QS 调控的高效降解菌,并明确其调控机制;如何高效可持续地强化 QS 调控;如何规避环境因素对 QS 的不良影响。

(2) 在 PAHs 及苯系物生物降解过程中,AHL-QS 表现出的重要作用为调控微生物活性,进而强化土壤修复效果,提供了有价值的思路。然而,与已报道的降解菌和有机污染物种类相比,目前已知受 QS 调控的有机污染物降解菌的数量和种类仍然较少。因此,可首先筛选出高效降解菌,再增设与 QS 相关的筛选条件,从中筛选出 QS 菌;此外,还需考察降解菌

的QS调控与有机污染物降解之间的相关性。

(3)实际环境中的有机污染物生物降解过程往往是多类型微生物协同参与的结果。现阶段对AHL-QS体系以外其他种类信号分子的QS调控研究偏少。另外,真菌^[79]和古菌^[80]同样具有QS体系和有机污染物降解能力。理解不同类型的QS调控在有机污染物降解过程中的作用机制,可为设计和实施生物降解处理方案提供科学依据。

(4)虽然多数研究均表明强化QS调控有助于提高有机污染物降解率,但部分研究发现QS调控可能对污染物降解产生负面影响^[31],这反映出QS调控的重要性和复杂性。在有机污染物的生物降解过程中,QS调控对不同微生物可能产生截然相反的效果。因此,只有深入理解QS调控的影响机制,才能更合理地利用QS调控策略来控制微生物活性,以实现更好的降解效果。

参考文献

- [1] WHITELEY M, DIGGLE S P, GREENBERG E P. Progress in and promise of bacterial quorum sensing research[J]. *Nature*, 2017, 551(7680): 313-320.
- [2] WATERS C M, BASSLER B L. Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria[J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2005, 21: 319-346.
- [3] CHURCHILL M E A, CHEN L L. Structural basis of acyl-homoserine lactone-dependent signaling[J]. *Chemical Reviews*, 2011, 111(1): 68-85.
- [4] 刘亚南,朱颖楠,王瑾丰,等.有机污染物胞外作用机理及微生物群体感应调控特征[J]. *工业水处理*, 2021, 41(6): 1-13.
LIU Y N, ZHU Y N, WANG J F, et al. The extracellular removal mechanism of organic pollutants and the regulation characteristics of microbial quorum sensing[J]. *Industrial Water Treatment*, 2021, 41(6): 1-13.
- [5] SHROUT J D, NERENBERG R. Monitoring bacterial twitter: does quorum sensing determine the behavior of water and wastewater treatment biofilms[J]. *Environmental Science & Technology*, 2012, 46(4): 1995-2005.
- [6] SUN Z Q, XI J Y, YANG C P, et al. Quorum sensing regulation methods and their effects on biofilm in biological waste treatment systems: a review[J]. *Frontiers of Environmental Science & Engineering*, 2022, 16(7): 87.
- [7] HUANG J H, SHI Y H, ZENG G M, et al. Acyl-homoserine lactone-based quorum sensing and quorum quenching hold promise to determine the performance of biological wastewater treatments: an overview[J]. *Chemosphere*, 2016, 157: 137-151.
- [8] 朱泽邦. 盐度冲击下厌氧氨氧化菌的群体感应及微生物群落结构研究[D]. 青岛: 青岛大学, 2020.
- [9] 何航,赵健,孙宁,等.好氧颗粒膜生物污水处理技术研究进展[J]. *环境工程技术学报*, 2021, 11(1): 163-172.
HE H, ZHAO J, SUN N, et al. Research progress of aerobic granular membrane biological wastewater treatment technology[J]. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2021, 11(1): 163-172.
- [10] TRIPATHI S, CHANDRA R, PURCHASE D, et al. Quorum sensing: a promising tool for degradation of industrial waste containing persistent organic pollutants[J]. *Environmental Pollution*, 2022, 292: 118342.
- [11] 生弘杰,王芳,冯发运,等.基于群体感应的生物膜技术在土壤污染修复中的应用与展望[J/OL]. *土壤学报*. [2023-02-20]. doi: 10.11766/trxb202208210463.
SHENG H J, WANG F, FENG F Y, et al. Application and prospect of biofilm techniques based on quorum sensing in soil pollution remediation[J]. *Acta Pedologica Sinica*. [2023-02-20]. doi: 10.11766/trxb202208210463.
- [12] 王亚军,司运美,李彦娟.群体感应在生物强化功能菌定殖及降解能力增强中的作用研究进展[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(10): 2871-2880.
WANG Y J, SI Y M, LI Y J. Research progress on the role of quorum sensing in the colonization and degradation ability enhancement of bioaugmentation functional bacteria[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(10): 2871-2880.
- [13] 陈新语. 基于群体感应的水处理膜改性及其抗生物污染性能研究[D]. 镇江: 江苏大学, 2022.
- [14] PAPPENFORTH K, BASSLER B L. Quorum sensing signal-response systems in Gram-negative bacteria[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(9): 576-588.
- [15] SCHUSTER M, SEXTON D J, DIGGLE S P, et al. Acyl-homoserine lactone quorum sensing: from evolution to application[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2013, 67: 43-63.
- [16] YAN S M, WU G. Reorganization of gene network for degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 under several conditions[J]. *Journal of Applied Genetics*, 2017, 58(4): 545-563.
- [17] MÜLLER M M, HÖRMANN B, KUGEL M, et al. Evaluation of rhamnolipid production capacity of *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 in comparison to the rhamnolipid over-producer strains DSM 7108 and DSM 2874[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 89(3): 585-592.
- [18] WILLIAMS P, CÁMARA M. Quorum sensing and environmental adaptation in *Pseudomonas aeruginosa*: a tale of regulatory networks and multifunctional signal molecules[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2009, 12(2): 182-191.
- [19] QI J, WANG B B, LI J, et al. Genetic determinants involved in the biodegradation of naphthalene and phenanthrene in *Pseudomonas aeruginosa* PAO1[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(9): 6743-6755.
- [20] VARJANI S J, UPASANI V N. Biodegradation of petroleum hydrocarbons by oleophilic strain of *Pseudomonas aeruginosa* NCIM 5514[J]. *Bioresource Technology*, 2016, 222: 195-201.
- [21] MUKHERJEE A K, BORDOLOI N K. Biodegradation of benzene, toluene, and xylene (BTX) in liquid culture and in soil by *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas aeruginosa* strains and a formulated bacterial consortium[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2012, 19(8): 3380-3388.
- [22] 冒宇宇,李勇,吴丛杨慧,等.石油烃降解菌的筛选及其降解特性研究[J]. *环境工程技术学报*, 2022, 12(3): 886-892.
MAO X Y, LI Y, WU C Y H, et al. Research on the screening of petroleum hydrocarbon degrading bacteria and their degradation characteristics[J]. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2022, 12(3): 886-892.
- [23] HUANG Y L, ZENG Y H, YU Z L, et al. *In silico* and experimental methods revealed highly diverse bacteria with quorum sensing and aromatics biodegradation systems: a potential broad application on bioremediation[J]. *Bioresource*

- Technology, 2013, 148: 311-316.
- [24] CHICCA I, BECARELLI S, DARTIAHL C, et al. Degradation of BTEX mixture by a new *Pseudomonas putida* strain: role of the quorum sensing in the modulation of the upper BTEX oxidative pathway[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(29): 36203-36214.
- [25] YONG Y C, ZHONG J J. N-Acylated homoserine lactone production and involvement in the biodegradation of aromatics by an environmental isolate of *Pseudomonas aeruginosa*[J]. *Process Biochemistry*, 2010, 45(12): 1944-1948.
- [26] YONG Y C, ZHONG J J. Regulation of aromatics biodegradation by *rhl* quorum sensing system through induction of catechol meta-cleavage pathway[J]. *Bioresource Technology*, 2013, 136: 761-765.
- [27] GAO C, ZENG Y H, LI C Y, et al. Bisphenol A biodegradation by *Sphingomonas* sp. YK5 is regulated by acyl-homoserine lactone signaling molecules[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 802: 149898.
- [28] MANGWANI N, KUMARI S, DAS S. Involvement of quorum sensing genes in biofilm development and degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by a marine bacterium *Pseudomonas aeruginosa* N6P6[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, 99(23): 10283-10297.
- [29] HUANG Y L, ZENG Y H, FENG H, et al. *Croceicoccus naphthovorans* sp. nov., a polycyclic aromatic hydrocarbons-degrading and acylhomoserine-lactone-producing bacterium isolated from marine biofilm, and emended description of the genus *Croceicoccus*[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2015, 65(5): 1531-1536.
- [30] YU Z L, HU Z Y, XU Q M, et al. The LuxI/LuxR-type quorum sensing system regulates degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons via two mechanisms[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(15): 5548.
- [31] CHEN A N, HUANG Y L. Acyl homoserine lactone based quorum sensing affects phenanthrene removal by *Novosphingobium pentaromativorans* US6-1 through altering cell surface properties[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2020, 147: 104841.
- [32] KANG Y S, PARK W. Contribution of quorum-sensing system to hexadecane degradation and biofilm formation in *Acinetobacter* sp. strain DR1[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2010, 109(5): 1650-1659.
- [33] MISHRA S, HUANG Y H, LI J Y, et al. Biofilm-mediated bioremediation is a powerful tool for the removal of environmental pollutants[J]. *Chemosphere*, 2022, 294: 133609.
- [34] MANGWANI N, SHUKLA S K, KUMARI S, et al. Effect of biofilm parameters and extracellular polymeric substance composition on polycyclic aromatic hydrocarbon degradation[J]. *RSC Advances*, 2016, 6(62): 57540-57551.
- [35] ZHANG Y P, WANG F, ZHU X S, et al. Extracellular polymeric substances govern the development of biofilm and mass transfer of polycyclic aromatic hydrocarbons for improved biodegradation[J]. *Bioresource Technology*, 2015, 193: 274-280.
- [36] YESANKAR P J, PAL M, PATIL A, et al. Microbial exopolymeric substances and biosurfactants as 'bioavailability enhancers' for polycyclic aromatic hydrocarbons biodegradation[J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2023, 20(5): 5823-5844.
- [37] YADAV S, TRIPATHI S, PURCHASE D, et al. Development of a biofilm-forming bacterial consortium and quorum sensing molecules for the degradation of lignin-containing organic pollutants[J]. *Environmental Research*, 2023, 226: 115618.
- [38] MENG Q, XU Q M, XU Y M, et al. A FadR-type regulator activates the biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by mediating quorum sensing in *Croceicoccus naphthovorans* strain PQ-2[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2023, 89(5): e0043323.
- [39] FERNÁNDEZ-LUQUEÑO F, VALENZUELA-ENCINAS C, MARSCH R, et al. Microbial communities to mitigate contamination of PAHs in soil: possibilities and challenges: a review[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2011, 18(1): 12-30.
- [40] HUANG H, FAN X, PENG P C, et al. Two birds with one stone: simultaneous improvement of biofilm formation and nitrogen transformation in MBBR treating high ammonia nitrogen wastewater via exogenous N-acyl homoserine lactones[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2020, 386: 124001.
- [41] GAO J, DUAN Y, LIU Y, et al. Long- and short-chain AHLs affect AOA and AOB microbial community composition and ammonia oxidation rate in activated sludge[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2019, 78: 53-62.
- [42] YU Y C, HAN P, ZHOU L J, et al. Ammonia monooxygenase-mediated cometabolic biotransformation and hydroxylamine-mediated abiotic transformation of micropollutants in an AOB/NOB coculture[J]. *Environmental Science & Technology*, 2018, 52(16): 9196-9205.
- [43] SAYAVEDRA-SOTO L A, GVAKHARIA B, BOTTOMLEY P J, et al. Nitrification and degradation of halogenated hydrocarbons: a tenuous balance for ammonia-oxidizing bacteria[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2010, 86(2): 435-444.
- [44] VALLE A, BAILEY M J, WHITELEY A S, et al. N-acyl-l-homoserine lactones (AHLs) affect microbial community composition and function in activated sludge[J]. *Environmental Microbiology*, 2004, 6(4): 424-433.
- [45] AL-KHARUSI S, ABED R M M, DOBRETISOV S. Changes in respiration activities and bacterial communities in a bioaugmented oil-polluted soil in response to the addition of acyl homoserine lactones[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2016, 107: 165-173.
- [46] SUN Z Q, XI J Y, YEUNG M, et al. Two quorum sensing enhancement methods optimized the biofilm of biofilters treating gaseous chlorobenzene[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 807: 150589.
- [47] SUN Z Q, YANG B R, YEUNG M, et al. Quorum sensing improved the low-temperature performance of biofilters treating gaseous toluene[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2022, 437: 129277.
- [48] WU X Y, ZHANG L N, LV Z P, et al. N-acyl-homoserine lactones in extracellular polymeric substances from sludge for enhanced chloramphenicol-degrading anode biofilm formation in microbial fuel cells[J]. *Environmental Research*, 2022, 207: 112649.
- [49] MANGWANI N, KUMARI S, DAS S. Effect of synthetic N-acylhomoserine lactones on cell-cell interactions in marine *Pseudomonas* and biofilm mediated degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2016, 302: 172-186.
- [50] MA H J, WANG X Z, ZHANG Y, et al. The diversity, distribution and function of N-acyl-homoserine lactone (AHL) in industrial anaerobic granular sludge[J]. *Bioresource Technology*,

- 2018, 247: 116-124.
- [51] PANCHAVININ S, TOBINO T, HARA-YAMAMURA H, et al. Candidates of quorum sensing bacteria in activated sludge associated with N-acyl homoserine lactones[J]. *Chemosphere*, 2019, 236: 124292.
- [52] SHENG H J, HARIR M, BOUGHNER L A, et al. N-acyl-homoserine lactone dynamics during biofilm formation of a 1,2,4-trichlorobenzene mineralizing community on clay[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 605/606: 1031-1038.
- [53] FU H M, WANG J F, LIU Q J, et al. The role of immobilized quorum sensing strain in promoting biofilm formation of Moving Bed Biofilm Reactor during long-term stable operation[J]. *Environmental Research*, 2022, 215: 114159.
- [54] YOSHIDA S, OGAWA N, FUJII T, et al. Enhanced biofilm formation and 3-chlorobenzoate degrading activity by the bacterial consortium of *Burkholderia* sp. NK8 and *Pseudomonas aeruginosa* PAO1[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2009, 106(3): 790-800.
- [55] PETROVICH M, WU C Y, ROSENTHAL A, et al. *Nitrosomonas europaea* biofilm formation is enhanced by *Pseudomonas aeruginosa*[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017. doi: 10.1093/femsec/fix047.
- [56] MELLBYE B L, SPIECK E, BOTTOMLEY P J, et al. Acyl-homoserine lactone production in nitrifying bacteria of the Genera *Nitrosospora*, *Nitrobacter*, and *Nitrospira* identified via a survey of putative quorum-sensing genes[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, 83(22): e01540.
- [57] SHENG H J, YIN Y, XIANG L L, et al. Sorption of N-acyl homoserine lactones on maize straw derived biochars: characterization, kinetics and isotherm analysis[J]. *Chemosphere*, 2022, 299: 134446.
- [58] YAN H C, LIU C C, YU W T, et al. The aggregate distribution of *Pseudomonas aeruginosa* on biochar facilitates quorum sensing and biofilm formation[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 856: 159034.
- [59] GRANDCLÉMENT C, TANNIÈRES M, MORÉRA S, et al. Quorum quenching: role in nature and applied developments[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2016, 40(1): 86-116.
- [60] ENGLMANN M, FEKETE A, KUTTLER C, et al. The hydrolysis of unsubstituted N-acylhomoserine lactones to their homoserine metabolites[J]. *Journal of Chromatography A*, 2007, 1160(1/2): 184-193.
- [61] YATES E A, PHILIPP B, BUCKLEY C, et al. N-acylhomoserine lactones undergo lactonolysis in a pH-, temperature-, and acyl chain length-dependent manner during growth of *Yersinia pseudotuberculosis* and *Pseudomonas aeruginosa*[J]. *Infection and Immunity*, 2002, 70(10): 5635-5646.
- [62] WANG M Z, ZHENG X, ZHANG K, et al. A new method for rapid construction of a *Pseudomonas* sp. HF-1 bioaugmented system: accelerating acylated homoserine lactones secretion by pH regulation[J]. *Bioresource Technology*, 2014, 169: 229-235.
- [63] TAIT K, HUTCHISON Z, THOMPSON F L, et al. Quorum sensing signal production and inhibition by coral-associated vibrios[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2010, 2(1): 145-150.
- [64] FETZNER S. Quorum quenching enzymes[J]. *Journal of Biotechnology*, 2015, 201: 2-14.
- [65] HUANG J J, HAN J I, ZHANG L H, et al. Utilization of acyl-homoserine lactone quorum signals for growth by a soil pseudomonad and *Pseudomonas aeruginosa* PAO1[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(10): 5941-5949.
- [66] UROZ S, OGER P M, CHAPPELLE E, et al. A *Rhodococcus qsdA*-encoded enzyme defines a novel class of large-spectrum quorum-quenching lactonases[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(5): 1357-1366.
- [67] CHOWDHARY P K, KESHAVAN N, NGUYEN H Q, et al. *Bacillus megaterium* CYP102A1 oxidation of acyl homoserine lactones and acyl homoserines[J]. *Biochemistry*, 2007, 46(50): 14429-14437.
- [68] UROZ S, HEINONSALO J. Degradation of N-acyl homoserine lactone quorum sensing signal molecules by forest root-associated fungi[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 65(2): 271-278.
- [69] del V. LEGUINA A C, NIETO C, PAJOT H F, et al. Inactivation of bacterial quorum sensing signals N-acyl homoserine lactones is widespread in yeasts[J]. *Fungal Biology*, 2018, 122(1): 52-62.
- [70] 倪凌峰, 王亚宜. 基于群体感应猝灭理论的MBR膜污染控制技术的研究进展[J]. 哈尔滨工业大学学报, 2019, 51(8): 191-200.
- [70] NI L F, WANG Y Y. Advances in MBR biofouling control based on quorum sensing and quenching[J]. *Journal of Harbin Institute of Technology*, 2019, 51(8): 191-200.
- [71] OH H S, LEE C H. Origin and evolution of quorum quenching technology for biofouling control in MBRs for wastewater treatment[J]. *Journal of Membrane Science*, 2018, 554: 331-345.
- [72] 赵畅, 王文昭, 徐期勇. 群体感应淬灭菌的分离及其膜污染控制性能[J]. 环境科学, 2016, 37(12): 4720-4726.
- [72] ZHAO C, WANG W Z, XU Q Y. Isolation of quorum quenching bacteria and their function for controlling membrane biofouling[J]. *Environmental Science*, 2016, 37(12): 4720-4726.
- [73] 程阳着, 黄丹, 王玉璠, 等. 环境介质对微生物群体感应信号分子的影响[J]. 中国环境科学, 2023, 43(4): 2007-2016.
- [73] CHENG Y J, HUANG D, WANG Y F, et al. Influences of environmental substrates on microbial quorum-sensing signals[J]. *China Environmental Science*, 2023, 43(4): 2007-2016.
- [74] VEGA L M, MATHIEU J, YANG Y, et al. Nickel and cadmium ions inhibit quorum sensing and biofilm formation without affecting viability in *Burkholderia multivorans*[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2014, 91: 82-87.
- [75] GÓMEZ-GÓMEZ B, ARREGUI L, SERRANO S, et al. Unravelling mechanisms of bacterial quorum sensing disruption by metal-based nanoparticles[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 696: 133869.
- [76] LIU P L, CHEN X, CHEN W L. Adsorption of N-acyl-homoserine lactone onto colloidal minerals presents potential challenges for quorum sensing in the soil environment[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2015, 32(7): 602-608.
- [77] NAIK S P, SCHOLIN J, CHING S, et al. Quorum sensing disruption in *Vibrio harveyi* bacteria by clay materials[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2018, 66(1): 40-44.
- [78] FITZGERALD N J M, SIMCIK M F, NOVAK P J. Perfluoroalkyl substances increase the membrane permeability and quorum sensing response in *Aliivibrio fischeri*[J]. *Environmental Science & Technology Letters*, 2018, 5(1): 26-31.
- [79] TIAN X Y, DING H, KE W X, et al. Quorum sensing in fungal species[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2021, 75: 449-469.
- [80] PAGGI R A, MARTONE C B, FUQUA C, et al. Detection of quorum sensing signals in the haloalkaliphilic archaeon *Natronococcus occultus*[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2003, 221(1): 49-52. ◇