

引用格式: 张哲, 郑华宝, 王敏. 废水处理中微藻-细菌共生系统的群体感应[J]. 浙江农林大学学报, 2026, 43(X): 1-12.
ZHANG Zhe, ZHENG Huabao, WANG Min. Quorum sensing of microalgal-bacterial symbiosis systems in wastewater treatment[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2026, 43(X): 1-12.

废水处理中微藻-细菌共生系统的群体感应

张 哲, 郑华宝, 王 敏

(浙江农林大学 环境与资源学院/碳中和学院, 浙江 杭州 311300)

摘要: 微藻-细菌共生系统 (microalgal-bacterial symbiosis, MABS) 通过菌藻间的互利共生去除废水中的有机物、氮和磷等污染物, 兼具高效净化、低能耗与环境友好等优势, 受到广泛关注。群体感应 (quorum sensing, QS) 作为微生物间重要的化学通信机制, 通过信号分子调控基因表达与群体行为, 深刻影响着微藻-细菌共生系统的形成、结构稳定性、代谢功能及环境适应能力。本文系统综述了微藻与细菌之间的相互作用机制, 包括物质交换与信号交流; 梳理了现有微藻-细菌共生系统及其在污水处理中的应用。在此基础上, 进一步阐明群体感应如何调控生物膜的发育与结构完整性, 并在污染物降解过程中协调双方的代谢合作, 从而增强系统整体性能与弹性。最后, 展望了通过干预群体感应信号通路来定向优化微藻-细菌共生系统功能的前景, 强调了群体感应调控对于发展高效、稳定、智能的新型污水处理技术具有重要意义, 有望推动该技术向更节能、可控与资源化的方向发展。表 2 参 92

关键词: 微藻-细菌共生系统; 微生物群落; 群体感应; 信号分子; 综述

中图分类号: X703.1 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2026)00-0001-12

Quorum sensing of microalgal-bacterial symbiosis systems in wastewater treatment

ZHANG Zhe, ZHENG Huabao, WANG Min

(College of Environment and Resources/Carbon Neutral College, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: The microalgal-bacterial symbiosis (MABS) system has attracted broad attention for its ability to remove organic matter, nitrogen, phosphorus, and other pollutants from wastewater through mutualistic interactions between algae and bacteria. It boasts such advantages as high purification efficiency, low energy consumption, and environmental friendliness. Quorum sensing (QS), a crucial chemical communication mechanism among microorganisms, regulates gene expression and collective behaviors via signaling molecules, profoundly influencing the formation, structural stability, metabolic function, and environmental adaptability of MABS. This article systematically reviews the interaction mechanisms between microalgae and bacteria, including material exchange and signal communication. It also summarizes the existing MABS systems and their applications in wastewater treatment. Based on this, it is further clarified how QS regulates the development and structural integrity of biofilms, and how it coordinates the metabolic cooperation between both parties during pollutant degradation, thereby enhancing overall performance and resilience of the system. Finally, the prospects for targeted optimization of MABS system functions by intervening in QS signaling pathways are discussed. The important role of QS regulation in developing efficient, stable, and intelligent

收稿日期: 2025-12-02; 修回日期: 2026-03-30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (32200084)

作者简介: 张哲 (ORCID: 0009-0006-1749-5160), 从事水污染治理研究。E-mail: 1044845150@qq.com。通信作者: 王敏 (ORCID: 0009-0005-8046-6541), 讲师, 博士, 从事固体废弃物资源化、污水资源化和环境微生物等研究。E-mail: wmin@zafu.edu.cn

novel wastewater treatment technologies is emphasized, which is expected to drive the field toward a more energy-efficient, controllable, and resourceful direction. [Ch, 2 tab. 92 ref.]

Key words: microalgal-bacterial symbiosis; microbial community; quorum sensing; signaling molecules; review

光驱动微藻-细菌共生系统 (microalgal-bacterial symbiosis, MABS) 作为一种可持续技术, 在城市污水处理领域受到越来越多的关注。相比于在污水处理领域中应用最广泛的常规活性污泥法 (activated sludge, CAS), 微藻-细菌共生系统运行不仅能够减少能源和化学品的消耗, 还会释放更少的温室气体^[1-2]。在微藻-细菌共生系统中, 微藻释放的溶解氧被好氧细菌利用, 产生二氧化碳 (CO₂); 二氧化碳又可以作为微藻生长的碳源, 从而在光自养和异养微生物群落之间建立自我维持的协同关系^[3-4]。得益于这种协同作用, 微藻-细菌共生系统无需额外曝气即可运行, 相比常规活性污泥法, 能降低约 40%~60% 的总能耗^[5]。

在微藻-细菌共生系统中, 微生物通过群体感应 (quorum sensing, QS) 参与复杂的相互作用。研究表明: 群体感应可促进三磷酸腺苷 (adenosine triphosphate, ATP) 的合成, 并刺激胞外多聚物 (extracellular polymeric substances, EPS) 的分泌, 从而推动微藻-细菌生物膜 (microalgal-bacterial biofilm, MABB) 的形成^[6]。其中, N-酰基-L-高丝氨酸内酯 (N-acyl-L homoserine lactone, AHL) 介导的群体感应机制已被广泛研究, 并被认为是显著影响微生物群落结构和脱氮过程的关键信号分子^[7]。此外, 第二信使如磷酸酯 (phosphate ester, PA)、环二鸟苷酸 (cyclic guanosine monophosphate, c-di-GMP) 和环二聚磷酸二酯 (cyclic diphosphate diester, c-di-AMP) 也在上述过程中发挥重要作用。其中, 环二鸟苷酸能够调节细菌运动、生物膜形成和胞外多聚物的合成^[8-9]。

尽管已有研究证实群体感应在微藻-细菌共生系统中存在并发挥作用, 但多数工作仍局限于现象观察, 对于其中具体的分子作用通路, 目前仍缺乏系统性梳理与深入解析。近年来, 虽有综述分别关注微藻-细菌共生系统或群体感应, 但很少有研究系统揭示群体感应对微藻-细菌共生系统的调控机制。本文围绕群体感应在微藻-细菌共生系统中的核心调控作用, 系统阐述其对菌藻生物膜形成、结构稳定性、代谢功能及环境适应性的影响机制, 并进一步提出基于群体感应调控的微藻-细菌共生系统优化策略与未来研究方向, 以促进该技术在废水处理中的高效应用与推广。

1 微藻-细菌共生系统构型

1.1 悬浮式微藻-细菌共生系统

悬浮式微藻-细菌共生系统是目前微藻-细菌反应器中应用最为广泛的一种形式^[10]。在该系统中, 藻类与细菌在液体介质或废水中以悬浮状态生长, 通过混合、曝气或循环等手段维持其均匀分散和充分接触, 进而实现高效的物质交换。主要实施形式包括稳定塘 (stable pond, SP) 和高藻塘 (high-rate algae pond, HARP)。稳定塘与高藻塘均通过强化天然水体的自净过程来实现污染物的高效去除。这些系统结构简单, 多采用开放式或封闭式容器, 如开放式储罐、滚道反应器或封闭式光生物反应器, 且无需使用复杂的生物膜载体材料^[11]。目前, 此类系统已在部分欧洲国家得到实际应用^[12]。

然而, 稳定塘与高藻塘在实际运行中仍面临多重挑战: ①抗干扰能力弱与系统稳定性差。开放体系易受杂藻、浮游动物等生物入侵, 引发营养竞争及捕食压力, 从而破坏系统的生态平衡^[13]; 高营养条件还易诱发藻类过度增殖与水体富营养化^[14]。封闭式光生物反应器虽可缓解上述问题, 但成本高昂且依赖精准监控, 制约其工程应用^[15]。②溶氧供需失衡。氧气供给完全依赖微藻光合作用, 而微藻因个体大于细菌, 分裂速率低, 产氧能力受限; 同时, 异养细菌快速增殖加剧遮光效应, 降低光能利用率与污染物去除性能^[16]。③污泥沉降性差。微藻表面带负电荷、胞外多聚物分泌少, 导致絮体松散、沉降缓慢 (0.020~0.051 m·h⁻¹), 造成生物量流失与出水二次污染^[17]。

1.2 微藻-细菌颗粒污泥

将微藻引入传统的常规活性污泥法系统所形成的微藻-细菌颗粒污泥系统 (microalgal-bacterial granular sludge, MBGS), 不仅延续了悬浮生长特性, 而且融合了生物膜结构的功能优势, 构建出一种新型的复合处理系统。该集成技术结合了常规活性污泥法和微藻-细菌共生系统的双重优点: ①同步硝化

反硝化。颗粒内部形成从外部好氧区到内部缺氧/厌氧区的溶解氧梯度,使得硝化与反硝化过程可在同一颗粒内同时进行,从而省去了传统工艺中单独的缺氧池单元,并显著提升脱氮效率^[18]。②降低能耗。微藻光合作用产生的氧气可以直接替代部分高能耗的外部通风^[19]。③生物量生产。收获的菌藻颗粒富含脂质、蛋白质和碳水化合物,能够有效回收资源^[20]。然而,微藻-细菌共生系统的操作高度依赖于光照条件。由于昼夜周期和季节变化,自然光表现出显著波动,从而直接影响系统运行稳定性^[21]。虽然可以采用人工照明来确保一致的照明供应,但这种方法会大大增加运营成本,成为实际工程应用的主要限制因素。

1.3 附着式微藻-细菌共生系统

附着式微藻-细菌共生系统,亦称微藻-细菌生物膜系统,通过将微藻与细菌共同固定在载体表面形成结构化生物膜,在处理新兴污染物方面展现出显著优势:①抗逆性与降解能力增强。生物膜分泌的胞外多聚物既可作为屏障提高对抗生素与重金属的耐受性,又能通过生物吸附重金属,分泌胞外酶降解抗生素,实现协同去除^[22-23]。②生物质采收简便。微生物固着生长便于物理分离,在降低收获成本的同时提高生物量,兼具经济与技术优势^[24]。③运行稳定性高。致密生物膜结构提升光能利用率,胞外多聚物增强系统对环境扰动的适应能力,保障长期稳定运行。

目前,微藻-细菌生物膜系统主要分为 2 类:交替暴露型与膜曝气型。交替暴露系统使生物膜在液相与气相间周期性交替,如旋转藻类生物膜反应器 (rotating algal biofilm reactor, RABR) 利用筒体旋转使微生物交替接触废水与空气,实现高效脱氮与生物质回收^[25];基于类似原理的传送带式系统采用垂直旋转结构,其生物膜生物量可达传统悬浮系统的 5~10 倍^[26]。膜曝气系统则通过微孔膜提供微泡氧,能够避免传统曝气的吹脱损失,实现近 100% 的氧传质效率,基于该技术开发的膜曝气生物膜藻类反应器 (membrane aerated biofilm algal reactor, MABAR) 在处理效能与运行稳定性方面优势显著^[27-28]。

然而,微藻-细菌生物膜系统在运行过程中仍面临一定的限制。一方面,连续的生物膜生长会导致生物膜内厌氧区的形成,可能导致生物膜整体脱落。另一方面,低至 0.001 Pa 的水力剪切等外部干扰可优先破坏生物膜表面的微藻细胞^[29]。总体而言,微藻-细菌生物膜系统的长期稳定运行在很大程度上取决于微藻的生长状况,在实际工程条件下维持微藻的生存能力仍然是一个相当大的挑战。

2 微藻-细菌共生系统的形成过程与相互作用机制

2.1 微藻-细菌生物膜的形成过程

微藻-细菌生物膜的形成主要分为吸附、增殖和成熟 3 个阶段。①吸附阶段。在微藻-细菌生物膜形成初期的吸附阶段,悬浮微生物在水动力与微藻趋光性驱动下向载体迁移。抵达界面后,菌藻通过分泌胞外多糖等物质,逐步完成从可逆到不可逆的附着过程。可逆附着阶段通过鞭毛运动、菌毛延伸等机制实现初步粘附。该阶段结合能低,微生物易受水力冲刷而脱落^[30];随着胞外多聚物在界面形成交联结构,系统进入不可逆附着阶段,其高稳定性能够有效抵抗水力与化学扰动,从而实现微生物在载体表面的长期定殖^[31-32]。②增殖阶段。在生物膜增殖阶段,附着于载体的细菌表现出较高的代谢活性,其生物量呈指数增长。随着菌落的不断扩展,胞外多聚物的分泌量也相应增加,直到达到稳定生物膜结构形成所需的浓度^[33]。此后,微藻利用胞外多聚物基质中富集的营养物质在载体表面快速进行光合生长,标志着系统进入光自养增殖阶段。在这个过程中,群体感应作为一种关键的微生物通信机制发挥作用,通过调节生物膜厚度、协调胞外多聚物合成和增强菌落抗性等方式,积极调控生物膜的发育^[34]。以革兰氏阴性菌 (G-) 为例,其通常采用 LuxR/I 型信息系统进行调控: LuxI 蛋白负责催化 N-酰基-L-高丝氨酸内酯的合成;当该类分子在胞内积累至一定浓度后,可与 DNA 结合蛋白 LuxR 结合,进而启动下游靶基因的转录,从而实现对生物膜形成相关过程的程序化调控^[35]。③成熟阶段:当附着在载体表面的微藻和细菌生长趋于动态平衡时,通过胞外多聚物的内聚作用逐步建立稳定的三维空间结构。进入成熟阶段后,生物膜已达到足够的厚度和机械强度,使其不仅能够牢固地附着于载体表面,而且能够有效地抵御水力剪切及其他环境干扰。

2.2 微藻和细菌的相互作用

成熟的微藻-细菌共生系统具有高度多样化的微生物群落结构,其中细菌以 α -变形菌纲

Alphaproteobacteria、 β -变形菌纲 Betaproteobacteria 和 γ -变形菌纲 Gammaproteobacteria 以及鞘氨醇杆菌属 *Sphingobacterium* 等为主要类群^[36]，而光合组分则以绿藻门 Chlorophyta 中的丝状或单细胞球状藻类为主^[37]。该系统的微生物组成处于动态变化之中，受营养条件、空间结构以及种间相互作用等多种因素共同调控，从而形成了包含互利、协作、对抗与竞争等多种生态关系的复杂网络(表1)。

表1 环境中微藻与细菌的相互作用

Table 1 Interaction between microalgae and bacteria in the environment						
交互类型	交互过程	细菌的作用	微藻的作用	典型例子	应用场景	参考文献
互利	代谢互补、物质交换	提供碳源、分泌维生素促进微藻生长	提供多糖、产生氧气促进细菌生长	小球藻属 <i>Chlorella</i> 、固氮菌 <i>Azotobacter</i>	生物燃料、废水处理	[38-39]
竞争	竞争资源(营养物、光照、空间等)	消耗营养物如氮和磷，并分泌化合物抑制藻类生长	与细菌竞争无机碳源	微囊藻 <i>Microcystis</i> 、假单胞菌 <i>Pseudomonas</i>	藻华控制	[40]
拮抗	细菌抑制微藻生长，反之亦然	释放溶藻化合物[如抗生素、过氧化氢(H ₂ O ₂)]	抗菌代谢产物的分泌(如脂肪酸和酚类)	蓝藻 <i>Cyanobacteria</i> 、红球菌 <i>Rhodococcus</i>	藻华控制	[41]
共生	形成稳定的共生关系结构	提供固氮能力或抗应激能力基因	提供有机碳和遮蔽物	蓝藻、放线菌 <i>Actinobacteria</i>	极端条件、环境生物技术	[42]
生物膜协同	共生形成生物膜结构	分泌胞外多糖促进微藻附着	增强抗逆性、维持氧平衡	小球藻、葡萄球菌 <i>Staphylococcus</i>	生物膜反应器	[43]

在互利共生层面，微藻通过释放氧气支持细菌对有机物的好氧矿化；细菌则提供二氧化碳及矿化产生的氨氮、硝酸盐等作为微藻生长的碳源和氮源^[44-45]。此外，小球藻等微藻分泌的有机碳可促进氨氧化细菌(ammonia oxidizing bacteria, AOB)生长，从而显著提高系统的氮转化速率^[46]。除碳氮交换外，近半数的微藻依赖于细菌供给的维生素 B₁₂，两者之间的维生素 B₁₂ 与硫代谢交互显著促进了微藻的生长^[47-48]。另一方面，系统中也普遍存在拮抗作用，通过营养竞争、分泌毒素或杀藻代谢物等途径抑制微藻生长。例如在厌氧生物膜反应器中，氨氧化细菌与微藻竞争氨氮导致亚硝酸盐积累^[49]；某些菌藻产生的小球藻毒素、木兰内酯等可抑制其他微生物活性^[50-51]；而溶藻细菌分泌的喹诺酮类、生物碱类等化合物则会诱导微藻细胞发生自溶^[52]。

除了代谢物交换外，藻类与细菌分泌的信号分子在跨界相互作用中起着重要作用。微生物群体通过感知和响应这些信号分子，参与到群体感应过程之中，从而有效调控种间关系^[53]。信号分子的作用通常具有典型的密度依赖性：随着细胞密度上升，其在环境中的积累浓度达到一定阈值后，即可触发特定的基因表达与集体行为。这种基于信号的调控机制，对于维持种群结构稳定和优化群落功能具有重要意义。

3 群体感应在污水处理系统中的作用

3.1 群体感应与信号分子

自然环境中微生物种类繁多，并形成了复杂的相互作用网络。群体感应作为关键调节因子，通过感知信号分子来启动特定的级联反应与基因表达程序，从而协调微生物的群体行为^[54]。其中，群体感应信号分子会随微生物密度升高而在环境中累积，一旦其浓度达到特定阈值，便会与细胞内的受体结合，进而调控相关基因的表达，启动诸如生物膜形成、胞外酶分泌、抗菌物质合成以及毒力因子表达等一系列群体性生理活动^[55]。细菌信号分子主要包括 N-酰基-L-高丝氨酸内酯、假单胞菌喹诺酮信号(pseudomonas quinolone signal, PQs)、自身诱导肽(autoinducer peptide, AIP)、自身诱导物-2(Autoinducer-2, AI-2)、自身诱导物-3(autoinducer-3, AI-3)。它们具有不同的特性^[56]。

目前，已知的细菌信号分子群体感应系统主要分为以下4种类型：①LuxR/I型信息系统。革兰氏阴性菌(G-)通常受到LuxR/I型信息系统的调控，并利用N-酰基-L-高丝氨酸内酯及其衍生物作为自身诱导物^[57]。N-酰基-L-高丝氨酸内酯是已被广泛研究的群体感应信号分子，目前已鉴定出约42种不同类型(表2)。常见的包括N-丁酰基高丝氨酸内酯(C4-HSL, BHL)、N-己酰基高丝氨酸内酯(C6-HSL, HHL)以及N-辛酰基高丝氨酸内酯(C8-HSL, OHL)等。②寡肽信息系统。寡肽分子自身诱导肽主要作

用于革兰氏阳性菌 (G⁺)，它可以分泌不同于其他细菌的信号分子进行特定识别^[58]。③LuxS/AI-2 型信息系统。该信息系统是一个跨物种群体感应系统，既作用于革兰氏阴性细菌，也作用于革兰氏阳性细菌。④AI-3 肾上腺素-去甲肾上腺素信息系统。当前研究相对匮乏，可能涉及病原菌毒力因子的诱导机制以及细菌的生理特性。

表 2 N-酰基-L-高丝氨酸内酯在不同微藻-细菌共生系统中的作用

N-酰基-L-高丝氨酸内酯种类	微藻	细菌	AHL作用	废水种类	参考文献
C6-HSL、C8-HSL	菱形藻 <i>Nitzschia</i>	塑料积累菌属 <i>Plasticumulans</i>	调整胞外多聚物和载体间的平衡，防止生物膜过度增长	市政废水	[59]
C6-HSL、C8-HSL、3-oxo-C6-HSL、3-oxo-C8-HSL、3-oxo-C10-HSL	海南斑点藻 <i>Dotyophycus hainanensis</i> 、 利玛原甲藻 <i>Prorocentrum lima</i>	γ -变形杆菌	促进生物膜形成	特殊废水 (微塑料)	[60]
C6-HSL、C12-HSL、3-oxo-C12-HSL	小球藻	硝化细菌、反硝化细菌	促进细菌和微藻的絮凝	市政废水	[61-62]
3OC8-HSL、3OC12-HSL	小球藻(FACHB-8)	农杆菌 <i>Agrobacterium</i> sp.	刺激细菌或微藻产生蛋白质-铜复合物	特殊废水 (重金属)	[63]

3.2 群体感应在微藻-细菌共生系统中的作用

微藻-细菌生物膜的形成主要依赖于胞外多聚物的分泌，而群体感应能够有效调控该过程^[64]。研究表明：分离自海绵 *Porifera* 的鲁杰氏菌 *Ruegeria* sp. KLH11 可分泌多种 N-酰基高丝氨酸内酯，介导细菌与海绵细胞间的相互识别。该信号传导机制能够加速海绵表面生物膜的形成，进而促进微藻-细菌共生系统的建立^[65]。目前，关于群体感应与生物膜形成的研究多聚焦于 N-酰基-L-高丝氨酸内酯信号分子的调控作用。HU 等^[66]证实，N-酰基-L-高丝氨酸内酯浓度与生物膜增殖呈正相关，且与胞外多聚物分泌量之间存在密切关联。当环境中 N-酰基-L-高丝氨酸内酯积累至特定阈值后，可诱导多糖与蛋白质通过相互作用形成稳定的胞外多聚物复合物，进而推动生物膜的形成与功能表达^[67]。LI 等^[67]通过向水产养殖移动床生物膜反应器中投加外源 N-酰基-L-高丝氨酸内酯信号分子 3-oxo-C14-HSL，系统研究了其对反应器启动过程及生物膜生长特性的影响。结果表明：在 $400 \text{ ng} \cdot \text{L}^{-1}$ 的投放质量浓度时，3-oxo-C14-HSL 不仅能有效促进生物膜增厚、缩短其形成周期，还可显著提升胞外多聚物及群体感应信号分子的分泌水平。然而，现有研究多局限于 N-酰基-L-高丝氨酸内酯类信号分子的作用机制，对群体感应系统中其他信号分子在微藻-细菌共生中的调控功能探讨不足，尤其缺乏在不同环境胁迫下信号通路交互作用的比较研究。此外，尽管已有研究证实 N-酰基-L-高丝氨酸内酯可促进生物膜形成，但其在复杂水体环境中的稳定性以及与实际工程应用的衔接仍不够明确。这在一定程度上限制了其外源调控策略的实际可行性。

除促进生物膜形成的信号通路外，微藻与细菌亦能通过分泌特定信号分子实现群体感应抑制 (quorum quenching, QQ)。红藻 *Delisea pulchra* 可合成卤代呋喃酮类化合物，该物质能够竞争性结合细菌的 N-酰基-L-高丝氨酸内酯受体蛋白并诱导其降解，从而有效阻断群体感应信号传导，抑制细菌增殖与生物膜形成^[68]。此外，多种细菌分泌的环二肽类物质能够模拟 N-酰基-L-高丝氨酸内酯的分子功能，跨界调控细菌与微藻的生理行为^[69]。目前，对于群体感应抑制机制的了解多停留在现象描述阶段，缺乏对其在复杂微生物群落中的评估，也未系统探讨其与群体感应的平衡对微藻-细菌共生系统稳定的影响。在废水处理过程中，群体感应可以促进微藻-细菌生物膜的形成，加速藻类微环境的形成，进而实现污染物和新污染物的去除^[70]。

3.3 群体感应调节代谢和污染物降解

在废水处理系统中，群体感应通过调控微生物与污染物降解相关的基因表达，直接影响系统的净化效能^[71]。这种调控作用通常体现为关键酶活性的变化^[72]。部分参与硝化与反硝化过程的关键酶编码基因

受到 N-酰基-L-高丝氨酸内酯信号分子的调控。研究表明：硝酸盐还原基因 *napA* 与 *narG* 的表达可被 C14-HSL 及 3-oxo-C14-HSL 等信号分子调控；而亚硝酸盐还原基因 *nirS* 和 *nirK* 的表达则与 C6-HSL、C12-HSL 及 C14-HSL 等多种 N-酰基-L-高丝氨酸内酯密切相关^[73-74]。此外，在活性污泥体系中添加信号分子 3-oxo-C6-HSL 可显著提升胞外几丁质酶活性，有助于维持气单胞菌 *Aeromonas* 的优势菌群地位^[75]；弗氏柠檬酸杆菌 *Citrobacter freundii* 产生的纤维素酶活性同样也受到 N-酰基-L-高丝氨酸内酯信号分子的显著诱导^[76]。铜绿假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* 则借助其 Rhl 群体感应系统产生的 C6-HSL 与 3-OXO-C12-HSL 信号分子，正向调控 *nahR* 转录激活因子及 *nahH* 基因（编码儿茶酚 2,3-双加氧酶），从而增强对芳香烃类污染物的生物降解能力^[77]。目前，相关认识大多源于纯培养或简化体系的研究，与微藻-细菌共生系统等实际复杂环境存在差异。信号分子在实际水体中的有效浓度、环境稳定性及在群落层面的综合效应仍不明确，这制约了相关机制研究向工艺调控的有效转化。

在微藻-细菌共生系统中，微藻能够识别细菌释放的群体感应信号分子，并据此调控自身基因表达，进而影响污染物代谢过程。窦勇等^[78]研究发现：N-酰基-L-高丝氨酸内酯可上调小球藻光合系统 II 中 *psbA* 和 *rbcl* 等关键基因的表达，从而增强其光能利用效率，加速污染物的光催化降解。值得深入探讨的是，菌藻间的群体感应信号交流是双向的。例如，硫杆菌 *Thiobacillus* 可利用硅藻 Bacillariophyta 分泌的色氨酸合成植物激素吲哚-3-乙酸，进而促进硅藻的细胞分裂^[79]。这种跨界双向信号对话的解析，对于理解微藻-细菌共生系统的自组织机制与功能优化具有重要意义。在菌藻共生体系中，通过精准调控群体感应信号通路或投加外源信号分子，有望实现废水处理效能的定向强化，为高效低耗的生物净化技术开发提供新思路。

3.4 群体感应提高环境适应性和抗逆性

细菌能够通过分泌胞外多聚物构建生物膜，形成一道保护性物理屏障，该过程受到群体感应系统的精密调控。胞外多聚物不仅可帮助生物膜抵抗干燥、高温、极端 pH 等不良环境条件，还能减轻有毒物质的伤害，同时维持整体结构的稳定性^[80]。WU 等^[81]将群体感应机制引入水产养殖废水处理系统，显著增强了微藻-细菌生物膜的稳定性和污染物去除效率。除调控胞外多聚物外，群体感应还参与激活微生物的多重环境适应机制。例如，在希瓦氏菌 *Shewanella baltica* 中，RpoS 介导的群体感应系统在协调热、乙醇和过氧化氢胁迫响应中至关重要，其突变体在胁迫下存活率显著降低^[82]。在氮限制条件下，群体感应信号分子可上调微藻的氮吸收相关基因，促进氮同化并维持光合作用^[79]。玫瑰杆菌 *Roseobacter* 释放的 N-酰基-L-高丝氨酸内酯类信号分子还能诱导硅藻合成超氧化物歧化酶 (SOD) 和过氧化氢酶 (CAT)，从而缓解多环芳烃引起的氧化损伤^[83]。在重金属胁迫环境中，群体感应系统可调控微生物合成重金属螯合物，整合 Cu^{2+} 、 Fe^{3+} 、 Zn^{2+} 、 Cd^{2+} 等金属离子，从而增强生物膜的重金属耐受性并维持系统稳态^[84]。另有研究发现：C6-HSL 可与 Ag^+ 、 Cu^{2+} 发生络合反应，其络合物的毒性低于游离的 Ag^+ ，进一步缓解了重金属的毒害效应^[85]。基于微藻-细菌共生系统低能耗、高效率的特点，未来可通过外源添加群体感应信号分子或选育耐重金属的群体感应功能菌株，构建能够处理含重金属等特种废水的新型共生系统。

4 群体感应调控的实际应用挑战与工程化展望

目前，群体感应在废水处理中的调控研究主要处于实验室机制探索与模拟废水验证阶段，但已显示出明确的工程化应用潜力。在利用群体感应提升微藻-细菌共生系统污水处理效能方面，当前主要有两大方向：一是直接投加群体感应信号分子，例如投加 3OC8-HSL 与 3OC12-HSL 可促进菌藻生长，增强对镉的富集能力，并同步提高化学需氧量 (chemical oxygen demand, COD)、氮、磷的去除率^[63]；二是通过投加特定物质或构建功能菌群，促进系统自身产生并维持高效的群体感应通信。最新研究表明：投加 $80 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 硼可促进细菌分泌 AI-2 信号，显著增强微藻-细菌颗粒污泥系统的稳定性、沉降性及氮磷去除效率^[86]。相较于直接投加信号分子，该策略成本更低，更具实际应用前景。然而，从现实推广条件来看，微藻-细菌共生系统仍面临多方面的制约。一方面，藻类物种多样性高，不同藻种对水质特性的响应差异显著，例如小球藻对氮磷去除效果较好，而栅藻 *Scenedesmus* 在某些工业废水中表现出更优的耐受性^[87]。目前缺乏统一、高效的藻种筛选标准与适配原则，难以在实际应用中快速确定最优藻类组合。

另一方面,实际废水中菌藻共生系统的生物量高,细菌信号网络复杂,单一的群体感应信号分子难以适应所有废水环境^[88]。这使得在实际应用中需要先研究并分析微生物群落结构,再选用合适的群体感应信号分子。

因此,未来研究应着力于功能藻种的系统筛选与优化,并借助群体感应机制分析,推动菌藻共生体系在不同类型工业废水中的应用,通过抑制有害藻类与杂菌生长,提升系统整体处理能力^[89]。同时,未来需着力开展复杂微生物群落中群体感应调控网络的解析及其对污染物降解过程的级联影响研究,以弥合实验室条件与实际处理环境之间的认知鸿沟^[90]。此外,可开发数学模型用于预测不同水质与操作条件下微生物生理行为与群体感应强化策略之间的关联,为优化调控提供理论依据。例如,已建立的整体微藻-细菌模型(BIO_ALGAE)用于预测微藻塘中有机物浓度以及微藻产量的变化趋势^[91]。通过复杂系统的群体感应解析与数学模型的整合,可以预测信号分子投加对功能菌群竞争与代谢通量的影响,推动群体感应调控从经验性尝试走向理性设计。此外,未来研究需将视角从单一信号通路拓展至复杂的群体感应信号网络。在废水处理反应器这类高密度、多物种的群落环境中,多种群体感应信号通路并非孤立运行,而是存在广泛的“交叉对话”,共同调控群落的组成与功能。研究表明:陶厄氏菌属 *Thauera* 同时携带合成吡啶乙酸与 N-酰基-L-高丝氨酸内酯的酶基因,能够在促进微藻生长的同时,发挥优异的脱氮性能,体现了不同信号系统在单一菌株中的整合与协同^[92]。解析这类多通路交叉对话的机制,对于理解并优化菌藻共生系统的稳定性和处理效能具有重要意义,也是该领域未来需要深入探索的方向。

总体而言,将群体感应从理论机制转化为工艺手段,需要微生物学、材料科学与过程工程的多学科合作。其应用前景并非简单依赖于外源投加信号分子,而在于通过理解并设计微生物群体的“通信规则”,实现对其群落功能与抗逆性的智能、精准调控,从而为开发下一代高效、稳定的废水处理生物技术提供新范式。

5 结论

菌藻共生系统作为一种绿色低碳的污水处理工艺,能够以悬浮态、附着态及颗粒污泥等多种形态运行,在提升污染物降解效率与系统运行稳定性方面表现出显著优势。群体感应作为该系统中的关键通信机制,不仅调控生物膜的形成与结构维持,还促进细菌与微藻的代谢协同,并在氧化胁迫、重金属毒性等不利环境条件下协助系统维持功能稳定。目前,相关研究仍多集中于 N-酰基-L-高丝氨酸内酯类信号分子,其在真实复杂水体环境中对菌藻互作过程的影响及多信号通路间的交互机制尚待深入揭示。未来需融合宏基因组学、代谢组学与数学模型等多学科方法,定向构建功能菌藻群落,解析跨界信号网络,并推动从实验室机制研究到工程化应用的系统验证,从而为发展高效、稳定且可控的新型污水生物处理技术提供理论与技术支撑。

6 参考文献

- [1] JI Bin. Towards environment-sustainable wastewater treatment and reclamation by the non-aerated microalgal-bacterial granular sludge process: recent advances and future directions[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, **806**: 150707. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.150707.
- [2] ZHANG Meng, JI Bin, LIU Yu. Microalgal-bacterial granular sludge process: a game changer of future municipal wastewater treatment?[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, **752**: 141957. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.141957.
- [3] IQBAL K, SAXENA A, PANDE P, et al. Microalgae-bacterial granular consortium: striding towards sustainable production of biohydrogen coupled with wastewater treatment[J]. *Bioresour Technol*, 2022, **354**: 127203. DOI: 10.1016/j.biortech.2022.127203.
- [4] SÁNCHEZ ZURANO A, GÓMEZ SERRANO C, ACIÉN-FERNÁNDEZ F G, et al. Modeling of photosynthesis and respiration rate for microalgae-bacteria consortia[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 2021, **118**(2): 952–962. DOI: 10.1002/bit.27625.
- [5] NGUYEN T K L, NGO H H, GUO Wenshan, et al. Insight into greenhouse gases emissions from the two popular treatment technologies in municipal wastewater treatment processes[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, **671**: 1302–1313. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.03.386.

- [6] TAN Chuanhao, KOH K S, XIE Chao, *et al.* The role of quorum sensing signalling in EPS production and the assembly of a sludge community into aerobic granules[J]. *The ISME Journal*, 2014, **8**(6): 1186–1197. DOI: [10.1038/ismej.2013.240](https://doi.org/10.1038/ismej.2013.240).
- [7] LÜ Longyi, FENG Chendi, LI Weiguang, *et al.* Accelerated performance recovery of anaerobic granular sludge after temperature shock: rapid construction of protective barriers (EPS) to optimize microbial community composition base on quorum sensing[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2023, **392**: 136243. DOI: [10.1016/j.jclepro.2023.136243](https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2023.136243).
- [8] PESAVENTO C, HENGGE R. Bacterial nucleotide-based second messengers[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2009, **12**(2): 170–176. DOI: [10.1016/j.mib.2009.01.007](https://doi.org/10.1016/j.mib.2009.01.007).
- [9] CUI Binbin, PENG Ganjin, WANG Liuen, *et al.* Signaling in *Acinetobacter baumannii*: quorum sensing and nucleotide second messengers[J]. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 2025, **27**: 2168–2175. DOI: [10.1016/j.csbj.2025.05.032](https://doi.org/10.1016/j.csbj.2025.05.032).
- [10] LIANG Zhiyuan, ZHAO Ying, JI Hongbing, *et al.* Algae-bacteria symbiotic biofilm system for low carbon nitrogen removal from municipal wastewater: a review[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2025, **41**(7): 218. DOI: [10.1007/s11274-025-04405-8](https://doi.org/10.1007/s11274-025-04405-8).
- [11] SIROHI R, KUMAR PANDEY A, RANGANATHAN P, *et al.* Design and applications of photobioreactors: a review[J]. *Bioresource Technology*, 2022, **349**: 126858. DOI: [10.1016/j.biortech.2022.126858](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2022.126858).
- [12] GARCÍA M, SOTO F, GONZÁLEZ J M, *et al.* A comparison of bacterial removal efficiencies in constructed wetlands and algae-based systems[J]. *Ecological Engineering*, 2008, **32**(3): 238–243. DOI: [10.1016/j.ecoleng.2007.11.012](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2007.11.012).
- [13] KALOUDAS D, PAVLOVA N, PENCHOVSKY R. Phycoremediation of wastewater by microalgae: a review[J]. *Environmental Chemistry Letters*, 2021, **19**(4): 2905–2920. DOI: [10.1007/s10311-021-01203-0](https://doi.org/10.1007/s10311-021-01203-0).
- [14] ASSUNÇÃO J, MALCATA F X. Enclosed “non-conventional” photobioreactors for microalga production: a review[J]. *Algal Research*, 2020, **52**: 102107. DOI: [10.1016/j.algal.2020.102107](https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.102107).
- [15] MA Chuiyan, ZHAI Yuqing, LI C T, *et al.* Translating mesenchymal stem cell and their exosome research into GMP compliant advanced therapy products: promises, problems and prospects[J]. *Medicinal Research Reviews*, 2024, **44**(3): 919–938. DOI: [10.1002/med.22002](https://doi.org/10.1002/med.22002).
- [16] ZENG Weida, MA Shiyuan, HUANG Yun, *et al.* Bifunctional lighting/supporting substrate for microalgal photosynthetic biofilm to bio-remove ammonia nitrogen from high turbidity wastewater[J]. *Water Research*, 2022, **223**: 119041. DOI: [10.1016/j.watres.2022.119041](https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.119041).
- [17] HUANG Fei, ZHAO Yu, CHEN Shilei, *et al.* Mg²⁺ addition: unlocking optimized treatment performance and anti-fouling property in microalgal-bacterial membrane bioreactors[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, **920**: 171124. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2024.171124](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.171124).
- [18] SUN Penghui, JI Bin, LI Anjie, *et al.* Efficient nitrogen removal by microalgal-bacterial granular sludge-marimo coupling process[J]. *Bioresource Technology*, 2024, **402**: 130816. DOI: [10.1016/j.biortech.2024.130816](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2024.130816).
- [19] JI Bin, ZHANG Meng, GU Jun, *et al.* A self-sustaining synergetic microalgal-bacterial granular sludge process towards energy-efficient and environmentally sustainable municipal wastewater treatment[J]. *Water Research*, 2020, **179**: 115884. DOI: [10.1016/j.watres.2020.115884](https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.115884).
- [20] ZHANG Xiaoyuan, LEI Zhongfang, LIU Yu. Microalgal-bacterial granular sludge for municipal wastewater treatment: from concept to practice[J]. *Bioresource Technology*, 2022, **354**: 127201. DOI: [10.1016/j.biortech.2022.127201](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2022.127201).
- [21] SHI Yuting, JI Bin, ZHANG Xiaoyuan, *et al.* Auto-floating oxygenic microalgal-bacterial granular sludge[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, **856**: 159175. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2022.159175](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159175).
- [22] HAN Wei, MAO Yufeng, WEI Yunpeng, *et al.* Bioremediation of aquaculture wastewater with algal-bacterial biofilm combined with the production of selenium rich biofertilizer[J]. *Water*, 2020, **12**(7): 2071. DOI: [10.3390/w12072071](https://doi.org/10.3390/w12072071).
- [23] RAMESH B, SARAVANAN A, SENTHIL KUMAR P, *et al.* A review on algae biosorption for the removal of hazardous pollutants from wastewater: limiting factors, prospects and recommendations[J]. *Environmental Pollution*, 2023, **327**: 121572. DOI: [10.1016/j.envpol.2023.121572](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.121572).
- [24] LIU Junzhuo, WU Yonghong, WU Chenxi, *et al.* Advanced nutrient removal from surface water by a consortium of attached microalgae and bacteria: a review[J]. *Bioresource Technology*, 2017, **241**: 1127–1137. DOI: [10.1016/j.biortech.2017.06.054](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.06.054).
- [25] NGUYEN V T, LE V A, DO Q H, *et al.* Emerging revolving algae biofilm system for algal biomass production and nutrient

- recovery from wastewater[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, **912**: 168911. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2023.168911](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168911).
- [26] ZHOU Haoyuan, SHENG Yanqing, ZHAO Xuefei, *et al.* Treatment of acidic sulfate-containing wastewater using revolving algae biofilm reactors: sulfur removal performance and microbial community characterization[J]. *Bioresource Technology*, 2018, **264**: 24–34. DOI: [10.1016/j.biortech.2018.05.051](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.05.051).
- [27] CASTRILLO M, DÍEZ-MONTERO R, ESTEBAN-GARCÍA A L, *et al.* Mass transfer enhancement and improved nitrification in MABR through specific membrane configuration[J]. *Water Research*, 2019, **152**: 1–11. DOI: [10.1016/j.watres.2019.01.001](https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.01.001).
- [28] 张晗. 膜曝气菌藻生物膜反应器市政污水处理效能及机理研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2022. ZHANG Han. *Efficiency and Mechanism of Municipal Wastewater Treatment in Membrane Aerated Bacteria-algae Biofilm Reactor*[D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2022.
- [29] WANG Mengwei, YIN Zihao, ZENG Mingyong. Microalgae as a promising structure ingredient in food: obtained by simple thermal and high-speed shearing homogenization[J]. *Food Hydrocolloids*, 2022, **131**: 107743. DOI: [10.1016/j.foodhyd.2022.107743](https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2022.107743).
- [30] WANG Meng, SARMA M, LOUNDER S J, *et al.* Organic fouling on zwitterionic amphiphilic copolymers: implications in biofouling[J]. *ACS Applied Materials & Interfaces*, 2025, **17**(20): 30149–30160. DOI: [10.1021/acsami.5c07057](https://doi.org/10.1021/acsami.5c07057).
- [31] CUI Baihui, CHEN Zhihua, GUO Dabin, *et al.* Investigations on the pyrolysis of microalgal-bacterial granular sludge: products, kinetics, and potential mechanisms[J]. *Bioresource Technology*, 2022, **349**: 126328. DOI: [10.1016/j.biortech.2021.126328](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.126328).
- [32] RUMMEL C D, JAHNKE A, GOROKHOVA E, *et al.* Impacts of biofilm formation on the fate and potential effects of microplastic in the aquatic environment[J]. *Environmental Science & Technology Letters*, 2017, **4**(7): 258–267. DOI: [10.1021/acs.estlett.7b00164](https://doi.org/10.1021/acs.estlett.7b00164).
- [33] CAYETANO R D A, KIM G B, PARK J, *et al.* Biofilm formation as a method of improved treatment during anaerobic digestion of organic matter for biogas recovery[J]. *Bioresource Technology*, 2022, **344**: 126309. DOI: [10.1016/j.biortech.2021.126309](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.126309).
- [34] SOLANO C, ECHEVERZ M, LASA I. Biofilm dispersion and quorum sensing[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2014, **18**: 96–104. DOI: [10.1016/j.mib.2014.02.008](https://doi.org/10.1016/j.mib.2014.02.008).
- [35] LI Kaiyuan, ZHOU Jinlong, VADIVELLOO A, *et al.* Signal molecule-mediated algae-bacteria interactions and membrane-enabled separation synergize wastewater bioremediation[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2025, **523**: 168368. DOI: [10.1016/j.cej.2025.168368](https://doi.org/10.1016/j.cej.2025.168368).
- [36] SU Yanyan, MENNERICH A, URBAN B. Synergistic cooperation between wastewater-born algae and activated sludge for wastewater treatment: influence of algae and sludge inoculation ratios[J]. *Bioresource Technology*, 2012, **105**: 67–73. DOI: [10.1016/j.biortech.2011.11.113](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2011.11.113).
- [37] SHANGGUAN Haidong, WU Zhengong, YONG Hong. Start-up of a spiral periphyton bioreactor (SPR) for removal of COD and the characteristics of the associated microbial community[J]. *Bioresource Technology*, 2015, **193**: 456–462. DOI: [10.1016/j.biortech.2015.06.151](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.06.151).
- [38] DONG Haiwen, LIU Wei, ZHANG Hao, *et al.* Enhanced biomass production and wastewater treatment in attached co-culture of *Chlorella pyrenoidosa* with nitrogen-fixing bacteria *Azotobacter beijerinckii*[J]. *Bioprocess and Biosystems Engineering*, 2023, **46**(5): 707–716. DOI: [10.1007/s00449-023-02855-8](https://doi.org/10.1007/s00449-023-02855-8).
- [39] WUTTHITHIEN P, INCHAROENSAKDI A. Improved biohydrogen production by co-cultivation of N₂-fixing cyanobacterium *Fischerella muscicola* TISTR 8215 and microalga *Chlorella* sp.[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2022, **34**(4): 1921–1930. DOI: [10.1007/s10811-022-02766-3](https://doi.org/10.1007/s10811-022-02766-3).
- [40] WANG Xingyu, XIE Meijuan, WU Wei, *et al.* Differential sensitivity of colonial and unicellular *Microcystis* strains to an algicidal bacterium *Pseudomonas aeruginosa*[J]. *Journal of Plankton Research*, 2013, **35**(5): 1172–1176. DOI: [10.1093/plankt/fbt068](https://doi.org/10.1093/plankt/fbt068).
- [41] WANG Menghui, PENG Peng, LIU Yumei, *et al.* Algicidal activity of a dibenzofuran-degrader *Rhodococcus* sp[J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2013, **23**(2): 260–266. DOI: [10.4014/jmb.1208.08018](https://doi.org/10.4014/jmb.1208.08018).
- [42] LIU Chengbin, JIANG Yi, WANG Xinyu, *et al.* Diversity, antimicrobial activity, and biosynthetic potential of cultivable actinomycetes associated with lichen symbiosis[J]. *Microbial Ecology*, 2017, **74**(3): 570–584. DOI: [10.1007/s00248-017-](https://doi.org/10.1007/s00248-017-)

0972-4.

- [43] ZHANG Jingtian, WANG Jianxia, LIU Yang, *et al.* Effects of stratified microbial extracellular polymeric substances on microalgae dominant biofilm formation and nutrients turnover under batch and semi-continuous operation[J]. *Bioresource Technology*, 2025, **420**: 132120. DOI: [10.1016/j.biortech.2025.132120](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2025.132120).
- [44] SHAHID A, MALIK S, ZHU Hui, *et al.* Cultivating microalgae in wastewater for biomass production, pollutant removal, and atmospheric carbon mitigation: a review[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, **704**: 135303. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2019.135303](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135303).
- [45] SIAL A, ZHANG Bo, ZHANG Anlong, *et al.* Microalgal-bacterial synergistic interactions and their potential influence in wastewater treatment: a review[J]. *BioEnergy Research*, 2021, **14**(3): 723–738. DOI: [10.1007/s12155-020-10213-9](https://doi.org/10.1007/s12155-020-10213-9).
- [46] KONG Lingrui, ZHENG Ru, FENG Yiming, *et al.* Anammox bacteria adapt to long-term light irradiation in photogranules[J]. *Water Research*, 2023, **241**: 120144. DOI: [10.1016/j.watres.2023.120144](https://doi.org/10.1016/j.watres.2023.120144).
- [47] ZHANG Huichao, WU Tianhao, SUN Liqin, *et al.* The construction of a microalgal-bacterial biofilm reactor for enhanced swine wastewater treatment[J]. *Algal Research*, 2024, **79**: 103494. DOI: [10.1016/j.algal.2024.103494](https://doi.org/10.1016/j.algal.2024.103494).
- [48] DURHAM B P, SHARMA S, LUO Haiwei, *et al.* Cryptic carbon and sulfur cycling between surface ocean plankton[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, **112**(2): 453–457. DOI: [10.1073/pnas.1413137112](https://doi.org/10.1073/pnas.1413137112).
- [49] GONZÁLEZ-CAMEJO J, MONTERO P, APARICIO S, *et al.* Nitrite inhibition of microalgae induced by the competition between microalgae and nitrifying bacteria[J]. *Water Research*, 2020, **172**: 115499. DOI: [10.1016/j.watres.2020.115499](https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.115499).
- [50] WEI Jianan, YE Sisi, RAO Miaoyuan, *et al.* Using algae to treat wastewater from vegetables cooking: screening algal strains and assessing bacterial communities[J]. *Desalination and Water Treatment*, 2024, **317**: 100085. DOI: [10.1016/j.dwt.2024.100085](https://doi.org/10.1016/j.dwt.2024.100085).
- [51] BOROWITZKA M A. Chemically-mediated interactions in microalgae[M]//BOROWITZKA M, BEARDALL J, RAVEN J. *The Physiology of Microalgae. Developments in Applied Phycology*. Cham: Springer International Publishing, 2016: 321–357. DOI:[10.1007/978-3-319-24945-2_15](https://doi.org/10.1007/978-3-319-24945-2_15).
- [52] KHOO K S, CHEW K W, YEW G Y, *et al.* Recent advances in downstream processing of microalgae lipid recovery for biofuel production[J]. *Bioresource Technology*, 2020, **304**: 122996. DOI: [10.1016/j.biortech.2020.122996](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.122996).
- [53] LIU Qixin, FENG Xuan, SHENG Zhiya, *et al.* Enhanced wastewater treatment performance by understanding the interaction between algae and bacteria based on quorum sensing[J]. *Bioresource Technology*, 2022, **354**: 127161. DOI: [10.1016/j.biortech.2022.127161](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2022.127161).
- [54] ZENG Xiangyong, ZOU Yunman, ZHENG Jia, *et al.* Quorum sensing-mediated microbial interactions: mechanisms, applications, challenges and perspectives[J]. *Microbiological Research*, 2023, **273**: 127414. DOI: [10.1016/j.micres.2023.127414](https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127414).
- [55] JOHANSEN P, JESPERSEN L. Impact of quorum sensing on the quality of fermented foods[J]. *Current Opinion in Food Science*, 2017, **13**: 16–25. DOI: [10.1016/j.cofs.2017.01.001](https://doi.org/10.1016/j.cofs.2017.01.001).
- [56] MADDELA N R, SHENG Binbin, YUAN Shasha, *et al.* Roles of quorum sensing in biological wastewater treatment: a critical review[J]. *Chemosphere*, 2019, **221**: 616–629. DOI: [10.1016/j.chemosphere.2019.01.064](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.01.064).
- [57] PARSEK M R, GREENBERG E P. Acyl-homoserine lactone quorum sensing in gram-negative bacteria: a signaling mechanism involved in associations with higher organisms[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, **97**(16): 8789–8793. DOI: [10.1073/pnas.97.16.8789](https://doi.org/10.1073/pnas.97.16.8789).
- [58] ZIEGERT Z, DIETZ M, HILL M, *et al.* Targeting quorum sensing for manipulation of commensal microbiota[J]. *BMC Biotechnology*, 2024, **24**(1): 106. DOI: [10.1186/s12896-024-00937-3](https://doi.org/10.1186/s12896-024-00937-3).
- [59] LIU Zhe, DUAN Yudie, HOU Yiwen, *et al.* Evaluating the role of carbon sources on the development of algal-bacterial granular sludge: from sludge characteristics, extracellular polymer properties, quorum sensing, and microbial communities[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2024, **451**: 142163. DOI: [10.1016/j.jclepro.2024.142163](https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2024.142163).
- [60] XU Xiyuan, WANG Shuai, LI Chengxuan, *et al.* Quorum sensing bacteria in microplastics epiphytic biofilms and their biological characteristics which potentially impact marine ecosystem[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, **264**: 115444. DOI: [10.1016/j.ecoenv.2023.115444](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.115444).
- [61] WANG Zhaoyi, ZENG Yanhua, CHENG Keke, *et al.* The quorum sensing system of *Novosphingobium* sp. ERN07 regulates

- aggregate formation that promotes cyanobacterial growth[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, **851**(Pt 2): 158354. DOI:10.1016/j.scitotenv.2022.158354.
- [62] LYU Wanlin, ZHANG Shujia, XIE Yijia, *et al.* Effects of the exogenous N-acylhomoserine lactones on the performances of microalgal-bacterial granular consortia[J]. *Environmental Pollutants and Bioavailability*, 2022, **34**(1): 407–418. DOI: 10.1080/26395940.2022.2123046.
- [63] YU Qingnan, CHEN Jiale, YE Menglei, *et al.* N-acyl homoserine lactones (AHLs) enhanced removal of cadmium and other pollutants by algae-bacteria consortia[J]. *Journal of Environmental Management*, 2024, **366**: 121792. DOI: 10.1016/j.jenvman.2024.121792.
- [64] HUANG Jinhui, YI Kaixin, ZENG Guangming, *et al.* The role of quorum sensing in granular sludge: impact and future application: a review[J]. *Chemosphere*, 2019, **236**: 124310. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2019.07.041.
- [65] ZAN Jindong, CICIRELLI E M, MOHAMED N M, *et al.* A complex LuxR-LuxI type quorum sensing network in a roseobacterial marine sponge symbiont activates flagellar motility and inhibits biofilm formation[J]. *Mol Microbiol*, 2012, **85**: 916–33. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2012.08149.
- [66] HU Huizhi, HE Junguo, LIU Jian, *et al.* Role of N-acyl-homoserine lactone (AHL) based quorum sensing on biofilm formation on packing media in wastewater treatment process[J]. *RSC Advances*, 2016, **6**(14): 11128–11139. DOI: 10.1039/C5RA23466B.
- [67] LI Zhifei, LI Junlin, GONG Wangbao, *et al.* Effect of exogenous acylhomoserine lactone 3-oxo-C14-HSL on the performance of biofilm in moving bed biofilm reactor[J]. *Journal of Water Process Engineering*, 2024, **64**: 105595. DOI: 10.1016/j.jwpe.2024.105595.
- [68] MANEFIELD M, RASMUSSEN T B, HENZTER M, *et al.* Halogenated furanones inhibit quorum sensing through accelerated LuxR turnover[J]. *Microbiology*, 2002, **148**(Pt 4): 1119–1127. DOI:10.1099/00221287-148-4-1119.
- [69] DICKSCHAT J S. Quorum sensing and bacterial biofilms[J]. *Natural Product Reports*, 2010, **27**(3): 343–369. DOI: 10.1039/b804469b.
- [70] ABDELFATTAH A, ALI S S, RAMADAN H, *et al.* Microalgae-based wastewater treatment: mechanisms, challenges, recent advances, and future prospects[J]. *Environmental Science and Ecotechnology*, 2023, **13**: 100205. DOI: 10.1016/j.ese.2022.100205.
- [71] LÜ Longyi, WEI Ziyin, LI Weiguang, *et al.* Regulation of extracellular polymers based on quorum sensing in wastewater biological treatment from mechanisms to applications: a critical review[J]. *Water Research*, 2024, **250**: 121057. DOI: 10.1016/j.watres.2023.121057.
- [72] ZHANG Hongying, ZHAO Jianwei, FU Zhou, *et al.* Metagenomic approach reveals the mechanism of calcium oxide improving kitchen waste dry anaerobic digestion[J]. *Bioresource Technology*, 2023, **387**: 129647. DOI: 10.1016/j.biortech.2023.129647.
- [73] MA Fang, SUN Yilu, LI Ang, *et al.* Activation of accumulated nitrite reduction by immobilized *Pseudomonas stutzeri* T13 during aerobic denitrification[J]. *Bioresource Technology*, 2015, **187**: 30–36. DOI: 10.1016/j.biortech.2015.03.060.
- [74] BURTON E O, READ H W, PELLITTERI M C, *et al.* Identification of acyl-homoserine lactone signal molecules produced by *Nitrosomonas europaea* strain Schmidt[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, **71**(8): 4906–4909. DOI: 10.1128/AEM.71.8.4906-4909.2005.
- [75] CHONG G, KIMYON O, RICE S A, *et al.* The presence and role of bacterial quorum sensing in activated sludge[J]. *Microbial Biotechnology*, 2012, **5**(5): 621–633. DOI: 10.1111/j.1751-7915.2012.00348.x.
- [76] JATT A N. Influence of exogenous AHLs and quorum quenching AiiA protein on the production of cellulase enzyme in marine snow associated bacterium, *Citrobacter freundii* B1[J]. *Pakistan Journal of Zoology*, 2021, **53**(3): 827–833. DOI: 10.17582/journal.pjz/20200305130330.
- [77] CHUGANI S, GREENBERG E P. LuxR homolog-independent gene regulation by acyl-homoserine lactones in *Pseudomonas aeruginosa*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, **107**(23): 10673–10678. DOI: 10.1073/pnas.1005909107.
- [78] 窦勇, 姜智飞, 张文慧, 等. AHLs 对小球藻 PS II 光化学活性与光合作用关键酶的影响[J]. *水生生物学报*, 2017, **41**(3): 629–636. DOI: 10.7541/ActaHydrobiologicaSinica, 2017, **41**(3): 629–636. DOI: 10.7541/

2017.80.

- [79] AMIN S A, HMELO L R, van TOL H M, *et al.* Interaction and signalling between a cosmopolitan phytoplankton and associated bacteria[J]. *Nature*, 2015, **522**(7554): 98–101. DOI: [10.1038/nature14488](https://doi.org/10.1038/nature14488).
- [80] MARTIN N, BERNAT T, DINASQUET J, *et al.* Synthetic algal-bacteria consortia for space-efficient microalgal growth in a simple hydrogel system[J]. *Journal of Applied Phycology*, 2021, **33**(5): 2805–2815. DOI: [10.1007/s10811-021-02528-7](https://doi.org/10.1007/s10811-021-02528-7).
- [81] WU Beibei, RAN Ting, LIU Sabei, *et al.* Biofilm bioactivity affects nitrogen metabolism in a push-flow microalgae-bacteria biofilm reactor during aeration-free greywater treatment[J]. *Water Research*, 2023, **244**: 120461. DOI: [10.1016/j.watres.2023.120461](https://doi.org/10.1016/j.watres.2023.120461).
- [82] ZHANG C, WANG C, JATT A N, *et al.* Role of RpoS in stress resistance, biofilm formation and quorum sensing of *Shewanella baltica*[J]. *Letters in Applied Microbiology*, 2021, **72**(3): 307–315. DOI: [10.1111/lam.13424](https://doi.org/10.1111/lam.13424).
- [83] AMIN S A, GREEN D H, HART M C, *et al.* Photolysis of iron-siderophore chelates promotes bacterial-algal mutualism[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, **106**(40): 17071–17076. DOI: [10.1073/pnas.0905512106](https://doi.org/10.1073/pnas.0905512106).
- [84] ZŁOCH M, THIEM D, GADZAŁA-KOPCIUCH R, *et al.* Synthesis of siderophores by plant-associated metallotolerant bacteria under exposure to Cd²⁺[J]. *Chemosphere*, 2016, **156**: 312–325. DOI: [10.1016/j.chemosphere.2016.04.130](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.04.130).
- [85] MCGIVNEY E, JONES K E, WEBER B, *et al.* Quorum sensing signals form complexes with Ag(+) and Cu(2+) cations[J]. *ACS Chemical Biology*, 2018, **13**(4): 894–899. DOI: [10.1021/acscchembio.7b01000](https://doi.org/10.1021/acscchembio.7b01000).
- [86] WAN Renhui, MO Fan, CHEN Leyan, *et al.* Two-way role of boron in microalgal-bacterial granular sludge: enhanced signal communication for efficient metabolism[J]. *Bioresour Technol*, 2025, **418**: 131891. DOI: [10.1016/j.biortech.2024.131891](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2024.131891).
- [87] ZHANG Lijie, ZHANG Libin, WU Daoji, *et al.* Biochemical wastewater from landfill leachate pretreated by microalgae achieving algae's self-reliant cultivation in full wastewater-recycling chain with desirable lipid productivity[J]. *Bioresour Technol*, 2021, **340**: 125640. DOI: [10.1016/j.biortech.2021.125640](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.125640).
- [88] LIU Zuo Cheng, ZENG Ting, WANG Jinlong, *et al.* AHL-mediated quorum sensing drives microbial community succession and metabolic pathway in algal-bacterial biofilm system[J]. *Water Research*, 2025, **282**: 123702. DOI: [10.1016/j.watres.2025.123702](https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.123702).
- [89] LI Lixin, CHAI Wei, SUN Caiyu, *et al.* Role of microalgae-bacterial consortium in wastewater treatment: a review[J]. *Journal of Environmental Management*, 2024, **360**: 121226. DOI: [10.1016/j.jenvman.2024.121226](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.121226).
- [90] 王贺飞, 刘佳, 王俊跃, 等. 群体感应对生物膜修复中群体行为的调控机制[J]. *中国环境科学*, 2025, **45**(6): 3381–3393. WANG Hefei, LIU Jia, WANG Junyue, *et al.* The regulatory mechanisms of quorum sensing in controlling community behavior in biofilm remediation[J]. *China Environmental Science*, 2025, **45**(6): 3381–3393. DOI: [10.3969/j.issn.1000-6923.2025.06.043](https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-6923.2025.06.043).
- [91] SOLIMENO A, PARKER L, LUNDQUIST T, *et al.* Integral microalgae-bacteria model (BIO_ALGAE): application to wastewater high rate algal ponds[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, **601**: 646–657. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2017.05.215](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.05.215).
- [92] WU Xiaogang, KONG Lingrui, FENG Yiming, *et al.* Communication mediated interaction between bacteria and microalgae advances photogranulation[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, **914**: 169975. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2024.169975](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.169975).